THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En écologie de la santé

École doctorale GAIA

Unité de recherche Animal, Santé, Territoires, Risques et Écosystèmes

Écologie spatiale des chauves-souris frugivores (Pteropodidae) dans le contexte d'émergence de maladies virales zoonotiques

Présentée par Élodie SCHLOESING

Le 17 janvier 2022

Sous la direction de Alexandre CARON

Devant le jury composé de

Dina DECHMANN, Directeure de recherche, Max-Planck Institute	Rapporteur
Camille LEBARBENCHON, Maître de conférences, Université de la Réunion	Rapporteur
Simon BENHAMOU, Directeur de recherche, CEFE–CNRS	Examinateur
Alpha KEITA, Chargé de recherche, IRD	Examinateur
Dominique PONTIER, Professeure des universités, Université Lyon1	Examinateur
David PINAUD, Ingénieur de recherche, CEBC–CNRS	Invité
Sébastien PUECHMAILLE, Maître de conférences, ISEM, Université de Montpellier	Invité
Alexandre CARON, Directeur de recherche, CIRAD	Directeur de Thèse

UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

Liste des productions scientifiques

Article publié :

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, 46. https://doi.org/10.1186/s40462-020-00232-8

Articles en préparation :

Schloesing, E., De Nys, H.M., Cappelle, J., Labadie, M., Bourgarel M., Nina, R., Mouiti Mbadinga, F., Ngoubili, W., Sandiala, D., Caron, A. Foraging and mating behaviours of *Hypsignathus monstrosus* at the bat-human interface in central African forest.

Schloesing, E., Caron, A., Chambon, R., Courbin, N., Labadie, M., De Nys, H.M., Bourgarel, M., Nina, R., Mouiti Mbadinga, F., Ngoubili, W., Sandiala, D., Cappelle, J. Fruit bat community use of human-modified tropical forest in Ebola-prone region of central Africa.

Remerciements

Ce travail est non seulement le fruit de trois années de réflexions, mais aussi le témoin de 29 années d'intérêt pour le comportement animal, qui du plus loin que je me souvienne a commencé par une fascination pour les chats de mon jardin dès que j'ai pu marcher. Des années plus tard, je n'aurais jamais pensé devenir une jeune chercheure dans ce domaine. Qu'il en soit ainsi ! Mes remerciements se limiteront aux personnes que j'ai côtoyées et qui m'ont soutenue au cours de cette Thèse. Pour autant je n'oublie pas celles qui sont apparues à des tournants décisifs de ce parcours, que ce soit lors d'une sortie au brame du cerf, au détour d'un chant de rougequeue noir, ou dans les lointaines terres polaires.

Cette Thèse a été découpée en trois périodes distinctes. J'ai passé six mois en France avant de partir en République du Congo pendant dix mois. Puis, de retour en France, un an et huit mois se sont écoulés jusqu'à la finalisation de ce manuscrit. Ces remerciements suivront donc en partie cet ordre chronologique. Avant toute chose, je voudrais remercier l'unité ASTRE du CIRAD à Montpellier pour m'avoir accueillie et soutenue durant toute la durée de ce Doctorat. Merci plus particulièrement à Alexandre Caron, mon directeur de Thèse (pour ton accessibilité et réactivité), et à mes co-encadrants Julien Cappelle (pour toute ta bienveillance ☺), Hélène de Nys et Mathieu Bourgarel (tous deux pour leur travail de coordination du projet Ebo-sursy). Merci à tous de m'avoir fait confiance et de m'avoir aidée à orienter « l'histoire » de cette Thèse dans un contexte épidémiologique qui m'était inconnu. J'en profite également pour remercier deux chercheurs co-auteurs des articles de cette Thèse qui m'ont plus particulièrement apporté leur soutien : Neil Furey (thank you Neil for your English native speaker help !) et Nicolas Courbin pour son indispensable expertise en écologie du déplacement (Rémi, tu auras une mention spéciale plus loin ☺). Une pensée également aux membres de mon comité de Thèse pour votre sympathie et vos conseils avisés !

L'atterrissage en début de Thèse à Montpellier fut un peu mouvementé. A la suite d'un retard dans le processus d'expatriation en Afrique, je me suis installée dans le Sud de la France en urgence. Je remercie chaleureusement Lucie Frotin et Cathy Lumale pour m'avoir abritée des pluies cévenoles et proposé leur salon-canapé pendant quelques jours… qui se sont en fait avérés six mois ! En mémoire à cette période d'attente du départ en Afrique, je remercie Damien Fleuriault et Alexandre Van der Yeught pour leur amitié, leur soutien psychologique et leur bonne compagnie en particulier lors de l'observation de la faune à poil et à plume du

Sud (et merci aussi pour l'aide au paquetage des tubes eppendorf !). J'en profite également pour saluer Thibault Pouliquen et son équipe en Guinée, avec qui j'ai fait mes premiers pas vers les chauves-souris africaines lors d'une mission de terrain d'un mois dans la région forestière du pays.

Les dix mois passés en République du Congo furent intenses en beaucoup de points. Avec ma collègue Morgane Labadie, recrutée en tant qu'ingénieure d'étude en soutien à cette Thèse et au projet Ebo-sursy, nous nous sommes adaptées au contexte du partenariat et aux spécificités socio-économiques du pays. Merci à nos partenaires de l'Université Marien Ngouabi de Brazzaville (représentés par le Pr Fabien Roch Niama et le Dr Jean Akiana) et la Direction Générale de l'Élevage (représentée par le Dr Tobi Nkaya) pour avoir rendu ce projet possible. Nous avons également été accueillies sur place par Éric Forni, chercheur et correspondant CIRAD, que je remercie pour avoir facilité notre installation. Un grand merci à Morgane pour son implication dans la logistique et sa motivation sans faille qui nous ont permis de remplir des objectifs de terrain ambitieux. La récolte des données n'aurait pas pu être menée à bien sans notre fidèle équipe de terrain, en particulier celle « chauves-souris » : Roch Nina – vétérinaire au Ministère de l'Agriculture de l'Élevage et de la Pêche, Frida Mouiti Mbadinga – agent au département des Eaux et Forêts du Ministère de l'Economie Forestière, Wilfrid Ngoubili et Danficy Sandiala – étudiants à l'Université Marien Ngouabi. Je remercie par ailleurs chaleureusement les autorités locales qui nous ont accueillis lors de nos déplacements dans la Cuvette-Ouest, ainsi que leurs agents qui nous ont accompagnés sur le terrain (en particulier Dani Moubolo Ngatani pour ta curiosité envers les chauves-souris). Merci aux habitants des villages Ndjoukou, Ambomi, Abolo, Entsiami, Lebayi, Ocha-Ontzoko, Angomo, Antsoko et Etaba 2 avec lesquels nous avons particulièrement travaillés. Pour son soutien dans la logistique « made in Congo », je salue Gaël Ulrich Bouka. Merci à Sydney Ndolo Ebika pour sa contribution au projet grâce à ses rigoureuses connaissances en botanique. Une pensée amicale pour tous les congolais avec lesquels j'ai appris davantage sur la culture du pays et les spécificités congolaises (et vive les safous) !

De retour à Montpellier, je remercie infiniment toutes les doctorantes du CIRAD avec lesquelles j'ai eu enfin l'occasion de davantage sympathiser, en particulier Mariline Poupaud, Marie-Jeanne Guenin, Anne-Jeanne Sylla, Delphine Laurant, Juliette Mariel et Claire Hautefeuille. Les weekends dans la garrigue montpelliéraine et autres petites sorties ont été

un bol d'air frais dans ma dernière partie de Thèse (le mas Aubert, les oiseaux, les brunchs, le drapeau rouge !). Un grand merci à Sylvain Falala et Madiou Bah pour leur compagnie dans le bureau 205 (Madiou qu'aurais-je fais sans toi pour les places du Hellfest 2022 !).

Je souhaiterais également remercier mes amies de longue date, qui malgré mes absences prolongées en dehors de la Métropole ces dernières années ne m'oublient pas, et me disent toujours « oui » quand je les invite à nous retrouver : Margot Brousse, Lise Foucher, Émilie Müller, Éloïse Parisot et Karine Sanson (Karine, on avait fait une si belle récolte de noix que j'en ai encore de 2020 !). Sans oublier bien sûr Coline Marciau qui est actuellement chargée de faire des câlins aux manchots de ma part ☺.

Ensuite, remercier Rémi Chambon en seulement quelques lignes va être un vrai challenge. Depuis notre rencontre en Master d'Écologie-Éthologie à Saint-Etienne, où nous faisions nos premiers pas dans la recherche (enfin surtout moi ☺), tu as fini après ta Thèse par me convaincre de me lancer dans la mienne, ce que j'ai longtemps vu comme quelque chose d'inaccessible réservé aux gens très intelligents ! Merci infiniement d'avoir été aussi présent tout au long de ma Thèse, de m'avoir apporté la motivation quand elle manquait, de t'être investi dans ce travail en tant que co-auteur en n'ayant compté ni les heures – ni les jours – pour m'aider. Merci également pour ton amitié et les bons moments passés ensemble depuis toutes ces années (et pour ceux à venir ☺).

J'aimerais également écrire quelques mots pour ma famille et plus particulièrement pour mes parents, qui m'ont éveillée au monde quand j'étais petite, m'ont toujours soutenue dans mes études, puis dans mes aventures en dehors de la Métropole. J'ai la chance d'avoir une famille qui m'a offert l'environnement idéal pour que je réalise mes rêves (même les plus fous), merci.

Enfin, j'ai une pensée toute spéciale pour mon chat, Nougat (viens mon Nougat !), que j'ai eu le plaisir de retrouver de retour d'Afrique, et qui a rempli mes derniers mois à Montpellier de « mouuu » et de ronrons.

Sommaire

Liste des productions scientifiques 1
Remerciements 2
Sommaire 5

1. Introduction 9

1.1 Épidémiologie et utilisation de l'espace par la faune sauvage 9
1.2 Cadre théorique 11
1.2.1 Activités fondamentales spatialisées 11
1.2.1.1 Alimentation 11
1.2.1.2 Reproduction 12
1.2.1.3 Trade off 13
1.2.2 Échelles spatiales 14
1.2.2.1 Niche écologique 14
1.2.2.2 Choix d'un habitat 14
1.2.2.3 Choix de sites 15
1.2.3 Zones d'interface avec les activités humaines 17
1.3 Approches retenues pour étudier les patrons d'utilisation de l'espace 20
1.3.1 Étude du comportement de recherche alimentaire 20
1.3.1.1 Récolte de données spatiales 20
1.3.1.2 Patron de sélection d'habitats à l'échelle d'une population 21
1.3.1.3 Comportements individuels sous-jacents 22
1.3.2 Étude de l'utilisation des habitats par une communauté d'espèces 23
1.4 Chauves-souris frugivores : influence des activités humaines et implications épidémiologiques 24
1.4.1 Famille des Pteropodidae 24
1.4.2 Utilisation de l'espace en lien avec les activités humaines 26
1.4.2.1 Patrons de sélection d'habitats d'alimentation 26
1.4.2.2 Comportements individuels spatialisés 27
1.4.2.3 Utilisation des habitats par la communauté d'espèces 29
1.4.3 Zoonoses virales 30
1.5 Utilisation de l'espace des chauves-souris frugivores dans un contexte d'émergence de maladies zoonotiques 32
1.5.1 Contextes régionaux et modèles biologiques 32
1.5.1.1 Asie du Sud-Est : roussette de Lyle 32
1.5.1.2 Afrique : chauve-souris à tête de marteau et espèces associées 33
1.5.2 Objectifs 35
1.5.3 Questions de recherche 36
1.5.3.1 Comportements individuels de recherche alimentaire chez la roussette de Lyle 36

1.5.3.2 Patrons de sélection d'habitats d'alimentation et comportements individuels de recherche alimentaire et de reproduction chez la chauve-souris à tête de marteau 37
1.5.3.3 Utilisation conjointe des habitats par une communauté de chauves-souris frugivores 39

2. Article 1: Patterns of foraging activity and fidelity in a Southeast Asian flying fox 40

2.1 Synthèse 41
2.2 Abstract 43
2.3 Introduction 44
2.4 Methods 46
2.5 Results 52
2.6 Discussion 54
2.7 Conclusions 61
2.8 Acknowledgements 61
2.9 References 62
2.10 Supporting information 69

3. Article 2: Foraging and mating behaviours of *Hypsignathus monstrosus* at the bat-human interface in central African forest 75

3.1 Synthèse 76
3.2 Abstract 79
3.3 Introduction 80
3.4 Methods 81
3.5 Results 89
3.6 Discussion 91
3.7 Conclusions 98
3.8 Acknowledgements 99
3.9 References 100
3.10 Supporting information 106

4. Article 3: Fruit bat community use of human-modified tropical forest in Ebola-prone region of central Africa 128

4.1 Synthèse 130
4.2 Abstract 132
4.3 Introduction 133
4.4 Methods 136
4.5 Results 140
4.6 Discussion 141
4.7 Conclusion 147
4.8 Acknowledgements 147
4.9 References 149
4.10 Supporting information 158

5. Discussion 163

5.1 Principales contributions 163
5.2 Caractérisation de l'interface entre les chauves-souris frugivores et les humains . 164

5.2.1 Villages et terres agricoles : îlots attractifs multi-spécifiques dans la forêt équatoriale 164

5.2.1.1 Via la sélection d'habitats d'alimentation par la chauve-souris à tête de marteau 164
5.2.1.2 Via l'utilisation conjointe de l'habitat par les espèces de chauves-souris frugivores 165
5.2.1.3 Choix de méthodes pour informer sur l'interface entre les chauves-souris frugivores et les humains 166

5.2.2 Mécanismes évolutifs qui sous-tendent l'utilisation des ressources anthropiques 168

5.2.2.1 Aptitudes variées selon les espèces 168
5.2.2.2 Spécialisation inter-individuelle ou flexibilité individuelle ? 169

5.2.3 Vers un hot spot épidémiologique ? 170

5.3 Stratégies individuelles de recherche alimentaire dans différents types d'environnements modifiés par l'homme 171

5.3.1 Comparaison des comportements individuels entre la roussette de Lyle et la chauve-souris à tête de marteau 171

5.3.1.1 Rôle contrasté du lieu central dans la sélection d'aires d'alimentation 171
5.3.1.2 Deux stratégies de visite des aires d'alimentation 172
5.3.1.3 Stratégie commune de revisite des aires d'alimentation en lien avec l'expérience passée 173

5.3.2 Perspectives d'approfondissement des processus écologiques qui influencent les comportements individuels 174

5.3.3 Utilisation des comportements individuels pour une meilleure compréhension des interactions entre individus dans un contexte épidémiologique 175

5.4 Cas particulier du système de lek chez la chauve-souris à tête de marteau 176

5.4.1 Contribution à une meilleure connaissance du système de lek 176

5.4.1.1 Distribution des sous-populations de mâles centrés sur les leks 176
5.4.1.2 Utilisation des terres agricoles pour compenser les coûts énergétiques de la reproduction 177
5.4.1.3 Hypothèses sur l'histoire évolutive du lek 178

5.4.2 Pratiques humaines et sites de leks : une interface saisonnière 179

5.5 Implications globales en épidémiologie 180

5.5.1 Synthèse de l'identification des interfaces chauves-souris frugivores – humains dans la région d'étude en République du Congo 180

5.5.2 Autres éléments à prendre en compte pour préciser les risques d'émergence d'épidémies 181

5.5.2.1 Préciser les voies de transmissions via l'étude des pratiques humaines 181
5.5.2.2 Préciser les dynamiques épidémiologiques 182

5.5.3 Utilisation des données d'écologie spatiale des chauves-souris frugivores pour des modèles épidémiologiques 183

5.6 Perspectives d'études complémentaires 185

5.6.1 Suivi longitudinal 185
5.6.2 Analyses de diète 186
5.6.3 Contacts interspécifiques 187

5.7 Conclusion 188

Annexe 191
Bibliographie 193
Résumé 221

1. Introduction

1.1 Épidémiologie et utilisation de l'espace par la faune sauvage

Les maladies infectieuses émergentes et réémergentes chez l'homme ont pour origine la faune sauvage dans près de trois quart des cas (Olival et al., 2017; Taylor et al., 2001). La plupart sont des zoonoses virales, c'est à dire des maladies dont la source est un virus hébergé par les animaux et qui peuvent être transmises à l'homme (Malik et al., 2020). Chaque espèce animale est susceptible d'héberger des virus ou d'autres agents infectieux (p. ex., parasites, bactéries), dont certains peuvent se transmettre à l'homme (Malik et al., 2020). La proximité phylogénétique des oiseaux et des autres mammifères avec l'espèce humaine augmente leur susceptibilité d'être une source de maladie pour l'homme (Olival et al., 2017; Woolhouse et al., 2012). Le nombre de virus qui peut être transmis à l'homme depuis les différents ordres taxonomiques (p. ex., passeriformes, rongeurs, primates ou chiroptères) est proportionnel au nombre d'espèces qui constituent ces ordres (Mollentze and Streicker, 2020).

La préoccupation publique pour les maladies infectieuses émergentes et réémergentes, incluant celles d'origine virale, s'est accrue en raison de leur expansion rapide dans la population humaine (Cunningham et al., 2017). Par exemple, 37 millions de personnes sont actuellement touchées par le syndrome de l'immunodéficience acquise (SIDA ; Kim et al., 2019), dont les souches virales responsables de la maladie ont initialement été transmises par des chimpanzés et des gorilles (Chopra et al., 2019). Par ailleurs, d'autres maladies induisent une forte mortalité dans les populations humaines (Cupertino et al., 2020). Par exemple, le taux de létalité est de 66% pour la maladie d'Ebola qui provoque une fièvre hémorragique grave chez l'homme (Rugarabamu et al., 2020). Ainsi en 2013, une importante épidémie a fait près de vingt-neuf mille cas et douze-mille morts dans trois pays de l'Afrique de l'Ouest (Garske et al., 2017). Un contact indirect avec des fluides de chauves-souris est suspecté être à l'origine de la transmission, mais elle reste incertaine (Alexander et al., 2015). Enfin, prévenir les risques d'épidémies est devenu un enjeu de santé publique et économique mondial (Belay et al., 2017; McKee and Stuckler, 2020), et une prise de conscience collective depuis l'émergence récente du SARS-CoV-2 qui a provoqué la pandémie de la Covid-19 (Zhang et al., 2020), responsable d'une infection respiratoire qui totalise approximativement deux cent

millions de cas et environ cinq millions de morts dans le monde en novembre 2021 (World Health Organization, 2021). Ce virus infectant l'homme pourrait avoir muté depuis les coronavirus présents chez les chauves-souris, et un hôte relais pourrait avoir joué un rôle dans la transmission des chauves-souris à l'humain (Temmam et al., 2021; Wang et al., 2021; Zhang et al., 2020).

Une augmentation de l'émergence, ou de la réémergence de maladies infectieuses chez l'homme a été observée ces dernières décennies (Cunningham et al., 2017). Les modifications anthropiques (c. à. d., liées à l'homme) à grande échelle et leur augmentation au cours du temps, la démographie croissante et les changements de pratiques humaines, sont suspectés d'être une des causes de l'augmentation du nombre de maladies infectieuses (Destoumieux-Garzón et al., 2018). Des études ont par exemple montré un lien entre l'augmentation du risque de maladies zoonotiques et la déforestation (Brock et al., 2019; Olivero et al., 2017), l'intensification de l'agriculture (Jones et al., 2013; Morand, 2020) ou l'augmentation de la densité humaine (Olivero et al., 2020). Cette relation entre l'augmentation du risque de transmission de pathogènes et le degré de modification de l'environnement est néanmoins loin de se généraliser à tous les cas d'études (Gottdenker et al., 2014; Guo et al., 2019; Johnson et al., 2020). Par exemple, la prévalence d'une maladie (c. à d., pourcentage d'individus infectés par le virus à un moment donné) dans la population humaine peut décroitre si les espèces qui transmettent le pathogène évitent les zones transformées par les activités anthropiques (Gottdenker et al., 2014). Enfin, lorsque plusieurs hôtes interviennent dans la dynamique d'un pathogène, les conséquences en termes de risque de transmission sont plus difficiles à appréhender. Par exemple, l'existence d'espèces d'hôte accidentelles ou relais, ayant potentiellement des comportements et une utilisation de l'espace différents des espèces réservoirs (c. à d., qui maintiennent majoritairement le virus), peuvent aussi influencer la dynamique d'un virus en favorisant de nouvelles opportunités de transmission (Caron et al., 2015). Par conséquent, des informations sur l'utilisation de l'espace des espèces hôtes en réponse aux changements anthropiques, à l'échelle des individus, des populations et des communautés, sont nécessaires pour mieux comprendre les dynamiques de transmission de pathogènes et les risques d'émergence d'épidémies chez l'homme. Dans ce but, ce travail mobilisera différentes approches de l'écologie spatiale (c. à d., aspect de l'écologie où la dimension spatiale joue un rôle clé ; Fletcher & Fortin, 2018) pour améliorer

les connaissances sur l'utilisation de l'espace d'espèces animales associées à des zoonoses préoccupantes pour la santé et l'économie publique.

1.2 Cadre théorique

1.2.1 Activités fondamentales spatialisées

L'utilisation de l'espace des animaux est avant tout dictée par la nécessité de répondre à leurs besoins fondamentaux journaliers, tel que l'alimentation, la reproduction ou le repos (Alcock, 2013). Un individu réalise ces différentes activités fondamentales réparties dans l'espace selon un ensemble de conditions biotiques (p. ex., compétition, prédation) et abiotiques (c., à d., l'environnement physique ; p. ex., température, précipitation ; Holyoak et al., 2008), ainsi que selon des facteurs intrinsèques (p. ex., morphologie, physiologie, capacités cognitives; Mendelson et al., 2016; Paula and Walker, 2013). Dans une perspective d'écologie évolutive, répondre à ces différents besoins participe à maintenir les fonctions vitales de l'organisme (Schoener, 1971), au succès reproducteur de l'individu (Crews and Moore, 1986), et donc à sa fitness globale (c. à d., sa capacité à transmettre ses gènes à la génération future ; Alcock, 2013; **Figure 1.1**).

1.2.1.1 Alimentation

La recherche alimentaire est une activité fondamentale à laquelle les animaux doivent généralement répondre quotidiennement. La capacité d'une espèce à exploiter une ressource alimentaire est étroitement dépendante de ses besoins physiologiques, de sa morphologie et ses capacités cognitives (Belovsky, 1986; Costa et al., 2004; Nebel et al., 2005; Reznikova, 2020). La compétition entre les espèces conduit généralement à une spécialisation du régime alimentaire (Colwell, 1973; Smith et al., 2019), bien que les espèces généralistes, qui ont une aptitude plus importante à tirer profit de ressources de nature variées (Machovsky-Capuska et al., 2016), soient avantagées pour s'adapter aux changements saisonniers ou environnementaux (Do Linh San et al., 2020; Rosalino et al., 2005). A l'échelle des individus, les comportements d'alimentation sont influencés par des facteurs intrinsèques (p. ex., besoins physiologiques), et des facteurs externes biotiques (p. ex., compétition, prédation) et

abiotiques (Holyoak et al., 2008). Des spécialisations inter-individuelles au sein d'une même espèce peuvent être observées, ce qui permet généralement d'augmenter le succès de nourrissage en cas de compétition (van den Bosch et al., 2019). Les individus peuvent également être flexibles en fonction des cycles saisonniers (Amponsah-Mensah et al., 2019), de leur âge (Mata et al., 2009) ou de leur statut de reproduction (Votier et al., 2017).

1.2.1.2 Reproduction

Les comportements liés à la reproduction, qui incluent la recherche de partenaires et l'élevage des jeunes, sont très diversifiés selon les espèces. Ils suivent généralement des cycles

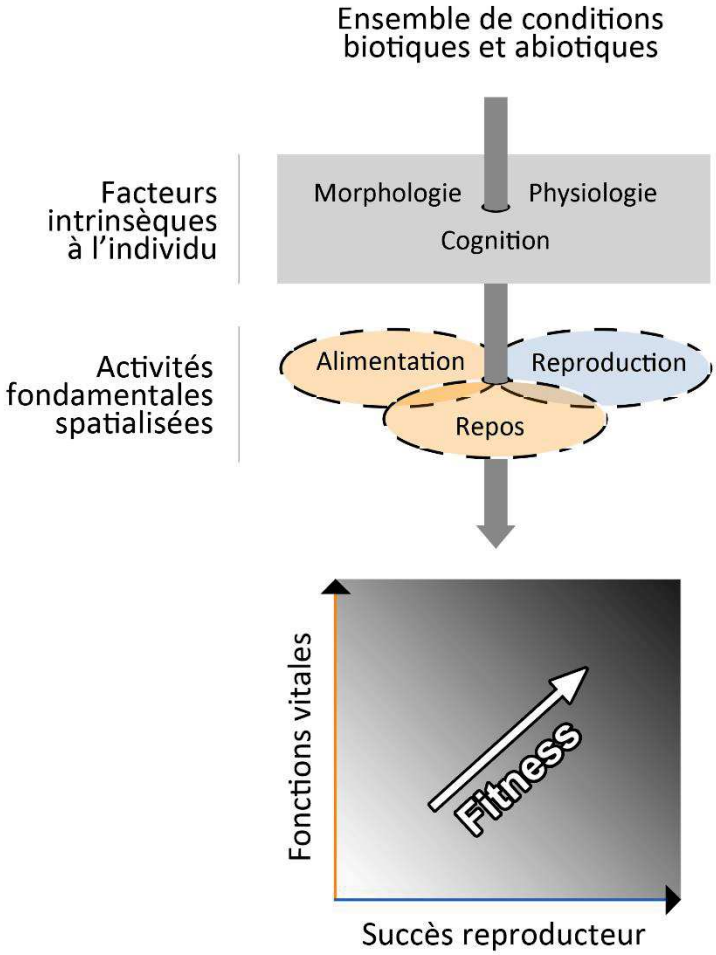


Figure 1.1. Un individu réalise différentes d'activités fondamentales réparties dans l'espace selon un ensemble de conditions biotiques (p. ex, compétition, prédation) et abiotiques (p. ex, température, précipitation), ainsi que selon des facteurs intrinsèques (morphologie, physiologie, capacités cognitives). Ces activités fondamentales permettent de maintenir les fonctions vitales de l'organisme et d'assurer le succès de reproduction de l'individu, c'est-à-dire sa fitness.

saisonniers, et ne s'expriment donc qu'une partie du temps au cours de la vie d'un individu (Rowan, 1938; Vlaming, 1972). Ils diffèrent fortement entre mâles et femelles (Clutton-Brock, 2009), selon l'âge des individus (Hayward et al., 2014; Sebestyén et al., 2020), ou leur état sanitaire (Pioz et al., 2008). Chez la plupart des espèces, seul l'un des deux sexes choisit son partenaire (Paul, 2002). La nécessité de critères de sélection a conduit au développement de particularités anatomiques distinctes selon les mâles et les femelles (p. ex., dimorphisme de taille ; Weaver et al., 2017). Par exemple chez de nombreuses espèces d'oiseaux, les mâles arborent un plumage davantage coloré (Owens and Hartley, 1998), tandis que chez les mammifères leur corpulence est généralement plus imposante (Fairbairn et al., 2007; Lindenfors et al., 2002). Par ailleurs, des comportements particuliers peuvent intervenir dans le succès reproducteur des individus, tel que le gardiennage de partenaires (Yokoi et al., 2016), où les comportements de parades (Wilgers and Hebets, 2011). Les activités de reproduction sont généralement rattachées à des sites spécifiques individuels (p. ex., nid ; Donazar et al., 1993) ou collectifs (p. ex., colonie ; Fretwell et al., 2012), ce qui contraint d'une certaine manière l'utilisation de l'espace des individus.

1.2.1.3 Trade off

Tandis que l'alimentation est une activité qui permet de maintenir les fonctions vitales de l'organisme (Colwell, 2010; Schoener, 1971), la reproduction est coûteuse en énergie (Gillooly and Baylis, 1999; Gobin et al., 2003). Les animaux doivent donc utiliser différentes stratégies à l'échelle individuelle afin d'équilibrer leur bilan énergétique en période de reproduction (Higginson and Houston, 2015). Les individus qui investissent beaucoup dans la reproduction doivent par exemple faire face à des dépenses énergétiques importantes, et donc à adapter leurs stratégies d'alimentation en conséquence (Scharf et al., 2013). Étant donné que les activités de reproduction et d'alimentation mobilisent généralement des environnements distincts, les décisions des individus se traduisent par leurs déplacements entre différents environnements et par le temps passé à utiliser ces espaces (Evens et al., 2018). Les individus doivent ainsi faire des choix entre le temps passé à s'alimenter et le temps passé à la reproduction, par exemple en limitant le nombre de sites d'alimentation visités pour se concentrer sur les plus rentables et/ou les plus familiers uniquement (Baert et al., 2021). Ils peuvent également réduire leur temps de trajet en se nourrissant au plus proche du lieu de

reproduction (Pyke, 1984; Staniland et al., 2007). Toutes ces stratégies nécessitent que les individus aient une certaine capacité à choisir des environnements qui répondent au mieux à leurs besoins.

1.2.2 Échelles spatiales

1.2.2.1 Niche écologique

La niche écologique est l'ensemble des conditions et des ressources abiotiques et biotiques nécessaires à la persistance d'une espèce (Grinnell, 1917). Hutchinson & MacArthur (1959) définissent une niche écologique comme un hypervolume ou chaque dimension de l'espace représente une ressource (p. ex., alimentaire, site de reproduction) ou une condition environnementale (p. ex., température, précipitation). Les auteurs distinguent la niche fondamentale qui correspond à la niche occupée sans contraintes, de la niche réalisée qui prend en compte les contraintes des interactions interspécifiques ou intraspécifiques (p. ex., prédation, compétition). L'espace que les individus d'une espèce occupent pour répondre à leurs besoins fondamentaux constitue une des dimensions de la niche écologique.

1.2.2.2 Choix d'un habitat

Un habitat est défini comme l'ensemble des ressources et des conditions présentes à une échelle spatiale donnée (p. ex., conditions environnementales, distribution des ressources, compétition interspécifique, dérangement humain, risque de prédation ; Harborne et al., 2011; Lewis et al., 2017; Hall et al., 1997; M. D. Johnson, 2007). Différents types d'habitat répondent de manière variable aux besoins fondamentaux des animaux selon les spécificités biologiques de chaque espèce. La qualité d'un habitat est généralement définie par sa capacité à contribuer à la fitness d'un individu (Johnson, 2007), mais également à la croissance globale de la population (Johnson, 2007). Les ressources au sein des habitats ne sont généralement pas réparties de manière homogène, mais sont agrégées au sein des sites spécifiques délimités spatialement (c. à d., un espace délimité où un individu reste un certain temps pour une activité donnée). La qualité d'un habitat dépend également de la perception que les individus ont de la distribution de ces sites (p. ex., leur proximité entre eux) ainsi que des facteurs qui

s'appliquent à l'espace parcouru entre différents sites (p. ex., prédation ; Mortelliti et al., 2010). Globalement, un habitat de bonne qualité doit fournir des ressources alimentaires qui permettent un taux net d'acquisition d'énergie élevé et/ou des sites de reproduction favorables. La présence d'une espèce dans un habitat donné dépend plus précisément des stratégies utilisées par les individus pour exploiter différents sites au sein de ces habitats.

1.2.2.3 Choix de sites

Le choix d'un site pour un individu est souvent une affaire de compromis, puisque les facteurs ne sont pas tous optimaux en même temps (Balluffi-Fry et al., 2020; Higginson & Houston, 2015; **Figure 1.2**). Plus spécifiquement pour l'alimentation, plusieurs théories se sont complétées afin d'expliquer comment les individus maximisent leur taux net d'acquisition d'énergie sur le long terme (Cezilly and Benhamou, 1996; Charnov, 1976; MacArthur and Pianka, 1966; Pyke, 1984, 2019). La composition individuelle du régime alimentaire et la répartition spatio-temporelle de l'effort de recherche sont les principaux éléments discutés à travers ses théories dites « d'approvisionnement optimal ». Ainsi, McNair (1982) a proposé que lorsqu'un individu est capable d'évaluer la qualité d'un site (c. à d., définie comme le taux net d'acquisition énergétique fourni par un site par unité de temps ; Cezilly & Benhamou, 1996), la durée passée dans ce site augmente avec sa qualité. Par ailleurs, ces théories ont souligné les contraintes qui peuvent intervenir dans les stratégies de recherche alimentaire, telles que l'influence de la compétition ou l'utilisation quotidienne d'un lieu central (p. ex., points d'eau, site dortoir ou de reproduction ; Giraldeau et al., 1994; Patrick et al., 2014; Rozen-Rechels et al., 2015). Par exemple chez les espèces utilisant un lieu central, l'effort optimal de recherche dans un environnement uniforme diminue avec la distance à ce lieu, conduisant à un compromis entre les coûts associés au trajet et les bénéfices tirés de l'exploitation du site (Andersson, 1978; Giraldeau and Kramer, 1982). D'autres auteurs suggèrent qu'une stratégie à long terme est de visiter les sites les plus profitables, sans pour autant exclure totalement les moins avantageux afin de continuer à acquérir de l'information sur ces sites (Krebs et al., 1978). Les animaux utilisent différentes stratégies pour évaluer la qualité d'un site d'alimentation. Les individus peuvent se baser sur des critères directs ou indirects qui révèlent la quantité et la qualité des ressources, ou la présence de prédateurs (Chen et al., 2017; Danchin et al., 2005; Olsson et al., 2002). Par exemple, le rat chinois à ventre

blanc (*Niviventor confucianus*) est capable de faire la différence entre des châtaignes saines et celles infestées de vers grâce à un examen sensoriel, dont la durée diminue dans un environnement où il y a un risque de prédation (Chen et al., 2017). Des stratégies plus générales peuvent également être élaborées, comme l'utilisation d'information personnelle basée sur la performance individuelle, ou l'utilisation d'information sociale issue de l'observation des congénères (Dunlap et al., 2016; Kendal et al., 2004). Généralement, le choix d'un site est également influencé par la connaissance préalable de l'environnement

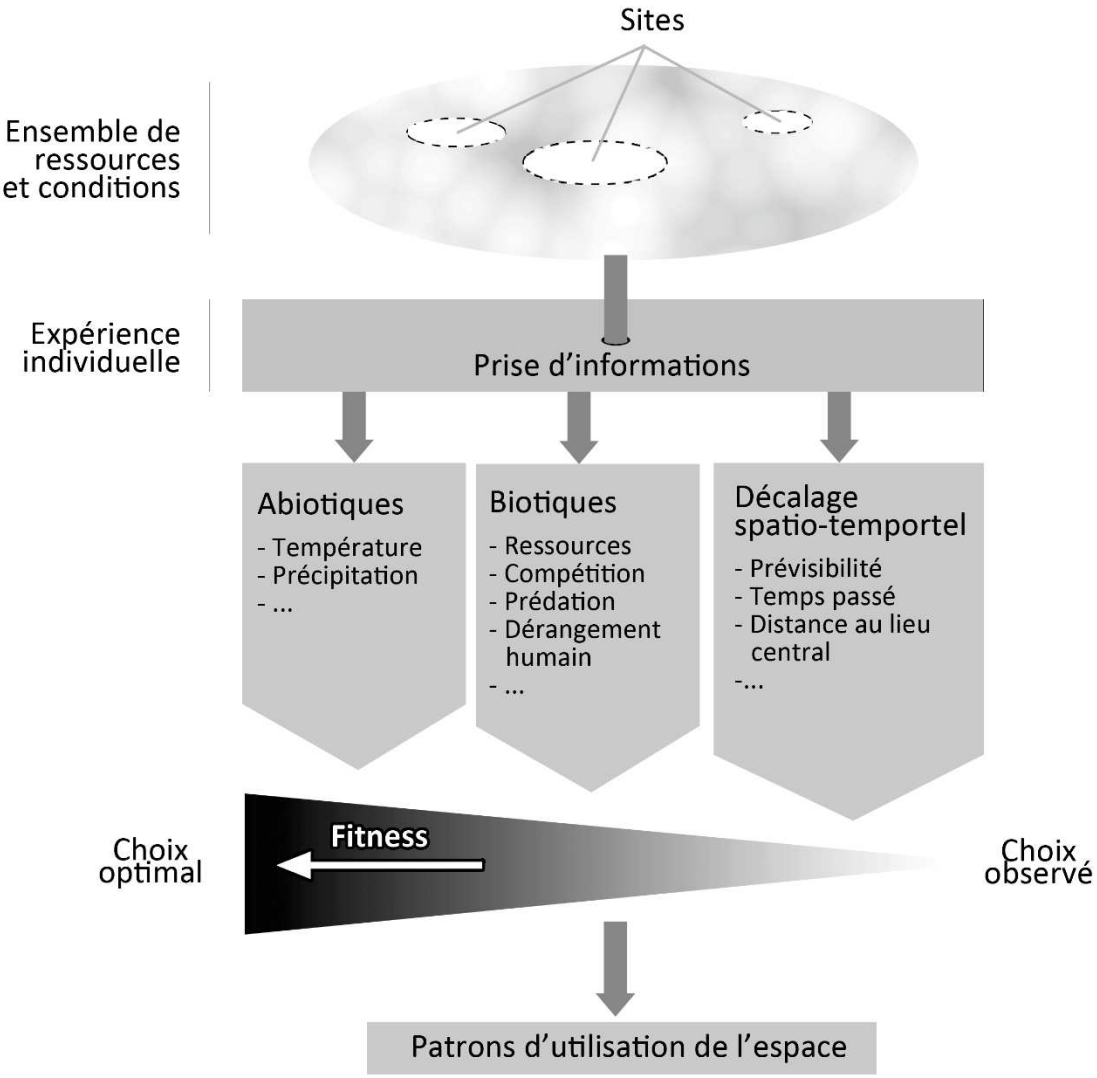


Figure 1.2. Les patrons d'utilisation de l'espace des animaux résultent de l'influence plus ou moins séquentielle de différents facteurs environnementaux biotiques et abiotiques et du décalage spatio-temporel qui modifie l'accessibilité aux sites ou leur qualité après la prise d'informations. Le choix optimal d'un individu en fonction des informations qu'il dispose est donc modéré par des contraintes variées qui agissent tout au long de ce processus (adapté d'après Danchin et al., 2005).

(Abrahams, 1986). Chez les vertébrés, la mémoire spatiale permet aux individus d'acquérir, de stocker et de mobiliser des informations sur les caractéristiques de localités dans leur environnement (Gautestad, 2011). La mémoire spatiale est peu utile dans les environnements soit très homogènes soit imprévisibles, mais procure un avantage important dans les milieux hétérogènes où la complexité spatio-temporelle est modérée (Fagan et al., 2013). Les animaux qui utilisent ce dernier type d'environnement tendent fréquemment à retourner sur des lieux connus lorsque la qualité de la ressource est prévisible (Berger-Tal and Bar-David, 2015), ou à prospecter des lieux moins familiers pour mettre à jour leurs informations sur certaines ressources (Rapport, 1980). De ce fait, l'expérience vécue par un individu dans un lieu donné peut fournir des indications sur son utilisation de l'espace future.

1.2.3 Zones d'interface avec les activités humaines

La modification d'un environnement par l'homme conduit généralement à la formation d'un paysage fragmenté, qui comprend une matrice d'habitats distincts selon leur utilisation anthropique ainsi que des patchs rémanent de végétation native (Pardini et al., 2017; Semper-Pascual et al., 2021). Ces habitats transformés présentent globalement des caractéristiques considérablement différentes des habitats d'origine, que ce soit en terme de structure paysagère, de nature ou de distribution des ressources (Davis et al., 2015; Geri et al., 2010; Lindenmayer and Fischer, 2006; Nin Pratt, 2015). Les espèces peuvent être impactées négativement ou bénéficier des ressources anthropiques en fonction de la nature et du degré des modifications (Devictor et al., 2008; Lowry et al., 2013; Morand et al., 2017; Nin Pratt, 2015; Pineda and Halffter, 2004; Shochat et al., 2015). En effet, les milieux anthropiques peuvent être une source de ressources alimentaires, par exemple par le biais de la végétation favorisée par l'homme, que ce soit pour ses propres besoins d'alimentation ou de manière indirecte par les activités humaines (DeWalt et al., 2003; Kaluza et al., 2016; Moore et al., 2016). Les espaces modifiés par l'homme peuvent également fournir des supports alternatifs pour la reproduction d'espèces cavernicoles, tels les choucas de tours qui nichent dans les cheminées (Röell, 1978), les rougequeues noirs dans les cavités murales (Chen et al., 2011), ou certaines espèces de chauves-souris qui mettent bas dans les bâtiments (Winter et al., 2020). Par ailleurs, la prédation peut être moindre dans les zones urbaines si les prédateurs se dirigent vers de la nourriture atrophique, comme le suggère Rodewald et al. (2011) qui ont

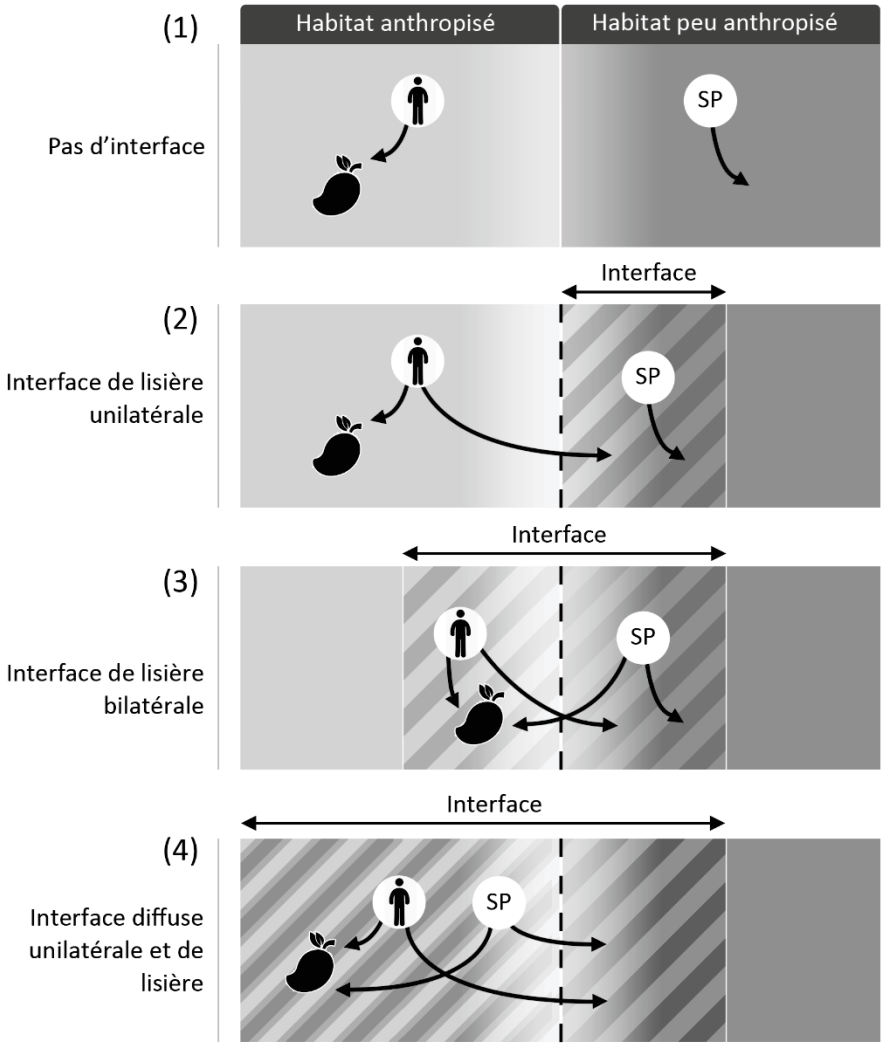


Figure 1.3. Concept théorique de l'interface entre les humains, représentés par la « silhouette humaine » et une espèce de la faune sauvage, représentée par « SP », qui évoluent respectivement dans un habitat anthropisé avec des ressources liées aux activités humaines (p. ex., fruits cultivés), et dans un habitat peu anthropisé. L'humain est ici toujours considéré comme utilisant seulement les ressources naturelles les plus proches de son habitat de vie (cas des territoires avec une très faible densité humaine), mais aurait pu être considéré comme occupant tout l'habitat peu anthropisé (cas des territoires avec une forte densité humaine). La largeur des rayures indique l'intensité de l'interface (p. ex., la fréquence des contacts). (1) Pas d'interface : cas particulier lorsque l'habitat peu anthropisé est isolé géographiquement ou difficile d'accès (p. ex., milieu insulaire). (2) interface unilatéral de lisière : seul l'humain traverse la lisière pour utiliser les ressources naturelles. L'espèce sauvage évite l'habitat anthropisé et la proximité avec les humains (p. ex., chat forestier *Felis silvestris*). (3) interface de lisière bilatéral : l'humain et l'espèce sauvage traversent la lisière pour exploiter les ressources des deux habitats. L'espèce sauvage est typiquement tolérante au dérangement humain (p. ex., renard roux *Vulpes vulpes*). (4) Interface diffus et de lisière : l'espèce sauvage et l'humain cohabitent dans l'habitat anthropisé et la lisière avec l'habitat peu anthropisé. L'espèce sauvage peut être « anthropophile », c. à d., préférer les ressources anthropiques (p. ex., souris grise *Mus musculus*, moineau domestique *Passer domesticus*).

observé la diminution des interactions prédateurs-proies chez des oiseaux nicheurs urbains. A contrario, la destruction des habitats naturels par l'homme peut être défavorable pour les espèces, entrainant une diminution des populations, des extinctions locales, voir la disparition d'une espèce donnée (Ceballos et al., 2015; Frick et al., 2020; Van Houtan et al., 2006). Il a souvent été montré que les espèces généralistes sont plus à même d'utiliser des espaces modifiés par l'homme, tandis que les espèces spécialistes sont davantage dépendantes des habitats et ressources peu modifiés par l'homme (Devictor et al., 2008; Morante-Filho et al., 2015; Swihart et al., 2003). De manière générale, ces transformations environnementales ont des conséquences sur les comportements d'alimentation et de reproduction des espèces, ce qui influence leurs patrons d'utilisation de l'espace à différentes échelles d'organisation biologique.

Dans un cadre épidémiologique, les zones d'interface sont définies comme l'espace physique dans lequel les animaux sauvages, ainsi que les humains et espèces animales domestiques superposent leur occupation de l'espace et potentiellement interagissent (Caron et al., 2021). Ces zones correspondent généralement à des habitats faiblement ou largement transformés par les activités humaines, tels que les milieux agricoles ou les espaces urbains. Une zone d'interface est d'autant plus susceptible d'être un espace de contacts entre la faune sauvage et l'homme si les espèces animales sont attirées par les ressources anthropiques (**Figure 1.3**; Becker et al., 2015). Les opportunités de contacts dans ces environnements peuvent donner lieu à la transmission de pathogènes, c'est pourquoi, l'identification des zones d'interface est une première étape dans la prévention des risques de transmission de maladie. De manière générale, la recherche alimentaire est une activité liée à un grand nombre de lieux dans lesquels les individus sont susceptibles de se rendre. Se focaliser sur ce comportement est de prime importance puisqu'il est l'un des plus susceptibles de créer des interactions avec d'autres espèces et d'être à l'origine de la diffusion de pathogènes dans l'environnement. Par exemple, la plantation de manguiers (*mangifera indica*) en Malaisie à proximité des porcheries attire les chauves-souris qui sont susceptibles de transmettre le virus Nipah aux cochons et aux humains (Becker et al., 2015). Les comportements de reproduction restent importants à prendre en compte même s'ils impliquent généralement un nombre moins important de sites. En particulier lorsqu'ils réunissent un grand nombre d'individus, ils sont une source de contacts interspécifiques qui peuvent influencer les dynamiques épidémiologiques au sein de

la population (Uchii et al., 2011), mais également la transmission de pathogènes aux espèces à l'interface avec ces sites de reproduction.

1.3 Approches retenues pour étudier les patrons d'utilisation de l'espace

Parmi les approches qui visent à étudier l'utilisation de l'espace des animaux, l'étude des processus de choix s'intéresse aux stratégies utilisées par les animaux pour choisir un site, tandis que l'étude des patrons d'utilisation de l'espace représente les conséquences des choix individuels (Danchin et al., 2005). La démarche qui est utilisée dans le cadre de cette Thèse est d'étudier les patrons d'utilisation de l'espace des espèces à différentes échelles d'organisation biologique, en mettant en évidence les variables qui influencent ces patrons. Cette approche peut comporter différents biais concernant l'interprétation des résultats, puisque qu'elle ne permet pas de savoir directement par quels processus de choix les individus évaluent la qualité des sites sélectionnés (Danchin et al., 2005). En effet, les individus n'occupent pas systématiquement et exclusivement les meilleures zones. Des individus peuvent se trouver dans des milieux suboptimaux, soit en relation avec les contraintes liées à la prospection et la sélection du site en général (p. ex., effets de la compétition, comportement d'échantillonnage), soit parce qu'ils n'ont pas d'intérêt particulier à occuper en permanence les meilleures sites (Horne, 1983; Merkle et al., 2015). Toutefois, dans la perspective d'appréhender les zones d'interfaces avec les humains dans un cadre épidémiologique, il est pertinent de connaitre la distribution effective des individus plutôt que de traiter exclusivement des processus de choix, c'est pourquoi cette première approche a été privilégiée.

1.3.1 Étude du comportement de recherche alimentaire

1.3.1.1 Récolte de données spatiales

Le comportement de recherche alimentaire sera abordé dans le cadre de cette Thèse au travers de l'étude du patron de sélection d'habitats à l'échelle d'une population, mais également des comportements individuels sous-jacents afin de renseigner sur les décisions prises à l'échelle des individus. Ce type d'étude repose sur l'acquisition de données de spatio-

temporelle de localisation des individus. Plus le nombre de localisation sur une période de temps restreinte est élevé, plus l'utilisation de l'espace peut être précisée de manière fine. Dans le cadre du suivi d'animaux à fine échelle, les méthodes basées sur la télémétrie satellitaire qui permet d'acquérir des localisations GPS (Géo-Positionnement par Satellite ; Hebblewhite & Haydon, 2010) sont majoritairement utilisées. Bien que de nombreuses autres méthodes existent (p. ex., le marquage visuel ou électronique, l'enregistrement acoustique ou de luminosité ; Donaldson et al., 2014; Fiedler, 2009; Prosekov et al., 2020; Yamamoto et al., 2008), l'utilisation de balises satellites permet généralement de collecter avec une plus faible marge d'erreur une quantité importante de localisations rapprochées dans le temps (Martin et al., 2009). Néanmoins, ces méthodes demandent des moyens financiers et humains parfois importants (Thomas et al., 2011). De plus, une limite actuelle de la technologie GPS est la miniaturisation limitée des balises, notamment à cause de contraintes de batterie, ce qui ne permet pas d'équiper de nombreuses espèces de petite taille (Rerucha et al., 2017).

1.3.1.2 Patron de sélection d'habitats à l'échelle d'une population

L'étude des patrons de sélection d'habitats à l'échelle de la population se base sur l'utilisation d'informations de plusieurs individus regroupés ensemble pour apporter une estimation globale de l'utilisation de l'espace. La « sélection » d'un habitat par une population implique que cette dernière l'utilise de manière disproportionnée par rapport à sa disponibilité (Johnson, 1980). Il est en effet important de considérer qu'un environnement peut être majoritairement utilisé car il est davantage représenté dans la région étudiée, et non parce qu'il correspond à un optimum pour la population. Pour contrer ce biais, il est nécessaire d'échantillonner l'environnement disponible dans la région d'étude afin de le comparer à celui occupé par la population (Manly et al., 2002). Les études de sélection d'habitats par une population sont généralement traitées par des modélisations de sélection de ressources (Aebischer et al., 1993; Boyce et al., 2002; Manly et al., 2002; Martin et al., 2009). De nombreuses méthodes de modélisation se sont développées afin d'estimer la sélection de ressources (Aarts et al., 2012). La méthode classique d'estimation de fonction de sélection de ressources s'appuie sur un échantillonnage de points « utilisés » (p. ex., localisation GPS) et « disponibles » pour obtenir une probabilité relative de sélection en fonction d'une ou plusieurs variables environnementales (Manly et al., 2002). Les points « disponibles » sont

généralement générés de manière aléatoire dans le domaine vital d'un individu ou dans l'espace occupé par une population durant la durée de l'étude.

Dans le cadre de cette Thèse, un intérêt particulier a été porté sur la sélection d'habitats d'alimentation à l'échelle d'une population dans un environnement hétérogène. Les variables catégorielles d'habitats ont été utilisés comme un proxy de la qualité globale d'un environnement donné, tel que décrit par (Johnson, 2007). Néanmoins dans certains cas, tous les éléments du paysage modifiés par l'homme ne sont pas structurés sous forme de patchs, mais aussi sous forme de linéaires qui forment des corridors dans la matrice paysagère (p. ex., voies de circulation humaine ou cours d'eau ; Cortes & Gillam, 2020; Redon (de) et al., 2015). Il est alors également pertinent de prendre en compte la distance à ces linéaires en tant qu'information sur la qualité de l'environnement lorsqu'un effet attractif ou répulsif est suspecté pour une espèce donnée.

1.3.1.3 Comportements individuels sous-jacents

L'étude de l'utilisation de l'espace à l'échelle individuelle permet de préciser les comportements qui sous-tendent la sélection d'habitats à l'échelle de la population, et de souligner les stratégies comportementales utilisées par les individus pour répondre à leurs besoins (Dougherty et al., 2018). L'acquisition de données spatio-temporelles de localisation des individus à fine échelle est nécessaire. Ces données peuvent ensuite être utilisées pour des analyses de l'utilisation de l'espace à l'échelle individuelle (Thomson et al., 2017). Par exemple, les méthodes de segmentation de trajectoire utilisent des localisations successives pour détecter les changements de déplacements, et associer différents stades comportementaux à chaque localisation (p. ex., repos, recherche alimentaire ; Bennison et al., 2018; Edelhoff et al., 2016; Goodall et al., 2019). Il est alors possible de caractériser des zones que l'animal occupe pendant qu'il recherche sa nourriture ou mène d'autres activités (Ventura et al., 2020; Ylitalo et al., 2021 ; mais voir aussi Buderman et al., 2021 qui exposent les limites de cette méthode). Ces zones peuvent être délimitées de plusieurs manières, par exemple, via la méthode du polygone convexe minimum (MCP ; Freeman & Shapira, 1975) qui construit simplement une limite autour des points les plus extérieurs d'une trajectoire, ou via des méthodes de répartition de l'utilisation (UD ; Kernohan et al., 2001). Différentes variables d'intérêt peuvent alors être calculées depuis ces précédentes analyses, telles que la fréquence

(p. ex., le nombre de sites visités, la revisite d'un site ; Haase et al., 2020; Wittemyer et al., 2019) ou la durée de certains stades comportementaux (p. ex., durée passée à rechercher de la nourriture ; Austin et al., 2019). En réalisant des modèles statistiques pour mettre en évidence les facteurs qui influencent ces comportements, il est alors possible de mieux comprendre les stratégies utilisées par les animaux pour répondre à leurs besoins dans un espace hétérogène.

1.3.2 Étude de l'utilisation des habitats par une communauté d'espèces

Une communauté est un ensemble d'espèces qui est présente au même endroit au cours d'un temps donné, qui n'est pas limité par la phylogénie ou par l'utilisation d'une ressource, et qui est étudié au sein de limites spatiales naturelles ou arbitraires (Fauth et al., 1996). L'écologie des communautés vise à identifier les facteurs qui gouvernent la structure et la dynamique des communautés (Agrawal et al., 2007; Roughgarden, 2009). Elle a été marquée par le développement de la théorie des niches écologiques (cf. **1.2.2.1**), en proposant que deux espèces en compétition finissent par s'exclure ou modifient leur « niche », c'est-à-dire leurs besoins en terme de caractéristiques environnementales qui leur permettent de persister (Hutchinson and MacArthur, 1959). Une autre théorie, la règle d'assemblage des communautés (Zobel et al., 1998), propose que la communauté observée à l'échelle locale est issue d'un pool plus large qui est « filtré » par un ensemble de facteurs abiotiques (p. ex., climat) puis biotiques (p. ex., compétition, prédation). De manière plus générale, les recherches actuelles visent à comprendre comment la structure des communautés est influencée par les interactions conjointes entre les espèces et leur environnement (p. ex., l'habitat), ainsi que par divers éléments stochastiques (p. ex., les processus démographiques de colonisation/extinctions, ou les fluctuations environnementales ; Ovaskainen & Abrego, 2020).

L'apport de cette échelle dans le cadre de cette Thèse est de non seulement révéler l'utilisation conjointe d'habitats des espèces, mais aussi de mettre en lumière d'autres facteurs qui gouvernent la structure des communautés. Par exemple, lors d'une expérimentation de long-terme focalisée sur les amphibiens et macro-invertébrés, Chase (2007) a trouvé que des évènements aléatoires, tel que l'assèchement des mares et leur recolonisation, pourrait être à l'origine du peu de similitude entre les communautés des

différentes mares. Contrairement aux échelles de la population et de l'individu précédemment développées, l'occupation de l'espace des espèces à l'échelle d'une communauté peut être abordée avec des données d'abondance d'individus ou de présence/absence d'espèces, sans suivre la localisation de mêmes individus dans le temps (Warton et al., 2015). De ce fait, des données d'observation visuelles sur différents sites clés et à différentes périodes peuvent suffire à constituer une base de données exploitables. Parmi les méthodes d'analyses disponibles pour étudier les communautés d'espèces, les modèles de distribution des espèces sont en plein développement (Tikhonov et al., 2020b). Les modèles de distribution des espèces empilées modélisent chaque espèce séparément puis combinent leurs prédictions pour évaluer des modèles au niveau de la communauté, alors que les modèles de distribution conjointe des espèces reconnaissaient que les espèces réagissent conjointement à l'environnement et entre elles (Tikhonov et al., 2020b).

1.4 Chauves-souris frugivores : influence des activités humaines et implications épidémiologiques

1.4.1 Famille des Pteropodidae

Les chauves-souris de la famille des Pteropodidae (ordre Chiroptera) sont principalement frugivores ou nectarivores. Elles sont réparties sur les continents Africain, Eurasiatique et Océanien. Elles totalisent près de 200 espèces pour 45 genres (Almeida et al., 2020), et sont distribuées principalement dans les biomes tropicaux et équatoriaux. Pour cette synthèse, le terme « chauves-souris frugivores » sera employé pour désigner la famille des Pteropodidae. Des exemples cités seront néanmoins illustrés à partir d'espèces de la famille des Phyllostomidae (distribuée en Amérique du Sud ; Baker et al., 1989) qui est davantage étudiée et dont l'écologie est proche des Pteropodidae (p. ex., biome tropical et équatorial, régime alimentaire frugivore ; Saldaña-Vázquez et al., 2013). Ces espèces de chauves-souris présentent une grande diversité d'écologies et de comportements, et donc de stratégies pour répondre à leurs besoins élémentaires.

Les chauves-souris frugivores sont crépusculaires ou nocturnes, elles occupent des gîtes diurnes variés, qui incluent les grottes naturelles, les anfractuosités dans les arbres, les

couverts forestiers et les troncs d'arbres creux (Eklöf and Rydell, 2017; Furey and Racey, 2016). Certaines espèces opportunistes gîtent également au sein d'infrastructures anthropiques (p. ex., carrière d'extraction; Lučan et al., 2016). Les chauves-souris frugivores sont connues pour se regrouper au sein de gîtes diurnes qui peuvent accueillir des dizaines, voire des centaines ou des milliers d'individus (Fahr et al., 2015), bien que certaines espèces gîtent parfois de manière solitaire (Bonaccorso et al., 2002). Des rassemblements ponctuels de plusieurs millions d'individus dans des localités spécifiques sont également rapportés, par exemple lors de migrations saisonnières chez la Roussette paillée africaine (*Eidolon helvum*) dans le Parc national de Kasanka en Zambie (Byng et al., 2010). Ce type d'agrégation s'explique par l'utilisation commune de gîtes favorables comme les grottes ou les arbres remarquables, mais également par un comportement social complexe qui conduit les chauves-souris à se regrouper pour la reproduction ou l'alimentation (Kunz, 1982). De nombreuses espèces occupent des gîtes nocturnes transitoires ou temporaires, utilisés pour se reposer entre les phases d'alimentation (Karuppudurai and Sripathi, 2018; Marimuthu et al., 1998).

La famille des Pteropodidae comprend des espèces qui se nourrissent de fruits, de nectar ou plus rarement d'autre parties végétales (Almeida et al., 2020). Les habitats d'alimentation sont variés, allant des forêts primaires aux zones urbaines (Aziz et al., 2017; De Jong et al., 2013; Jung and Threlfall, 2018). De nombreuses chauves-souris frugivores bénéficient des ressources anthropiques (p. ex., alimentaires ou sites de repos), tandis que d'autres semblent éviter les zones avec de l'activité humaine (Voigt and Kingston, 2016). Certaines chauves-souris qui utilisent les ressources anthropiques participent à la dispersion du pollen et des graines de nombreuses espèces de plantes d'intérêt économique, par exemple, en Afrique : le fromager (*Ceiba pentandra* ; Hending et al., n.d.), les eucalyptus (*Eucalyptus spp.* ; Lučan et al., 2016), les figuiers (*Ficus spp.* ; Mahmood-Ul-Hassan et al., 2010), le manguier (*mangifera indica* ; Ganesh et al., 2016), le sapotillier (*Manilkara zapota* ; Ganesh et al., 2016). Le régime alimentaire est étroitement lié au développement saisonnier de la végétation (Amponsah-Mensah et al., 2019). Ainsi une population urbaine de *Eidolon helvum* étudiée au Ghana se nourrissait majoritairement des fruits de plantes introduites durant la saison humide, tandis que le régime en saison sèche était exclusivement constitué de nectar et de pollen de plantes natives (Fahr et al., 2015).

La reproduction occupe une place importante intégrée dans des cycles saisonniers. Le nombre d'œstrus dépend des variations climatiques et de l'abondance des ressources alimentaires associées (Kunz, 1982). En région tropicale et équatoriale, les précipitations sont le facteur climatique qui affectent le plus le développement de la végétation (p. ex., floraison, fructification, pousse des feuilles ; Adamescu et al., 2018; Wang et al., 2018). Ainsi, la plupart des espèces suivent un cycle de plusieurs œstrus à l'équateur (Kunz, 1982), en lien avec l'alternance bisannuelle de saisons des pluies et sèches. Les espèces ne présentent généralement qu'un seul cycle annuel en zone tropicale (Happold and Happold, 1990), qui ne comporte qu'une saison des pluies et sèche par an. Les stratégies de reproduction pendant la période d'accouplement sont très variées chez les chauves-souris frugivores. De nombreuses espèces sont polygames et utilisent des places centrales pour la reproduction. Par exemple, *Eidolon helvum* se reproduit au sein de gîtes diurnes (Mutere, 1967). Chez le cynoptère à nez court (*Cynopterus sphinx*), les mâles s'approprient un site où sont localisées plusieurs femelles, donnant lieu à la formation de harem (Karuppudurai et al., 2008). Enfin, la chauve-souris à tête de marteau (*Hypsignathus monstrosus*) forme des leks, c'est-à-dire des aires où des mâles défendent un territoire individuel et paradent pour attirer les femelles (Bradbury, 1977).

1.4.2 Utilisation de l'espace en lien avec les activités humaines

1.4.2.1 Patrons de sélection d'habitats d'alimentation

Les habitats sélectionnés à l'échelle d'une population de chauves-souris frugivores dépendent essentiellement de la distribution des ressources alimentaires. En effet, les ressources les plus profitables sont susceptibles d'attirer un grand nombre d'individus. Par exemple, Lee et al. (2017) ont montré chez le genre *Pteropus* que la densité d'individus est proportionnelle à la densité de ressources clés, telles que les espèces du genre *Ficus spp.* De nombreuses espèces de chauves-souris frugivores bénéficient des habitats modifiés par l'homme. En effet, les milieux agricoles et les jardins peuvent fournir une diversité et une abondance importante d'espèces d'arbres fruitiers, qu'ils soient cultivés par l'homme ou issus d'une dynamique de recolonisation naturelle après une modification telle que la coupe d'arbres (Bobrowiec and Gribel, 2010; Mishra et al., 2020). Par exemple, deux espèces de chauves-souris frugivores

asiatiques (*Pteropus vampyrus lanensis* et *Acerodon jubatus*) préfèrent les forêts non perturbées et les zones proches des cours d'eau, tout en évitant les zones perturbées et agricoles (Mildenstein et al., 2005). Le Renard volant de Madagascar (*Pteropus rufus*) à Madagascar sélectionne davantage les plantations et les forêts galeries (Oleksy et al., 2015). La roussette de Lyle (*Pteropus lylei*) sélectionne davantage les zones résidentielles dans un environnement hétérogène au Cambodge (Choden et al., 2019). A l'inverse, certaines espèces évitent les zones occupées par l'homme en restant cantonnées aux habitats peu perturbés. C'est le cas du Renard volant des Philippines (*Acerodon jubatus*) qui préfère les forêts denses (De Jong et al., 2013).

Néanmoins, la plupart des connaissances sur les habitats utilisés par les espèces peuvent être extrapolées à partir de données d'inventaires (p. ex., Angelici et al., 2000; Djossa et al., 2011; Fahr & Ebigbo, 2003; Monadjem et al., 2020; Monadjem & Reside, 2008; O'Shea & Vaughan, 1980, pour les espèces africaines ; p. ex., Lane et al., 2006; O'malley et al., 2006; Sedlock et al., 2011; Struebig et al., 2010, pour les espèces asiatiques), d'analyse de diète (*Epomops franqueti* : Amponsah-Mensah et al., 2019; *Pteropus sp.* : Banack, 1998; *Pteropus dasymallus* : Nakamoto et al., 2015), ou d'études télémétriques qui décrivent les habitats occupés sans prendre en compte l'environnement disponible (p. ex., *Rousettus aegyptiacus* : Centeno-Cuadros et al., 2017; *Rousettus madagascariensis* : Andrianaivoarivelo et al., 2011; *Megaloglossus woermanni* : Weber et al., 2009; *Epomophorus wahlbergi* : Rollinson et al., 2013; *Eonycteris spelaea* : Acharya et al., 2015a, 2015b; *Melonycteris melanops* : Bonaccorso et al., 2005). Les approches de type sélection d'habitats (c. à d., comparer l'environnement disponible à celui sélectionné) sont limitées à deux espèces en Afrique (*Rousettus aegyptiacus* : Lučan et al., 2016; *Eidolon helvum* : Fahr et al., 2015) et trois en Asie (*Peropus lylei* : Choden et al., 2019; *Acerodon jubatus* et *Pteropus vampyrus lanensis* : Mildenstein et al., 2005). La rareté de ce type d'approche entraine des connaissances partielles sur les préférences d'habitats d'alimentation et sur les optimums écologiques des espèces.

1.4.2.2 Comportements individuels spatialisés

Les déplacements quotidiens des chauves-souris frugivores sont dictés par la nécessité de répondre à leurs besoins fondamentaux, notamment le besoin d'alimentation. Les chauves-souris frugivores ont la particularité de se nourrir de ressources immobiles et distribuées de

manière hétérogène dans le paysage, chaque arbre ou groupement d'arbre en fructification formant un site de nourrissage (Acharya et al., 2015b; Choden et al., 2019; Giles et al., 2018). Les ressources sur un arbre donné peuvent donc rester prévisibles tant qu'elles ne sont pas épuisées. Les chauves-souris frugivores utilisent les éléments du paysage pour se repérer dans l'espace, mais également leur sens olfactif et leur perception du champ magnétique (Geva-Sagiv et al., 2015). Des expériences en laboratoire ont démontré que les chauves-souris utilisent des informations olfactives rapportées par leur congénères pour identifier de nouvelles sources de nourriture (O'Mara et al., 2014). Chaque nuit, les chauves-souris frugivores visitent typiquement une ou plusieurs aires d'alimentation différentes (Choden et al., 2019; De Jong et al., 2013; Rollinson et al., 2013) et reviennent régulièrement sur les mêmes sites d'alimentation d'une nuit à l'autre (Goldshtein et al., 2020). Certaines espèces présentent une importante variabilité inter-individuelle dans les déplacements, qui pourrait être issue d'une stratégie de répartition des ressources ou d'un processus d'apprentissage individuel (Kerches-Rogeri et al., 2020). Les distances que les chauves-souris frugivores parcourent quotidiennement depuis les gîtes diurnes pour rejoindre les sites d'alimentation sont généralement de l'ordre de plusieurs dizaines de kilomètres pour les plus grandes espèces (Calderón-Capote et al., 2020; Hengjan et al., 2018). Certaines études rapportent par exemple des distance maximales atteintes depuis le gîte diurne de 59 km chez *Eidolon helvum* (Richter and Cumming, 2008), 24 km chez *Pteropus lylei* (Weber et al., 2015) et 100 km pour *Pteropus vampyrus* (Hengjan et al., 2018). Les chauves-souris frugivores sont capables de visiter les sites les plus profitables en terme de qualité ou de distance à leur colonie, en se répartissant les ressources entre-elles pour maximiser la prise alimentaire (Goldshtein et al., 2020). De futures recherches restent à mener afin de mieux comprendre les informations utilisées par les individus pour trouver de nouvelles ressources et optimiser l'exploitation de celles-ci. Par ailleurs, les liens entre les stratégies comportementales individuelles d'alimentation et les autres activités fondamentales, telle que la reproduction, restent très peu explorées. Chez les femelles d'une espèce de la famille des Phyllostomidae, Bohlender et al. (2018) ont montré que leur régime alimentaire est différent lorsqu'elles sont en lactation, ce qui suggère une stratégie pour répondre à des besoins énergétiques spécifiques. Bien que la reproduction soit connue pour induire des coûts énergétiques (p. ex., stress, perte de masse ou de calcium osseux ; Klose et al., 2006; Torres et al., 2019; Welbergen, 2011), les conséquences en terme de déplacements pour la recherche alimentaires ne sont pas étudiées,

ni chez les Phyllostomidae ni chez les Ptreropididae. L'utilisation de méthodes basées sur l'analyse des déplacements permettraient de mieux comprendre ces décisions comportementales, et les stratégies globales utilisées par les individus pour répondre à leurs besoins.

1.4.2.3 Utilisation des habitats par la communauté d'espèces

Les chauves-souris frugivores sont très sensibles à la modification de leur habitat. La perte d'habitats liée à la déforestation, à l'intensification de l'agriculture ou à l'expansion de l'urbanisation est une cause majeure de menace pour certaines espèces (Frick et al., 2020). Plus particulièrement, la perte de couvert forestier et la fragmentation des paysages entrainent des effets contrastés selon les espèces. Les études sur la famille des Pteropodiae sont sous-représentées par rapport à la famille des Phyllostomidae (Kingston, 2013). Chez les Phyllostomidae, l'effet de la modification des habitats par l'homme est contrasté selon les espèces et dépend essentiellement de leur tolérance aux perturbations et de leur besoins écologiques (Avila-Cabadilla et al., 2012). L'effet dépend également du degré de modification anthropique (Rocha et al., 2017) et de la présence de ressources fruitières clefs (Laurindo et al., 2019). Une diminution de la richesse spécifique est typiquement observée à partir d'un certain gradient d'anthropisation (Ávila-Gómez et al., 2015; Muylaert et al., 2016). De manière analogue, en considérant un gradient de successions végétales secondaires dans une région partiellement déboisée, un stade de végétation pionnier comporte seulement une partie des espèces présentes dans la forêt ancienne (Avila-Cabadilla et al., 2009). Les espèces de chauves-souris frugivores avec une phylogénie proche présentent généralement le même type de réponse, ce qui peut donner lieu à des assemblages regroupant des espèces proches génétiquement (Frank et al., 2017). En comparaison aux Phyllostomidae, les études sur les communautés de Pteropodiae se limitent à des inventaires dans différents habitats (cf. **1.4.2.1**) et à l'exploration de l'effet de quelques variables sur la communauté de chauves-souris, tel que le gradient d'altitude (Juste B. and Perez Del Val, 1995; Linden et al., 2014) ou la distance à la végétation rivulaire (Monadjem and Reside, 2008). De plus amples recherches seraient nécessaires pour évaluer l'effet de différents gradients de modifications anthropiques sur les espèces de Pteropodidae, ainsi que les conséquences sur la composition des communautés et sur les interactions entre les différentes espèces.

1.4.3 Zoonoses virales

Les chauves-souris (ordre des Chiroptères, incluant la famille des Pteropodidae) sont des mammifères particulièrement impliqués dans les zoonoses virales, avec plus d'une soixantaine de virus détectés ou isolés de leur sang, excrétas ou organes (Rodhain, 2015). Plusieurs espèces de chauves-souris jouent, ou sont suspectées de jouer, un rôle d'hôte de maintenance dans des réservoirs d'infection (Gentles et al., 2020). Un réservoir est défini comme une ou plusieurs populations ou environnements, dans lesquels un agent pathogène est maintenu en permanence, et à partir duquel l'infection peut être transmise à une population cible (Viana et al., 2014). Chez les chauves-souris, l'immunité innée (notamment les « Toll-like » impliquées dans les processus de reconnaissance des interférons et autres cytokines) et les caractéristiques de leur réponse en anticorps présentent des mécanismes de contrôle de la réplication virale et de la réponse antivirale particulièrement efficaces (Baker et al., 2013; Banerjee et al., 2020; Letko et al., 2020; Rodhain, 2015). Ainsi, les chauves-souris partagent une histoire évolutive avec différents virus de telle sorte que les interactions entre le virus et les cellules hôtes conduiraient au caractère asymptomatique des infections et à la persistance des virus dans les populations (Rodhain, 2015). Ce rôle de réservoir est identifié pour des virus du genre Lyssavirus (virus de la rage), pour le genre Henipavirus, dont le virus Nipah en Asie du Sud-Est et le virus Hendra en Australie et Papouasie-Nouvelle-Guinée (Letko et al., 2020), ainsi que pour certaines Coronaviridae comme le SRAS-CoV-1. Par ailleurs, les chauves-souris sont suspectées d'être réservoir de certains autres virus de la famille Coronaviridae, dont le virus pandémiques du SRAS-CoV-2, et le virus du MERS-CoV en Péninsule arabique et au Moyen-Orient, et de la famille Filoviridae, comportant les virus Marburg et Ebola en Afrique (Letko et al., 2020). Les chauves-souris sont donc susceptibles de transmettre par contacts directs ou indirects un grand nombre de virus qui s'avèrent très pathogènes pour les espèces cibles tels que l'homme ou d'autres mammifères.

Ce travail repose sur deux cas d'études, basés dans deux régions géographiques distinctes, avec des risques de transmissions de virus différents depuis des espèces de chauves-souris frugivores de la famille des Pteropodidae : le virus Nipah en Asie du Sud-Est et le virus Ebola en Afrique. Les connaissances sur le rôle des chauves-souris dans la dynamique de ces virus sont contrastées. Pour le cas du virus Nipah, les espèces du genre *Pteropus* ont

été identifiées comme réservoir du virus (Bellini et al., 2005). Des études basées sur la télémétrie GPS ou sur des captures d'images ont par ailleurs montré que ces chauves-souris étaient attirées par les jardins et les plantations (Choden et al., 2019; Salah Uddin Khan et al., 2010). La chasse des chauves-souris étant répandue en Asie du Sud-Est, la transmission du virus à l'homme pourrait intervenir lors de cette pratique (Cappelle et al., 2020). De plus, les *Pteropus spp.* utilisent fréquemment des ressources anthropiques, telle que le jus de palme, et pourraient contaminer l'homme par l'intermédiaire de fluides corporels infectés et déposés dans des liquides (Islam et al., 2016; Khan et al., 2012). La popularité des pratiques à risque dans certaines régions pourrait expliquer pourquoi certains pays sont davantage sujets à des épidémies humaines. Par exemple, la récolte du jus de palme est davantage pratiquée au Bangladesh où les épidémies humaines sont récurrentes (Cappelle et al., 2020).

Contrairement au virus Nipah, le rôle des chauves-souris dans la maintenance du virus Ebola à l'échelle des populations, ainsi que sa transmission potentielle à d'autres espèces sont assez méconnues (Caron et al., 2018; Han et al., 2016; Pourrut et al., 2005). La présence d'anticorps associé au virus a été montrée chez huit espèces de chauves-souris frugivores et une espèce d'insectivore (De Nys et al., 2018). Toutefois, très peu de données existent sur la prévalence du virus dans les populations. Leroy et al. (2005) ont identifié un épisode d'infection en République du Congo en 2003 via la détection d'ARN du virus chez trois espèces frugivores. Depuis, l'ARN du virus n'a pas été retrouvé dans une population naturelle, bien que des anticorps soient régulièrement détectés chez les espèces connues pour héberger le virus (De Nys et al., 2018). Des doutes sur l'identité de réservoir des chauves-souris ont par la suite émergé face à l'incapacité d'identifier des épisodes d'infection qui attestent de la persistance du virus dans les populations (Caron et al., 2018). Néanmoins, le contact direct avec des chauves-souris frugivores est suspecté avoir été à l'origine d'au moins une épidémie humaine d'Ebola (Judson et al., 2016), ce qui justifie la nécessité d'améliorer les connaissances sur l'utilisation de l'espace de ces espèces à l'interface avec l'homme.

1.5 Utilisation de l'espace des chauves-souris frugivores dans un contexte d'émergence de maladies zoonotiques

1.5.1 Contextes régionaux et modèles biologiques

Ce travail est lié à deux projets ayant pour objectifs de mieux comprendre la dynamique de zoonoses virales, avec *in fine* la perspective de renforcer les capacités à prévenir des épidémies chez l'humain.

1.5.1.1 Asie du Sud-Est : roussette de Lyle

Le projet « Telenipah » initié en 2015 et achevé en 2017, avait pour objectif principal d'estimer le risque d'émergence du virus Niaph au Cambodge. Le projet se basait sur des outils de télédétection des habitats par images satellitaire, et sur l'acquisition de données spatio-temporelles sur la roussette de Lyle (*Pteropus lylei*) par télémétrie GPS. Il a été mis en œuvre par l'Institut Pasteur du Cambodge et par le Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD), avec le soutien de l'Union Européenne, du Centre National d'Études Spatiales. La zone d'étude constituait un paysage fragmenté modérément à fortement modifié par l'homme, comprenant des plantations, des champs, des boisements et des zones résidentielles, ces dernières étant préférées par la

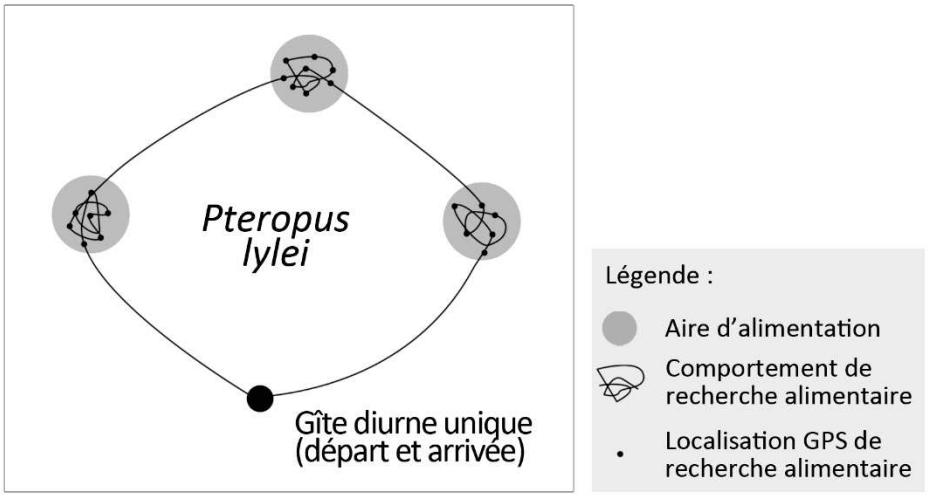


Figure 1.4. Schématisation d'un trajet typique durant la nuit chez la roussette de Lyle (*Pteropus lylei*) d'après les données télémétriques de Choden et al. (2019).

population de *P. lylei*. Les données GPS utilisées dans le cadre de cette Thèse ont été acquises en 2016 sur le terrain par les différents acteurs de ce projet. Ces données ont révélé que les individus visitent typiquement une ou plusieurs aires d'alimentation différentes durant la nuit depuis un gîte diurne (**Figure 1.4**), et reviennent régulièrement sur les mêmes sites d'alimentation d'une nuit à l'autre (Choden et al., 2019). Une modélisation avait été effectuée à partir des données GPS pour caractériser les habitats que les chauves-souris sélectionnent pour se nourrir à l'échelle de la population. Ce modèle avait montré une préférence des chauves-souris pour les jardins des zones résidentielles. Toutefois, les comportements individuels qui sous-tendent ce patron n'avaient pas été explorés, ce qui limite la compréhension des stratégies utilisées par les individus pour répondre à leur besoin d'alimentation.

1.5.1.2 Afrique : chauve-souris à tête de marteau et espèces associées

Le projet « Ebo-sursy », initié en 2017 et prolongé jusqu'en 2023, a pour objectif général de renforcer les capacités de surveillance des fièvres hémorragiques virales, en particulier la maladie à virus Ebola. Le projet vise à améliorer les systèmes de détection précoce chez les animaux sauvages d'Afrique centrale et de l'Ouest pour prévenir les foyers de la maladie. Financé par l'Union Européenne, il est mis en œuvre par l'Organisation Mondiale de la Santé

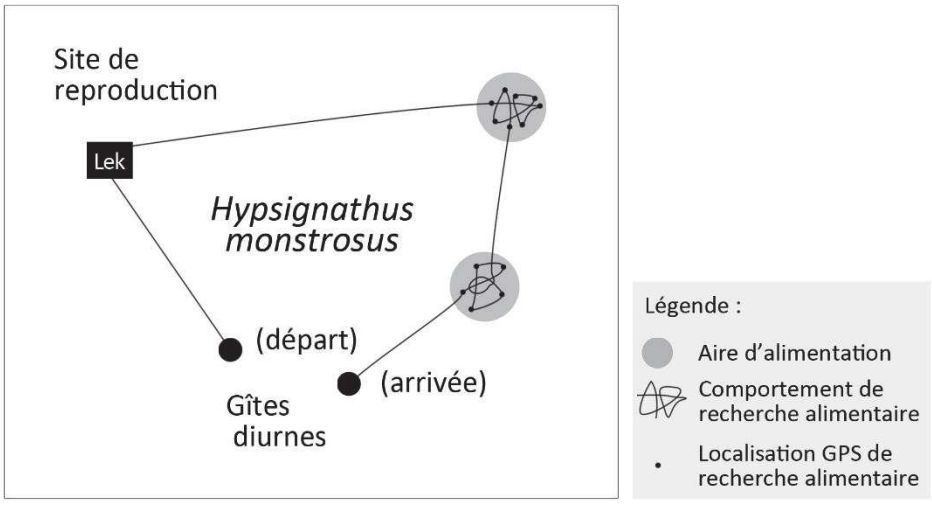


Figure 1.5. Schématisation d'un trajet typique durant la nuit chez la chauve-souris à tête de marteau (*Hypsignathus monstrosus*) d'après les données télémétriques de Bradbury (1977) et Olson et al. (2019).

(OIE), en association avec le Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD), l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD) et le réseau des Instituts Pasteur (RIP). La mise en œuvre du projet prévoie la récolte de données sur l'écologie des chauves-souris, sur la virologie, l'épidémiologie et la sociologie, en partenariat avec dix pays africains. *In fine*, ces données seront notamment utilisées pour estimer les probabilités de contacts entre différents hôtes (chauves-souris, humains, grands singes, animaux domestiques…), pour modéliser les mécanismes de maintien d'Ebola dans des populations ou communautés d'hôtes, et pour produire des cartes d'analyse de risque d'émergence d'épidémies. Cette Thèse, financée par le projet « Ebo-sursy », s'inscrit dans son volet « écologie » qui a pour finalité d'améliorer les connaissances sur l'écologie des chauves-souris dans les régions concernées par l'émergence d'épidémie d'Ebola. La collecte des données a fait partie intégrante de cette Thèse, pendant laquelle six missions de terrain (pour un total cumulé de trois mois et demi) ont été réalisées de juin 2019 à février 2020 en Afrique centrale, République du Congo. Une région du district de Kéllé, département de la Cuvette Ouest, a été choisie pour avoir été l'épicentre d'épidémies d'Ebola en 2001–2005. Durant cette période, Leroy et al. (2009) ont prélevé plusieurs espèces de chauves-souris frugivores afin de rechercher la trace du virus. L'utilisation de l'espace de ces espèces est néanmoins restée inexplorée. Le paysage de la région étudiée est un environnement peu modifié par l'homme, caractérisé par une forêt équatoriale dense avec quelques villages entourés de terres agricoles. Des captures directes de chauves-souris frugivores ont été réalisées à partir de différents sites sélectionnés dans les villages et la forêt afin d'acquérir des données sur la présence d'espèces dans ces deux types d'habitat. Les recherches se sont également focalisées sur une espèce commune et répandue en Afrique centrale : la chauve-souris à tête de marteau (*Hypsignathus monstrosus*). L'espèce est suspectée d'être impliquée dans la circulation du virus Ebola (De Nys et al., 2018; Leroy et al., 2005). Initialement inféodée aux milieux forestiers, elle fréquente également certaines grandes villes et les habitats associés aux activités humaines (Niamien et al., 2010; Waghiiwimbom et al., 2020). Les principales connaissances sur l'écologie de cette espèce sont issues de deux études basées sur des données télémétriques et des observations de terrain (Bradbury, 1977; Olson et al., 2019; **Figure 1.5**). L'espèce est connue pour former des « leks », qui constituent une zone centrale pour les individus reproducteurs (c. à d., par agrégation de plusieurs individus qui défendent un territoire individuel pour la recherche de partenaires lors de la reproduction). Les individus

se nourrissent à partir d'un gîte de repos diurne qui regroupe généralement quelques individus, et changent typiquement de gîte après quelques jours successifs d'utilisation (Bradbury, 1977). Néanmoins, aucune information n'existe sur les préférences d'habitats de cette espèce dans un environnement hétérogène, ainsi que sur les stratégies individuelles de déplacement dans le cadre des activités d'alimentation et de reproduction (p. ex., nombre de site utilisés, durée passée).

1.5.2 Objectifs

L'objectif général de cette Thèse est de mieux comprendre comment les chauves-souris frugivores utilisent l'espace dans des environnements à l'interface avec l'homme. En utilisant la télémétrie satellitaire, ce travail s'intéressera à l'activité de recherche alimentaire de deux espèces de chauves-souris frugivores, la roussette de Lyle (*Petopus lylei*) en Asie et la chauve-souris à tête de marteau (*Hypsignathus monstrosus*) en Afrique. Les régions d'étude présenteront un degré de transformation d'habitats modéré à élevé pour *P. lylei*, et faible pour *H. monstrosus*, afin de mieux appréhender la diversité des stratégies utilisées selon le degré de modification anthropique.

Puisque le patron de sélection d'habitats d'alimentation par la population de *P. lylei* est déjà connu, l'**article 1** se focalisera sur les déplacements des individus durant les activités de recherche alimentaire, afin de préciser quelles sont les stratégies individuelles qui conduisent aux patrons de sélection d'habitats. Les connaissances sur *H. monstrosus* étant davantage limitées, l'**article 2** s'intéressera conjointement au patron de sélection d'habitats d'alimentation par la population et aux déplacements des individus durant les activités de recherche alimentaire et de reproduction. Ensuite, puisque les outils de télémétrie satellitaire sont coûteux à mettre en œuvre, le l'**article 3** présentera une méthode de capture d'individus employée pour étudier l'utilisation conjointe des habitats par une communauté d'espèces de chauves-souris en Afrique, puis les résultats seront comparés à ceux de télémétrie pour *H. monstrosus*.

1.5.3 Questions de recherche

1.5.3.1 Comportements individuels de recherche alimentaire chez la roussette de Lyle

L'objectif de ce premier article est de caractériser l'influence d'un environnement modérément à fortement anthropisé sur les comportements individuels de recherche alimentaire de la roussette de Lyle (*Petopus lylei*), dans une région au paysage fragmenté au Cambodge. Cet article vise également à préciser quelles sont les stratégies individuelles de déplacement qui conduisent au patron de sélection des zones résidentielles, supposées être de meilleure qualité. Les données ayant été récoltées hors période de reproduction, seul les comportements relatifs à l'alimentation ont été pris en compte. Une méthode de segmentation de trajectoire (modèle de Markov caché) a été utilisée à partir des données de localisation GPS pour identifier les séquences comportementales individuelles de recherche alimentaire, et exclure les phases de vol sur de longues distances. La population utilisant un gîte central de repos diurne, les chauves-souris étaient supposées parcourir des distances plus

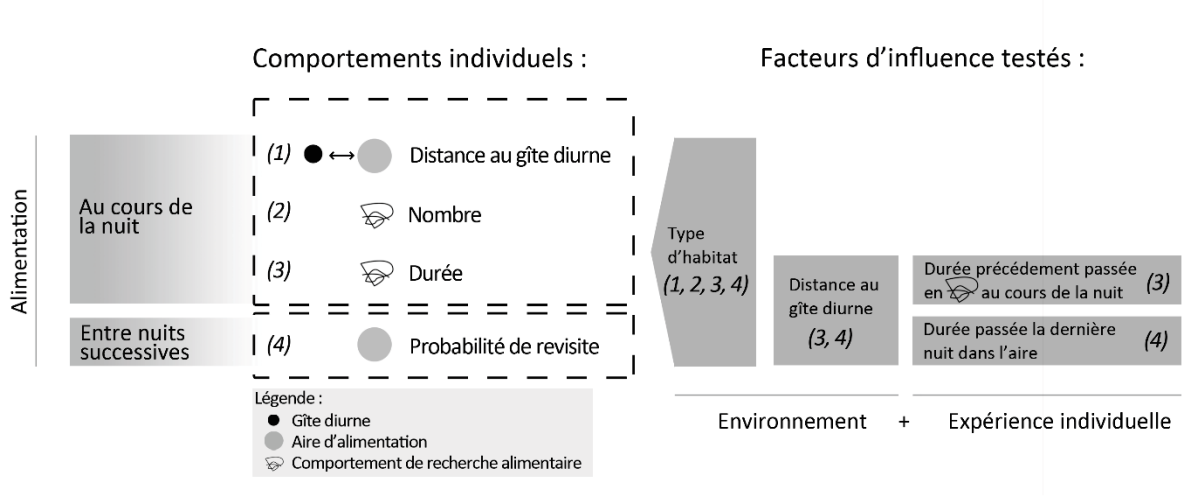


Figure 1.6. Synthèse des facteurs d'influence testés sur différents comportements individuels de recherche alimentaire chez la roussette de Lyle (*Pteropus lylei*). Les rectangles en gris dégradé présentent les échelles temporelles d'étude. Les comportements individuels sont présentés dans les cadres en pointillé avec une numérotation unique : *(1)* distance d'un comportement de recherche alimentaire au gîte diurne, *(2)* nombre de comportements de recherche alimentaire, *(3)* durée d'un comportement de recherche alimentaire, *(4)* probabilité de revisite d'une aire d'alimentation dans les 48 heures. Les facteurs d'influence testés sont présentés à droite de ces cadres dans les rectangles gris. Chaque facteur d'influence a été testé sur un ou plusieurs comportements individuels, qui sont indiqués par la numérotation dans le rectangle gris.

importantes depuis ce gîte pour rejoindre les habitats susceptibles de compenser les coûts énergétiques du déplacement, c'est-à-dire de meilleure qualité (**Figure 1.6**, *(1)*). Une autre hypothèse était que les chauves-souris pourraient effectuer davantage de « comportements de recherche alimentaire » dans les zones résidentielles, c'est-à-dire visiter davantage de fois ces aires d'alimentation supposées être de meilleure qualité (**Figure 1.6**, *(2)*). De manière complémentaire, elles pourraient passer plus de temps dans une aire d'alimentation des zones résidentielles durant la nuit, en particulier à proximité de leur gîte diurne et en début de nuit où la demande physiologique est supposée plus forte (**Figure 1.6**, *(3)*). Enfin, en considérant que les chauves-souris ont une mémoire spatiale développée, les individus devraient revisiter dans les nuits successives les aires d'alimentation les plus proches de leur gîte central, mais également celles de meilleure qualité, sur la base du type d'habitat et de leur temps précédemment passé dans ces aires (**Figure 1.6**, *(4)*).

1.5.3.2 Patrons de sélection d'habitats d'alimentation et comportements individuels de recherche alimentaire et de reproduction chez la chauve-souris à tête de marteau

Ce second article a pour objectif d'étudier l'influence d'un environnement faiblement anthropisé sur les patrons de sélection d'habitats d'alimentation d'une population d'*H. monstrosus*, et sur les comportements individuels de recherche alimentaire et de

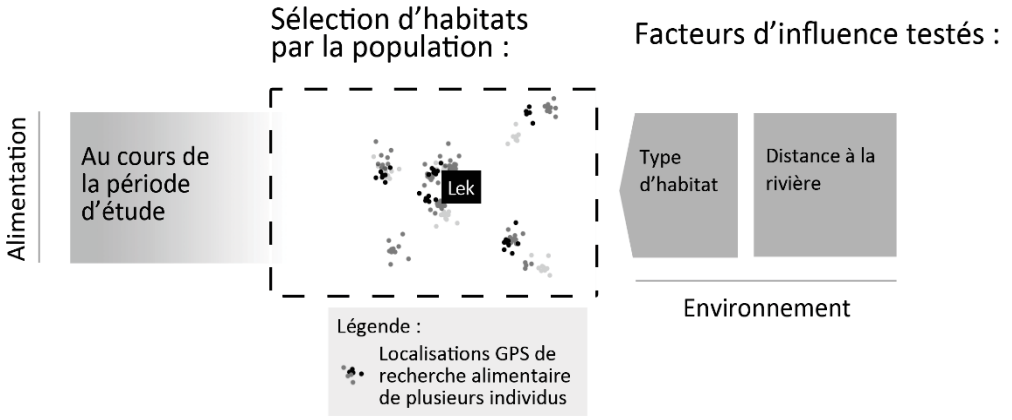


Figure 1.7. Synthèse des facteurs d'influence testés sur le patron de sélection d'habitats d'alimentation par une population de chauve-souris à tête de marteau (*Hypsignathus monstrosus*). Le rectangle en gris dégradé indique que le patron est étudié en cumulant les données de toute la période d'étude. La sélection d'habitats par la population à partir des localisation GPS de recherche alimentaire de plusieurs individus est présentée dans le cadre en pointillé. Les facteurs d'influence testés sont présentés à droite de ce cadre dans les rectangles gris.

reproduction. Un modèle de fonction de sélection de ressources (RSF) a été utilisé pour évaluer les patrons de sélection d'habitats d'alimentation, en comparant les données de localisation GPS des chauves-souris à des localisations aléatoires dans l'environnement. Etant donné le contraste de ressources alimentaires entre les habitats « forêt » et « terres agricoles », l'hypothèse qui a été faite est une sélection différente de ses habitats par la population, avec en plus une préférence pour les zones proches des cours d'eau, qui sont connues pour favoriser des espèces végétales fruitières appréciées des chauves-souris (Cortes and Gillam, 2020; Gautier-Hion and Michaloud, 1989; **Figure 1.7**). De manière analogue à l'article 1, une méthode de segmentation de trajectoire (modèle de Markov caché) a été utilisée à partir des données de localisation GPS pour identifier les séquences comportementales individuelles de recherche alimentaire et de recherche de partenaire dans le lek, tout en excluant les phases de vol sur de longues distances. Afin d'identifier un périmètre où les individus sont particulièrement connectés au lek, et d'explorer les

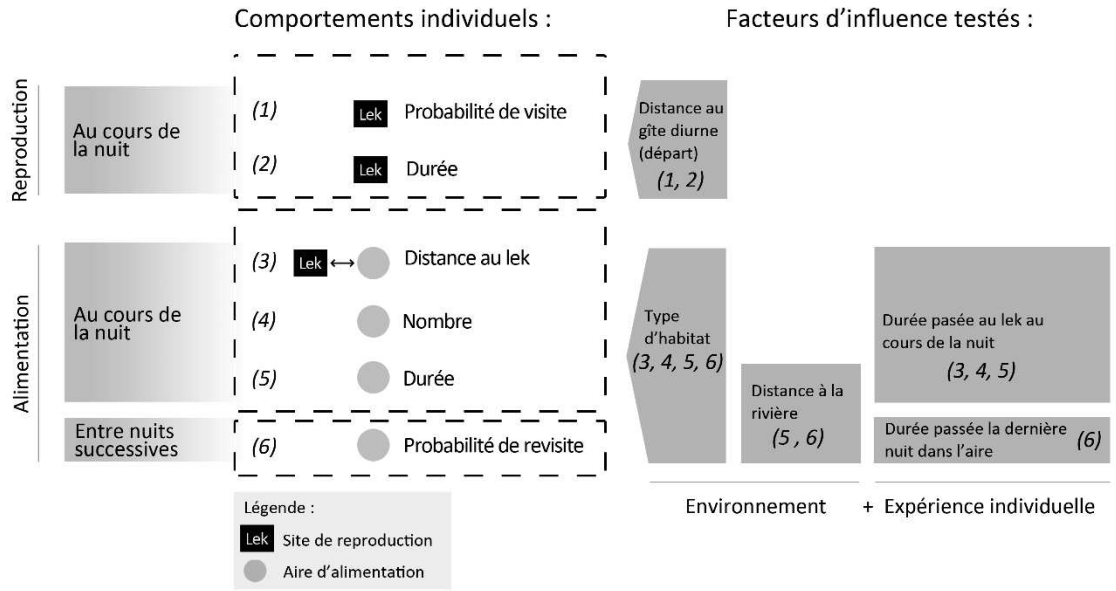


Figure 1.8. Synthèse des facteurs d'influence testés sur différents comportements individuels de recherche alimentaire chez la chauve-souris à tête de marteau (*Hypsignathus monstrosus*). Les rectangles en gris dégradé présentent les échelles temporelles d'étude. Les comportements individuels sont présentés dans les cadres en pointillé avec une numérotation unique : *(1)* probabilité de visite du lek, *(2)* durée totale passée au lek, *(3)* distance d'une aire d'alimentation au lek, *(4)* nombre d'aires d'alimentation, *(5)* durée totale passée dans une aire d'alimentation, *(6)* probabilité de revisite d'une aire d'alimentation dans les 48 heures. Les facteurs d'influence testés sont présentés à droite de ces cadres dans les rectangles gris. Chaque facteur d'influence a été testé sur un ou plusieurs comportements individuels, qui sont indiqués par la numérotation dans le rectangle gris.

contraintes énergétiques du déplacement, l'effet de la distance du gîte individuel des chauves-souris sur leur probabilité de visiter le lek (**Figure 1.8**, *(1)*) et d'y passer du temps (**Figure 1.8**, *(2)*) a été testé. En supposant que les reproducteurs qui passent beaucoup de temps au lek pouvaient être avantagés à se nourrir plus proche du lek pour minimiser les coûts énergétiques de déplacement, une analyse a été faite pour savoir s'ils restaient à proximité du lek pour se nourrir, en prenant également en compte l'effet du type d'habitat (**Figure 1.8**, *(3)*). Le nombre d'aires visitées (**Figure 1.8**, *(4)*) et le temps passé dans une aire d'alimentation (**Figure 1.8**, *(5)*) ont été comparés selon le type d'habitat, en incluant également l'effet de la distance à la rivière pour le temps passé. Afin de comprendre les compromis faits par les individus reproducteurs, le temps passé au lek durant la nuit a également été inclus comme variable susceptible d'influencer ces deux comportements d'alimentation. Pour finir, hypothèse a été faite que les individus devraient revisiter dans les nuits successives les aires d'alimentation de meilleure qualité, sur la base du type d'habitat, de la distance à la rivière et du temps de leur temps précédemment passé dans ces aires (**Figure 1.8**, *(6)*).

1.5.3.3 Utilisation conjointe des habitats par une communauté de chauves-souris frugivores

A partir de la même région d'étude que l'article précédant (c. à d., forêt équatoriale avec quelques villages entourés de terres agricoles), l'utilisation conjointe des habitats durant la nuit par une communauté de chauves-souris frugivores a été étudiée. Une modélisation de la distribution conjointe des espèces a été utilisée à partir des données de présence/absence de sept espèces de chauves-souris frugivores dans différents sites d'habitats « forêt » et « village ». Ce modèle présuppose que les espèces sont influencées par des variables d'habitat, mais également par la réponse des autres espèces de la communauté à ses variables. Il a été utilisé dans le but de mettre en évidence la réponse conjointe des espèces au village, c'est-à-dire l'influence de l'habitat « village » sur la probabilité d'occurrence de ces espèces. A partir de ce même modèle, la dissimilitude entre les communautés a été évaluée sur la base de leur distance spatiale (au-delà de l'effet de l'habitat), afin de mettre en évidence l'existence de variables qui influencent la communauté à l'échelle de l'ensemble de l'aire étudiée. La probabilité d'occurrence des espèces a également été estimée pour chaque type d'habitat, ainsi que la richesse spécifique.

2. Article 1: Patterns of foraging activity and fidelity in a Southeast Asian flying fox

Elodie SCHLOESING[*,1], Rémi CHAMBON[2], Annelise TRAN[3,4], Kinley CHODEN[4], Sébastien RAVON[4], Jonathan H. EPSTEIN[5], Thavry HOEM[4], Neil FUREY[6, 7], Morgane LABADIE[1], Mathieu BOURGAREL[1,8], Hélène M. DE NYS[1,8], Alexandre CARON[1,9] and Julien CAPPELLE[1,4,10].

[1] UMR ASTRE, CIRAD, INRAE, Université de Montpellier, Montpellier, France

[2] Université de Rennes – unité BOREA (MNHN, Sorbonne Université, CNRS, UCN, IRD UA), Rennes, France

[3] UMR TETIS, CIRAD, CNRS, INRAE, AgroParisTech, Université de Montpellier, Montpellier, France

[4] Institut Pasteur du Cambodge, Phnom Penh, Cambodia

[5] EcoHealth Alliance, New York, New York, USA

[6] Fauna & Flora International (Cambodia), Phnom Penh, Cambodia

[7] Harrison Institute, Sevenoaks, UK

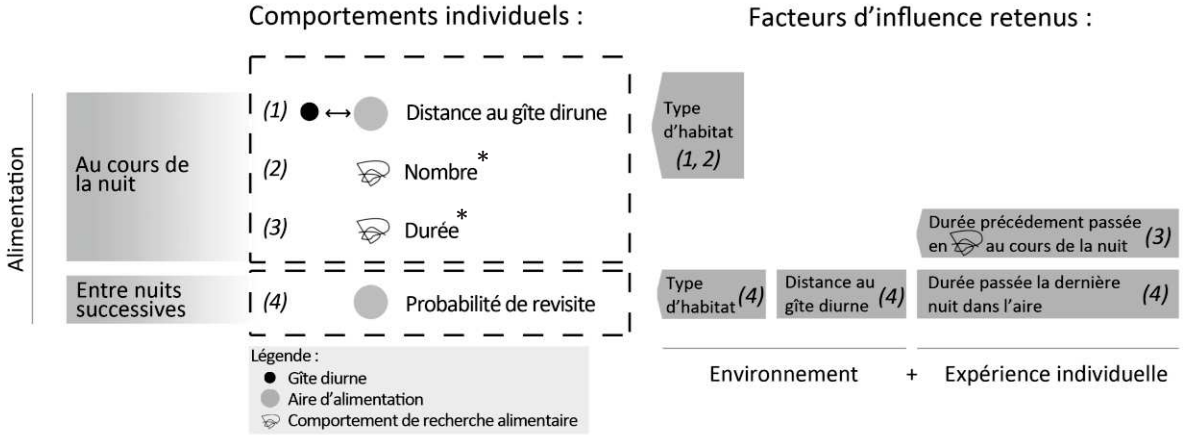
[8] UMR ASTRE, CIRAD, RP-PCP, Harare, Zimbabwe

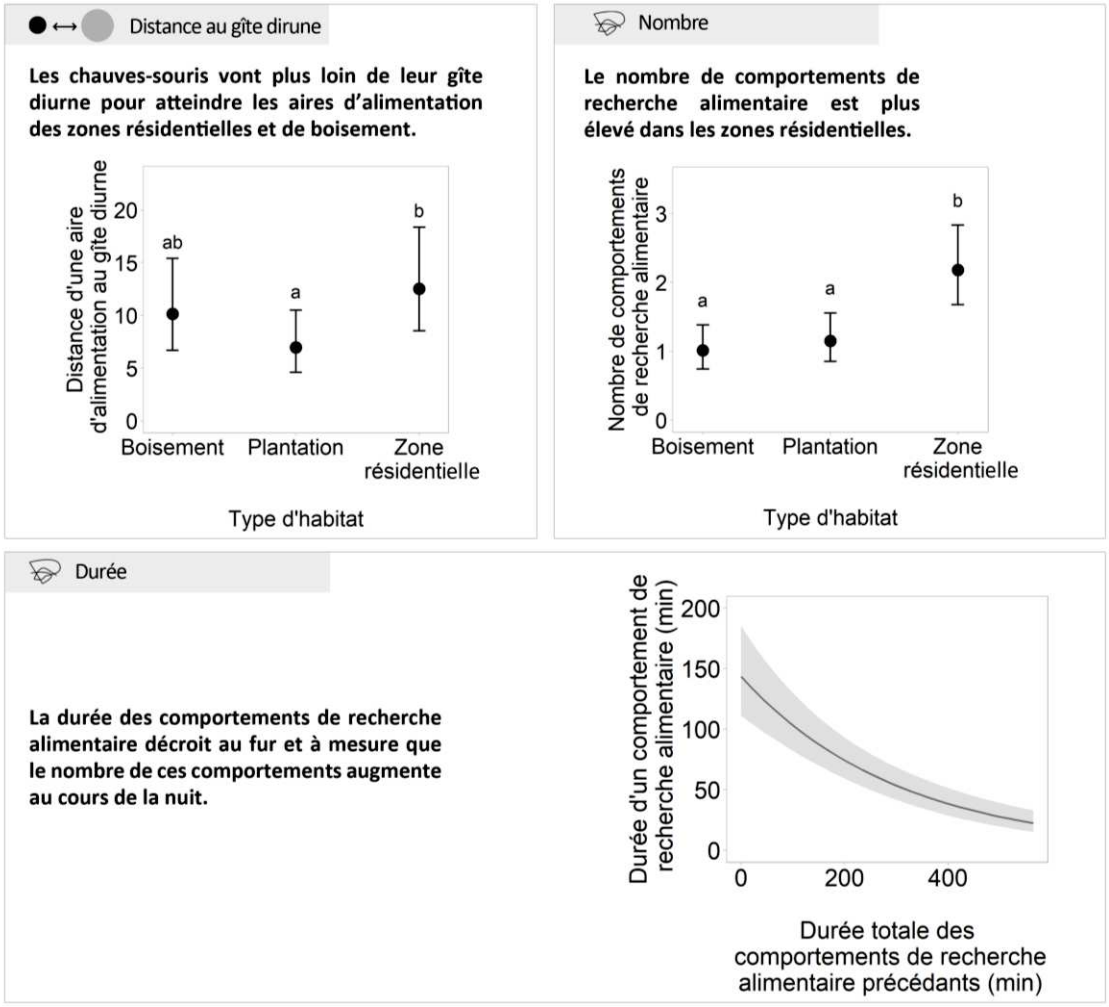
[9] Faculdade de Veterinaria, Universidade Eduardo Mondlane, Maputo, Mozambique

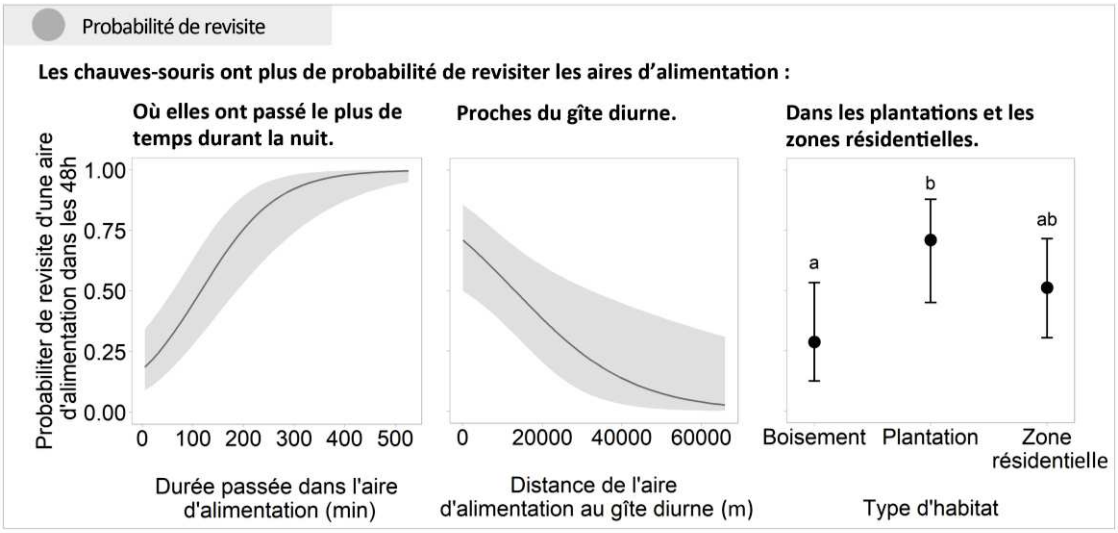
[10] Université Clermont Auvergne, INRAE, VetAgro Sup, UMR EPIA, F-63122 Saint-Genès-Champanelle, France

2.1 Synthèse

Comportements individuels de recherche alimentaire chez la roussette de Lyle (*Petopus lylei*)







* Pour *P. lylei* la visite et la durée de visite d'une aire d'alimentation sont traitées comme des entités uniques (c. à d., comportement de recherche alimentaire), tandis que pour *H. monstrosus* si une même aire est visitée plusieurs fois durant la nuit, elle n'est comptabilisée qu'une seule fois (c. à d., aire d'alimentation) et la durée passée au sein de l'aire est cumulée. Ce choix de méthodologie est détaillé en **Annexe**. La **Table A1** founit les mesures de chaucun de ces comportements pour les individus des deux espèces.

2.2 Abstract

Introduction: Improved understanding of the foraging ecology of bats in the face of ongoing habitat loss and modification worldwide is essential to their conservation and maintaining the substantial ecosystem services they provide. It is also fundamental to assessing potential transmission risks of zoonotic pathogens in human-wildlife interfaces. We evaluated the influence of environmental and behavioral variables on the foraging patterns of *Pteropus lylei* (a reservoir of Nipah virus) in a heterogeneous landscape in Cambodia.

Methods: We employed an approach based on animal-movement modeling, which comprised a path-segmentation method (hidden Markov model) to identify individual foraging-behavior sequences in GPS data generated by eight *P. lylei*. We characterized foraging localities, foraging activity, and probability of returning to a given foraging locality over consecutive nights. Generalized linear mixed models were also applied to assess the influence of several variables including proxies for energetic costs and quality of foraging areas.

Results: Bats performed few foraging bouts (area-restricted searches) during a given night, mainly in residential areas, and the duration of these decreased during the night. The probability of a bat revisiting a given foraging area within 48 hours varied according to the duration previously spent there, its distance to the roost site, and the corresponding habitat type. We interpret these fine-scale patterns in relation to global habitat quality (including food-resource quality and predictability), habitat-familiarity and experience of each individual.

Conclusions: Our study provides evidence that heterogeneous human-made environments may promote complex patterns of foraging-behavior and short-term re-visitation in fruit bat species that occur in such landscapes. This highlights the need for similarly detailed studies to understand the processes that maintain biodiversity in these environments and assess the potential for pathogen transmission in human-wildlife interfaces.

2.3 Introduction

Foraging can be viewed as one of the most fundamental activities of wild animals (Pyke, 1984) because it contributes significantly to maintaining physiological functions and individual fitness (Alcock, 2013; Colwell, 2010; Schoener, 1971). Foraging patterns vary widely at inter- and intra-specific levels (Azorit et al., 2012; Ceia and Ramos, 2015; Pethybridge et al., 2014) and can be characterized by differences in foraging localities and fidelity (Baylis et al., 2012; Beverly et al., 2009), as well as timing, duration and rate of foraging bouts (Bécares et al., 2015; Kato et al., 2008). More generally, they are typically assumed to be a function of specific physiological needs, intrinsic individual features and particular environmental conditions.

Habitat quality and more specifically food-resource characteristics (i.e. diversity, abundance, nutritional value, and availability dynamics) are known to influence patterns of foraging behavior (Lobo et al., 2013; Robinson and Holmes, 1982). For instance, animals may concentrate and increase their foraging effort in habitats where high-quality resources are available (Larter and Gates, 1991; Watts, 1991). Foraging animals may also revisit highly-profitable areas more often when food availability is predictable over time (Arthur et al., 2015; Carroll et al., 2018). As a consequence, habitat transformation and landscape heterogeneity can influence their foraging behavior substantially (Evens et al., 2018; Jones et al., 2019), by forcing or allowing them to adjust their strategies which in some cases can result in local extinction or population growth (Gehlbach, 2012; Van Houtan et al., 2006). Because human activities are a major driver of rapid habitat modification (Lindenmayer and Fischer, 2006), research on the foraging ecology of species at human-wildlife interfaces is crucial to understanding foraging patterns and predicting their evolution in a conservation framework (Fahrig, 2007; Greggor et al., 2016; Holyoak et al., 2008).

Bats are highly represented among mammals (Voigt and Kingston, 2016) and provide ecologically important and economically significant services which include insect-pest control, plant pollination, and seed dispersal (Acharya et al., 2015a; Boyles et al., 2013; Fleming et al., 2009). Almost half of all living bat species are threatened by substantial population declines or extinction (Voigt and Kingston, 2016). A major cause of this is loss and degradation of roost and foraging resources (Kingston, 2010; Lane et al., 2006) due to widespread transformation of natural habitats (e.g., agricultural expansion and urbanization). As a result, improved

understanding of the foraging ecology of bats in the face of ongoing habitat transformation is important for effective bat conservation. Further, because some bat species are hosts for important zoonotic viruses (Calisher et al., 2006) such as lyssaviruses, filoviruses, coronaviruses and henipaviruses (Hendra and Nipah viruses) which can be transferred through contact with bat bodily fluids (e.g., saliva, urine and feces; Plowright et al., 2015), knowledge of bat foraging ecology is also essential to assessing potential risks of zoonotic transmission at human/bat interfaces. This presents challenges because bats are primarily nocturnal and highly mobile animals (i.e. powered-flight; Fleming and Eby, 2003) which cannot be tracked by unaided human vision. This has historically rendered monitoring of individual behavior difficult, although recent advances in satellite telemetry have partly overcome these challenges , in enabling data collection on individual locations over time (Hebblewhite and Haydon, 2010).

We investigated the foraging ecology of Lyle's flying fox (*Pteropus lylei*), a bat species belonging to the *Pteropus* genus which is widely distributed in Southeast Asia (Tsang, 2015). *Pteropus* bats face huge habitat transformation across their range due to large-scale deforestation, mainly for agriculture and, to a lesser extent, increased urbanization (Kingston, 2010; Lane et al., 2006). They have also been identified as a reservoir for Nipah viruses that induce severe encephalitis in humans with high fatality rates (Bellini et al., 2005; Kessler et al., 2018). The ecology of most *Pteropus* species is relatively poorly known, although some taxa have evidently adapted to anthropogenic environments. For instance, some species populations mainly forage in human-shaped landscapes (Oleksy et al., 2015) and include cultivated or exotic plant species in their diet (Mahmood-Ul-Hassan et al., 2010; Nakamoto et al., 2015).

We employed GPS (Gobal Positioning System) devices to collect spatio-temporal data on individual *P. lylei* and investigate their foraging ecology in a highly anthropogenic and heterogeneous environment in Cambodia. Based on GPS locations (presence data), random locations (pseudo-absence data) and environmental factors, a previous study investigated habitat selection in the same population to predict its overall distribution in the study region (Choden et al., 2019). This found that residential areas were the preferred foraging habitat for the species, followed by plantations and unmanaged tree vegetation. In addition, *P. lylei* bats have been shown to forage in several areas each night, undertaking small-scale movements in

each foraging area and frequently returning to certain areas (Choden et al., 2019; Weber et al., 2015). However, these individual behaviors have yet to be studied in depth to characterize the foraging behavior of the species and understand the resulting distribution patterns. More specifically, analyzing animal movements at the path-level should enhance knowledge into proximal mechanisms of animals space use (Edelhoff et al., 2016; Martin et al., 2009). To this end, we employed an approach based on animal-movement modeling, which comprised a path-segmentation method (hidden Markov model) to identify individual foraging-behavior sequences from GPS data. We characterized foraging localities, foraging activity within nights, and the probability of a bat revisiting a given foraging locality over consecutive nights. We also assessed the influence of several variables on these behaviors such as proxies for energetic costs and quality of foraging areas.

2.4 Methods

Study region and population

The study was conducted in 2016 within the Koh Thom District of Kandal Province in Cambodia. The landscape of the region is characterized by habitats which include agricultural lands (mainly wet rice fields), fruit plantations (mainly sapodilla *Manilkara zapota* and mango *Mangifera indica*), tree vegetation (e.g., tree groves, flooded vegetation and scrublands), and residential areas (e.g., houses and backyards with a high diversity of fruit trees, including mango, banana (*Musa spp*.), sapodilla, longan (*Dimocarpus longan*), palms (Arecaceae), kapok (*Ceiba pentandra*), guava (*Psidium guajava*) and figs (*Ficus spp.*); Choden et al., 2019). The studied population of Lyle's flying foxes roosted in a grove of 21 trees located in the 'Wat Pi Chey Saa Kor' Buddhist pagoda (11.200 N, 105.058 E) of the Kom Poung Kor village. Between 4000 to 7000 individuals typically roost at the site during the day (but some of which occasionally roost at nearby sites), and consume fruits obtained from trees within (or on the boundaries of) the various habitats comprising the landscape (Cappelle et al., 2020; Choden et al., 2019; Ravon et al., 2014).

GPS-data collection

We caught *P. lylei* during their annual birthing period at the roost site, from 18th April to 6th May 2016 (which encompassed late pregnancy and early lactation). This period corresponds

with high Nipah-virus circulation in *P. lylei* in Cambodia (Cappelle et al., 2020) and Thailand (Wacharapluesadee et al., 2010). Selected individuals (adults only, excluding reproductively active females) were temporarily equipped with GPS devices (model: FLR V, Telemetry Solution™; spatial accuracy: 5 meters; weight: 20 g) which were attached to their necks with nylon collars. The GPS loggers represented on average 4.2% ± 0.6 SD (range: 3.4–4.8%) of individual body mass (486.1 g ± 66.5; range: 414–590 g). Details on the timing of captures, anesthesia, sex, body mass, collar attachment and number of bats caught are given by (Choden et al., 2019).

Spatial data from the GPS loggers were collected for several consecutive nights (18:00-05:00) for each bat and were retrieved at the roost site in daytime using a receiving station with a maximum transfer distance of 20 m (these data are available in movebank.org; study name: "Foraging movements of Lyle's flying foxes in Cambodia": Choden et al., 2019). Acquisition rates for spatial data were heterogeneous among individuals (Choden et al., 2019). Because Hengjan et al. (2018) found that *Pteropus spp*. spent an average 12.0 min (range: 1–67 min) and 25.0 min (range: 10–40 min) searching for and consuming fruits in fig and mango trees respectively, only GPS devices recording one location every 5 minutes were considered. The present analyses involved seven males and one female for which data were obtained for 3 to 12 consecutive nights from 22nd April and 17th May (one additional bat was excluded due to insufficient data). The number of nights for which data were collected from a given GPS device depended on several factors including battery life and proximity of bats to the receiving station. The first night of data was excluded from analyses to avoid potential behavioral biases related to the capture event and because the GPS devices were programmed to record at a lower rate on the first night (Choden et al., 2019). Seven nights that had more than 10% of values missing and five nights where the intervals between two locations were greater than 5 minutes were also excluded. For the remainder of the dataset, occasional missing values (< 2% of all data) were interpolated using continuous-time correlated random walk modelling ((Johnson et al., 2008); 'crawl' R package) to maintain temporal regularity between locations. The nightly movements of bats are presented in the **Supporting information 2.1** (**Figure S2.1**).

Behavioral-state identification

The nightly foraging activity of *Pteropus* species includes several types of behavior (Oleksy et al., 2015; Weber et al., 2015): *(i)* long-distance movements (hereafter referred to as

commuting flights, CFs) between roost site and foraging areas, and between distinct foraging areas, *(ii)* short-distance movements between patches of high resource density within a given foraging area to collect food (foraging flights, FFs), and *(iii)* stationary bouts in a given foraging patch for fruit consumption or resting (stationary bouts, SBs). All of our GPS locations were recorded during one of these three types and the corresponding behavioral state (i.e. commuting flight, foraging flight, or stationary bout) was attributed to each location using a hidden Markov model (HMM; using the 'moveHMM' R package). This modelling approach allowed us to determine the composition of behavioral states in temporal sequences of spatial data, based on the distribution of step lengths and turning angles between consecutive locations (Edelhoff et al., 2016; Michelot et al., 2016; see also studies in echolocating bats: Hurme et al., 2019; Roeleke et al., 2018). For this purpose, parameters (means) characterizing the distribution of movement metrics were specified in the modelling procedure for each behavioral state as follows (for step lengths and turning angles, respectively): 2000 m and 0° for commuting flights, 400 m and 0° for foraging flights, and 30 m and 180° for stationary bouts. These values were estimated from the distribution histograms of total step lengths and turning angles (see **Supporting information 2.2**, **Figure S2.2**), and were consistent with our knowledge of *Pteropus* movements (e.g., low-speed and more circular movements for foraging flights and stationary bouts in comparison to commuting flights: Choden et al., 2019; Weber et al., 2015). Following Michelot et al. (2016), the model was fitted with a gamma step length distribution and a von Mises turning angle distribution. As the model estimates the probability of each behavioral-state (commuting flights, foraging flights or stationary bouts) for individual locations, the state with the greatest probability was adopted for each location (values for state with the highest probabilities ranged from 0.44 to 1).

Foraging-area characterization

We employed a foraging behavior termed "area-restricted search" (ARS; also employed by Kareiva and Odell, 1987; Voigt et al., 2017; Weimerskirch, 2007) to characterize the foraging areas used by the bats (zones where they actively search for and consume fruit, then potentially rest; FAs). In the temporal sequences of behavioral states, one ARS behavior was defined as a sequence of foraging flight and stationary bout behavioral states in variable order (e.g., FF-SB-SB-FF-FF; see **Figure 2.1**) or as a single foraging flight or stationary bout when no sequence occurred; two ARS behaviors being separated by at least one commuting flights.

As a consequence, each ARS behavior implied one FA for which the habitat type was determined (i.e. agricultural land, plantation, tree vegetation, or residential area) using available imagery for each location in Google Earth ver. 7.1 (image resolution was sufficient to achieve this for every location; Choden et al., 2019). When different habitat types existed within a given FA (13.2% of FAs), the habitat most represented in terms of the number of locations was selected. Minimum convex polygons (MCPs) were created for each FA in QGIS ver. 3.4.1 (**Figure 2.1**), although this was not possible for FAs where less than three locations were recorded (21% of FAs). In addition, the distance (Euclidean, in km) of each FA to the roost site (starting location of a bat on a given night) was calculated by averaging the distance of all FA locations to this site. The duration spent by a bat within a given FA was calculated (in minutes) using the time elapsed between all consecutive locations constituting the ARS behavior.

Finally, we identified FAs that were used several times by a given bat during the study (hereafter referred to as "re-visitation" behavior). To this end, we computed the mean distance between all pairs of locations constituting each minimum convex polygon (MCP;

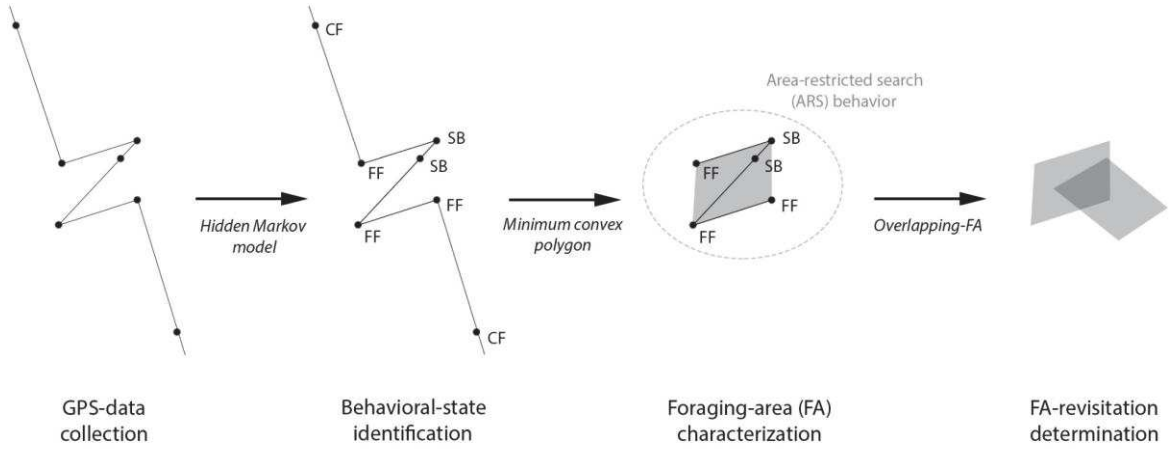


Figure 2.1. Main data-processing steps performed in analyses: *(i)* acquisition of spatio-temporal data using GPS devices attached to bats, *(ii)* identification and attribution of behavioral states (CF: commuting flights between distant areas; FF: foraging flights within a given area to collect food; SB: stationary bouts within a foraging patch to consume food collected or for resting) for each location recorded using a hidden Markov model (HMM), *(iii)* collation of all consecutive foraging activities (FF and SB) in a unique behavior (ARS: area-restricted search) to identify and characterize foraging areas (FAs), notably by generating minimum convex polygons (grey polygons) for these, and *(iv)* determination of FAs revisited over time through identification of overlapping FAs belonging to different temporal sequences of behavior undertaken by each bat. In this example, the sequence of locations (and corresponding behaviors) begins at the highest point and ends at the lowest point. Further details are given in the Methods.

range: 1.3–530.3 m depending on the MCP). The median (37.0 m) of these averaged distances was used to create a buffer (radius: 18.5 m) around each MCP for FAs including at least three locations and around each location for FAs including less than three locations. These buffers were then used to identify overlapping FAs and thus to determine FAs that were revisited (**Figure 2.1**).

Statistical analyses

We characterized foraging localities, nightly foraging activity and foraging-area re-visitation for bats. Overall, the effect of habitat type was tested as a proxy for the global quality of habitats used for foraging, mainly in terms of their food resources (i.e. typical diversity, abundance, renewal rate, availability, and energy content). In this context, the food-resource quality of residential areas was regarded as particularly high given the diversity (see the main species previously cited in the Methods - Study region and population; also see Cappelle et al., 2020) and abundance of fruit trees (with at least one tree in 93.5% of households, and up to 200 of the same species in a single backyard: Cappelle et al., 2020), plus the fact that fruits were frequently unharvested (Cappelle et al., 2020). However, sample sizes were relatively low for agricultural lands (only 17 ARS behaviors occurred in this habitat type) compared to other habitats (74, 84, 159 ARS behaviors in tree vegetation, plantations and residential areas, respectively). As such, for statistical issues, agricultural lands were discarded from our analyses of the effect of the habitat type (details of these analyses and the number of ARS behaviors taken into account are given below).

Foraging localities

We tested whether the number of ARS behaviors displayed by a bat during a night differed between habitat types (n = 317 ARS behaviors). For this purpose, we used a Generalized Linear Mixed Model (GLMM; Poisson error distribution and log link function) which included habitat type as a fixed effect and the identity of individuals as an additive random effect to account for repeated measurements (several nights per individual; random effect also used in all subsequent mixed models). In addition, we used a GLMM (Gamma error distribution and log link function) to test whether the distance between the FA associated with each ARS behavior (n = 317 ARS behaviors) and the roost site was dependent on the habitat type of the FA (explanatory variable).

Nightly foraging activity

We compared several GLMMs (Poisson error distribution and log link function) with different combinations of explanatory variables to investigate variation in the number of ARS behaviors displayed by a bat at night (n = 334 ARS behaviors). Candidate explanatory variables included the total duration devoted to commuting flights on a given night (as a proxy for the energy costs related to overall nightly activity), and the total duration of ARS behavior in residential areas per night (as a proxy for the degree of utilization of a supposed high-quality habitat type). Following this, we explored variables influencing the duration of ARS behavior (n = 317 ARS behaviors) by comparing several GLMMs (Gamma error distribution and log link function). More specifically, we tested whether habitat type influenced this duration and we also tested the influence of the total ARS-behavior duration prior to the ARS behavior considered, since the beginning of the night (as a proxy for the degree their energetic needs had been satisfied).

Short-term fidelity to foraging areas

We finally compared several GLMMs (Binomial error distribution and logit link function) to investigate variation in the probability of a bat revisiting a given FA at least once in the following 48 hours (two nights). Because Nipah virus typically survives in the environment for a few hours (Fogarty et al., 2008) and as long as a few days under optimal conditions, this period was of specific interest in terms of local pathogen-accumulation and transmission risks (n = 179 ARS behaviors). The influence of the duration of ARS-behaviors within a FA on a given night (the accumulated duration of ARS-behaviors in the rare case where a bat visited several times this FA during the same night) was tested on that probability, as a proxy for the FA quality. In addition, we tested the effect of habitat type as a proxy for a more global and integrative food-resource quality related more to habitat type than the specific FA used. We also tested the influence of the distance between the FA and the roost site (notably as a proxy for the energy costs required to reach this area).

Modelling procedures

All statistical analyses were carried out using R version 3.5.1 (R Core Team). GLMMs were fitted with the 'lme4' package. Type-II tests were performed to assess the significance of analyses evaluating the effect of a unique variable ('car' package). Where the influence of several candidate variables was investigated, all models containing one simple effect were computed.

Models with additive effects were also computed, but interaction effects were not tested as meaningful hypotheses were lacking for these. We also computed a null (intercept-only) model. Candidate models were compared using the Akaike information criterion corrected for small sample sizes (AICc: Symonds and Moussalli, 2011; 'AICcmodavg' package). A model was considered more competitive when its AICc was at least two units lower (ΔAICc) than others. Otherwise, we considered the AICc weight (ωAICc) as a measure of the probability of a model being the best model (Symonds and Moussalli, 2011), and thus retained the model with the highest AICc weight. Estimated marginal means (EMMs, ± SE) were used to provide adjusted estimates of the response variable ('emmeans' package) by taking the simple effect of the other variable into account (in the case of additive effects), and also to perform post-hoc comparisons (Tukey's comparisons). Overall, the variance explained by the effects retained was considered for each GLMM by computing the marginal and conditional R^2 (see (Nakagawa and Schielzeth, 2013); 'MuMIn' package). Quantitative explanatory variables were centered and scaled. Data on the number of ARS and FA re-visitations performed by each bat are provided in the **Supporting information 2.3** and **2.4** (**Table S2.3** and **S2.2**).

2.5 Results

Foraging localities

The number of ARS behaviors displayed by a bat during the night differed between habitat types ($\chi^2 = 39.5$, df = 2, $p < 0.001$, marginal $R^2 = 0.13$, conditional $R^2 = 0.23$; **Figure 2.2**): it was significantly higher in residential areas (2.2 ± 0.29) compared to other habitats (tree vegetation: 1.0 ± 0.16; fruit plantations: 1.2 ± 0.18). The distance between the foraging area associated with each ARS behavior and the roost site was dependent on the habitat type of the foraging area ($\chi^2 = 15.8$, df = 2, $p < 0.001$, marginal $R^2 = 0.07$, conditional $R^2 = 0.25$; **Figure 2.3**): this distance was significantly higher for the residential areas (12.5 ± 2.4) compared to fruit plantations (7.0 ± 1.5), whereas it was intermediate for tree vegetation (10.1 ± 2.2).

Nightly foraging activity

The number of ARS behaviors displayed by a bat increased significantly with the total duration spent in commuting flights and decreased with the total duration spent in residential areas (marginal $R^2 = 0.32$, conditional $R^2 = 0.41$; **Table 2.1**; **Figure 2.4a** and **Figure 2.4b**). The

durations of ARS behavior significantly decreased with the total ARS duration spent before the ARS evaluated (marginal R^2 = 0.19, conditional R^2 = 0.25; **Table 2.1**; **Figure 2.5**).

Table 2.1. General linear mixed models employed to explain variation in the number of area-restricted searches (ARS) performed by a bat during a given night, the duration of ARS behaviors, and the probability of a bat revisiting a given foraging area (FA) in the following 48 hours.

Response variable	Explanatory variable	AICc	ΔAICc	ωAICc
Number of ARS				
	CF duration + Residential-area duration	**298.60**	**0.00**	**0.54**
	CF duration	298.96	0.36	0.46
	Residential-area duration	321.98	23.38	0.00
	Null model	323.93	25.33	0.00
ARS duration				
	Total previous duration	**3440.59**	**0.00**	**0.64**
	Total previous duration + Habitat	3441.79	1.19	0.46
	Habitat	3487.34	46.75	0.00
	Null model	3498.68	58.08	0.00
FA-revisitation probability				
	ARS duration + Roost-site distance + Habitat	**161.41**	**0.00**	**0.90**
	ARS duration + Roost-site distance	166.26	4.85	0.08
	ARS duration + Habitat	168.87	7.46	0.02
	ARS duration	174.29	12.88	0.00
	Roost-site distance + Habitat	210.41	48.99	0.00
	Habitat	218.73	57.32	0.00
	Roost-site distance	225.91	64.50	0.00
	Null model	234.25	72.83	0.00

CF duration: the total duration spent in commuting flight on a given night. Residential-area duration: the total duration spent in residential areas on a given night. Total previous duration: the summed duration of all ARS behaviors before a given ARS behavior since the beginning of activity on that night. Habitat: three habitat types (i.e. fruit plantations, tree vegetation, or residential areas). ARS duration: the duration of ARS behaviors in a given FA. Roost-site distance: the distance between a given FA and the roost site. AICc: the Akaike information criterion corrected for small sample sizes. ΔAICc: the difference in AICc between any model and the model with the lowest AICc. ωAICc: may be considered as the probability that a given model is the best approximation (Akaike weight). The model retained is shown in bold for each response variable (additional details are given in the text).

Short-term fidelity to foraging areas

The probability of a bat revisiting a given foraging area for two consecutive nights significantly increased with the duration previously spent in the FA, decreased with the distance between the foraging area and the roost site, and was influenced by habitat type (marginal R^2 = 0.57, conditional R^2 = 0.62; **Table 2.1**; **Figure 2.6a**, **Figure 2.6b** and **Figure 2.6c**): this probability was significantly higher for fruit plantations (0.71 ± 0.11), lowest for tree-vegetation (0.29 ± 0.11), and intermediate for residential areas (0.51 ± 0.11).

2.6 Discussion

Foraging localities

During the night, a bat performed more foraging bouts in residential areas on average (**Figure 2.2**). A previous study on the same population showed that residential areas were the preferred foraging habitat of the species, but did not detail the use of foraging localities by

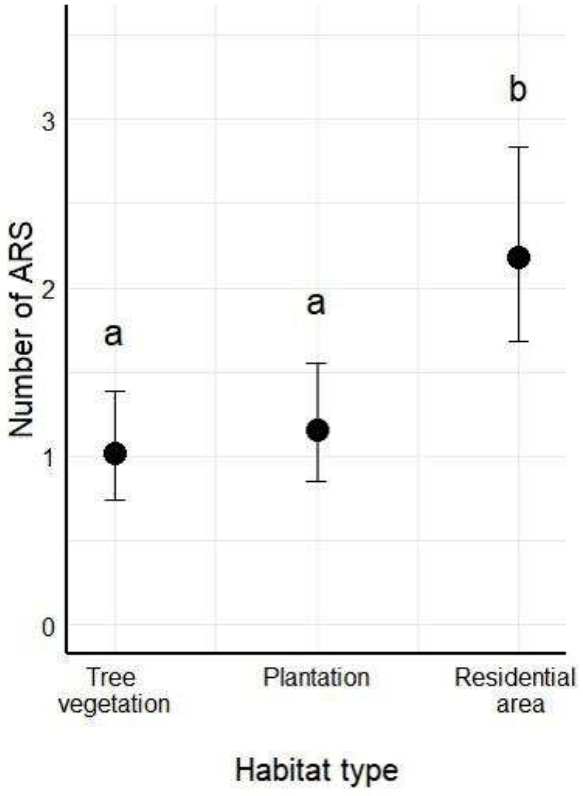


Figure 2.2. Estimation (with 95% CIs) of the number of area-restricted search (ARS) behaviors performed by a bat on a given night, according to habitat type (i.e. fruit plantations, tree vegetation, or residential areas). Significant post-hoc differences are represented by different letters (Tukey's comparisons).

individual bats on a given night (e.g., number and duration of visits; Choden et al., 2019). In highlighting that individual bats favor residential areas by multiplying their foraging bouts in this habitat type, our work sheds further light on the distribution patterns revealed by Choden et al. (2019). Foraging habitats among fruit bats vary from primary forest to urban areas (e.g., in the grey-headed flying fox *Pteropus poliocephalus:* Giles et al., 2018; in the Indian flying fox *Pteropus giganteus*: Mishra et al., 2020) and may change over time (in the African straw-coloured fruit bat *Eidolon helvum*: Fahr et al., 2015; in the solitary flying fox *Pteropus dasymallus*: Nakamoto and Kinjo; 2012). Habitat choice in animals is influenced by environmental constraints and food resources, which may vary seasonally (Fahr et al., 2015; Nakamoto and Kinjo, 2012). Given the high density of backyards in residential areas that may provide abundant and diversified food resources (Moore et al., 2016), and the documented tolerance of some bat species to anthropization (Russo and Ancillotto, 2015), our results suggest that *P. lylei* is a flexible generalist and opportunistic forager during the birthing season.

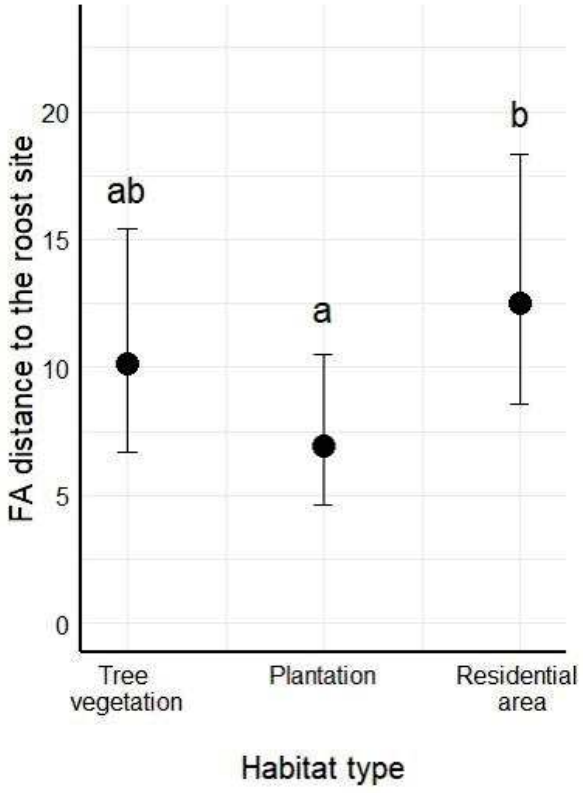


Figure 2.3. Estimation (with 95% CIs) of the distance (in km) between a foraging area (FA) and the roost site, according to the habitat type of the FA (i.e. fruit plantations, tree vegetation, or residential areas). Significant post-hoc differences are represented by different letters (Tukey's comparisons).

The residential areas chosen by bats were more distant from their roost site compared to other habitats (**Figure 2.3**). This may be explained in an optimal-foraging framework, whereby the energetic costs associated with increased travel distances are offset by the benefits allied with good feeding conditions (Kacelnik and Houston, 1984). In addition, our data showed that bats foraging longer in residential areas performed fewer foraging bouts during the night (**Figure 2.4b**), and that they sometimes performed only one foraging behavior over an entire night. As the latter has been reported for other pteropodid bats in urban or semi-urban environments (Acharya et al., 2015b), these findings support the idea that residential areas may represent high-quality foraging localities for certain species, and that their resources may entirely support their daily energetic needs.

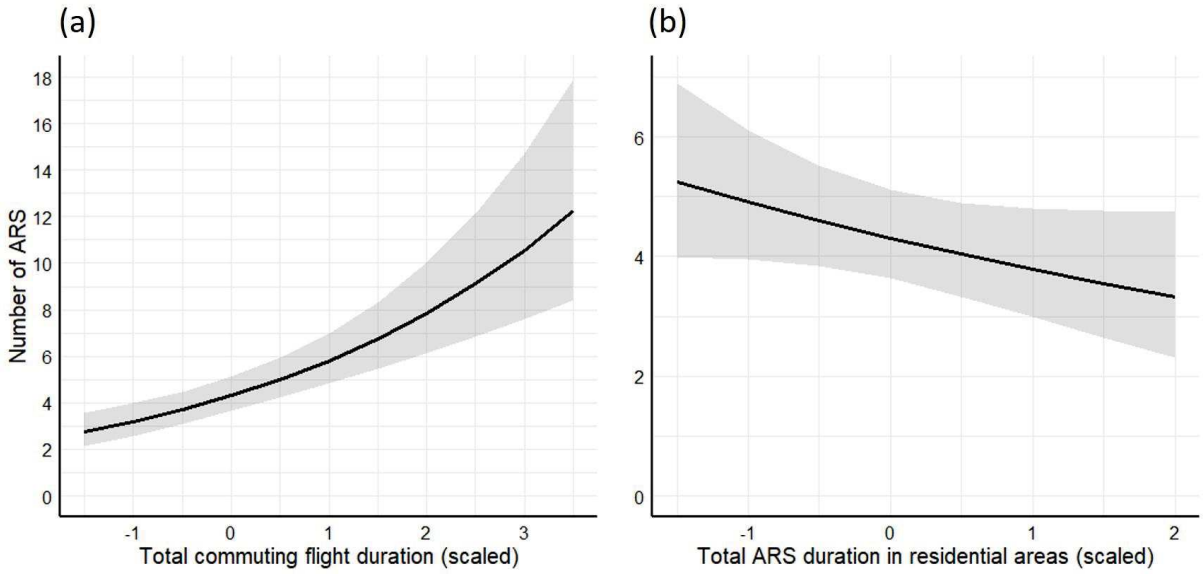


Figure 2.4. Variation (with 95% CIs) in the number of area-restricted search (ARS) behaviors exhibited by a bat during a given night, in relation to (a) the total duration spent in commuting flight on a given night (scaled; real values ranging from 25 to 340 min), and (b) the total duration of ARS behaviors in residential areas during a given night (scaled; real values ranging from 0 to 535 minutes).

Nightly foraging activity

Our results indicate that the time spent foraging by our study bats in consecutive foraging areas decreased overnight. Wild animals need information about resource availability to optimize their foraging activities (Kamil, 1985), and due to the renewal and maturation dynamics of fruits, frugivorous species are presented with predictable food resources (Riotte-Lambert and Matthiopoulos, 2020). Consequently, we hypothesize that bats foraged for a

longer period at the beginning of the night in areas with higher-quality food resources to ensure sufficient energy gains, before shifting to shorter foraging bouts to track the availability of food resources in other locations (Bateson, 2003) and/or to complement their diets (Rapport, 1980; Sanchez et al., 2008). Inspection of fruit resources has been reported in mangabey monkeys, which use fruiting synchrony to control specific trees and improve their foraging performance (Janmaat et al., 2012). As such, the positive correlation between the number of foraging bouts and the total time spent in commuting flight over a night (**Figure 2.4a**) may indicate that some nights were more specifically devoted to collecting information about potential foraging areas, hence supporting and further specifying our hypothesis. In addition and as discussed above, the number of foraging bouts each night was also influenced by foraging-habitat localities.

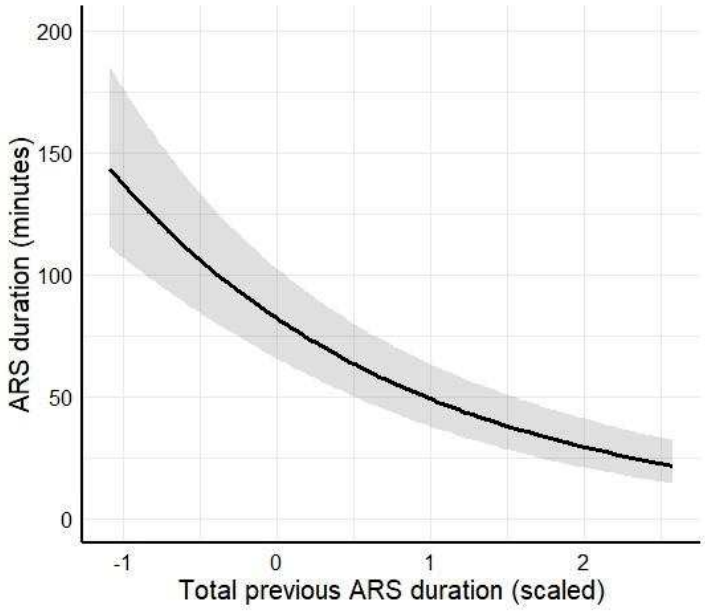


Figure 2.5. Variation (with 95% CIs) in the duration of an area-restricted search (ARS) behavior exhibited by a bat during a night, according to the total duration of ARS-behavior previously displayed by the bat since the beginning of the night (scaled; real values ranging from 0 to 575 minutes).

Habitat type was not retained as a predictor of foraging-behavior duration in our analyses. The marginal theorem value predicts that animals remain longer in a profitable patch (Charnov, 1976) and is supported by several field studies on mammals (Austin et al., 2006; Watts, 1991). It is possible that residential areas represent particularly attractive foraging habitats and that a relatively important number of foraging bouts displayed in these were

particularly short and used to acquire information for future nights. This might at least partly explain the lack of habitat effect on the foraging-behavior duration in our study.

Short-term fidelity to foraging areas

Our bats revisited some foraging areas over short-term scales (in the following 48 hours) according to their previous experience and environmental variables. Re-visitation behavior is widespread among animals, and may be determined by environmental heterogeneity, food-resource renewal rates and specific cognitive capabilities (Berger-Tal and Bar-David, 2015; Winter, 2005). Nonetheless, while foraging-site fidelity has been shown for many bat species (Egert-Berg et al., 2018; Field et al., 2016; Kapfer et al., 2008), the factors influencing this behavior have received little attention. A recent study carried out on a nectar-feeding bat showed that the re-visitation of the most profitable places (i.e. in terms of quality and distance to the colony) was a consequence of a reinforcement learning strategy whereby bats avoided competition and maximized their global food intake (Goldshtein et al., 2020).

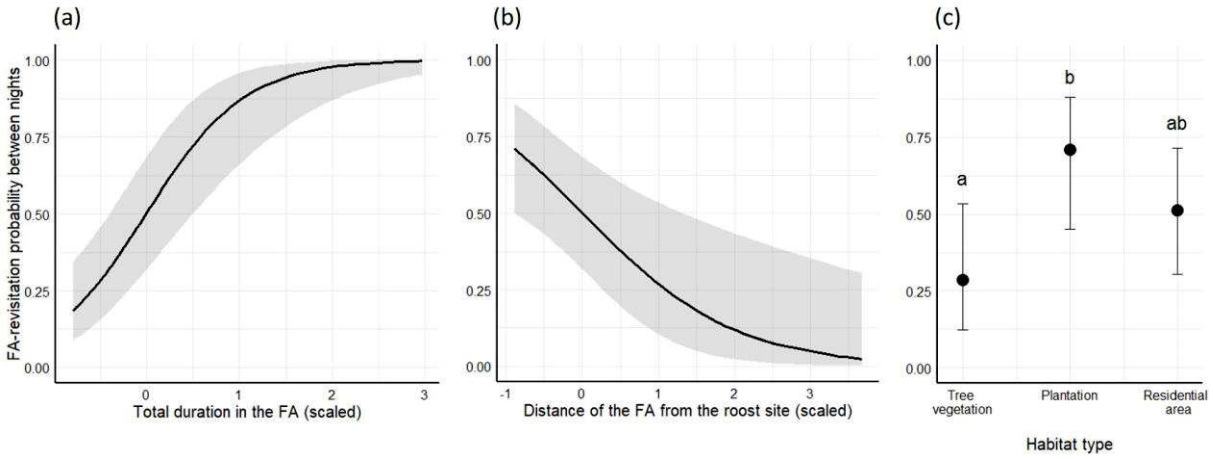


Figure 2.6. Variation (with 95% CIs) in the probability of a bat revisiting a given foraging area (FA) in the following 48 hours, in relation to (a) the total duration of area-restricted search (ARS) behaviors displayed by the bat in the FA during the night (scaled; real values ranging from 5 to 535 minutes), (b) the distance between the FA and roost site (scaled; real values ranging from 108 to 66 901 m), and (c) the habitat type (i.e. fruit plantations, tree vegetation, or residential areas). Significant post-hoc differences are represented by different letters (Tukey's comparisons).

We found the probability of a bat revisiting an area increased with the duration of the foraging behavior spent in the area (**Figure 2.6a**). Similar positive links between short-term returns and previous visit durations (as a proxy for area quality) has also been found in other mammals and birds (Bracis et al., 2018; English et al., 2014). This behavior is particularly

relevant for species that do not deplete a localized food-resource in one visit or that forage in areas with high food-renewal rates (e.g., Seidel et al., 2019), whereas longer intervals between visits may be expected in other cases (e.g., Watts, 1998). As our bats used different foraging areas, short-term returns to these may allow them to optimize their energy gains by exploiting high-quality resources in some familiar areas over consecutive nights. The negative association between re-visitation probability and distance to the roost site supports this hypothesis (**Figure 2.6b**). Foraging areas in the vicinity of the roost site may be more familiar and visited more often (i.e. energy costs to visit them being lower). Exploration of individual GPS data (see **Table S2.4**) supports these explanations: areas revisited were relatively small in number, mainly located in the immediate vicinity of the roost site, and accumulated several visits during the study period. More generally, the influence and benefits of site familiarity on re-visitation behavior of bats has also been described for other mammals and birds during the breeding season (Brown et al., 2008; Greenwood, 1980; Yoder, 2004).

In addition, foraging areas in fruit plantations were revisited more often by our bats, followed by residential areas (**Figure 2.6c**). Habitat characteristics are known to influence re-visitation behavior in mammals (De Knegt, 2010; Watts, 1998). Even if plantations are especially attractive for plant-visiting bats (Madrid-López et al., 2019), most commercially-grown fruits are harvested too early for flying-fox consumption (Fujita, 1991). Only damaged or forgotten fruits reach sufficient maturity, which limits their availability and predictability for bats. One biological interpretation for our result could be the existence of specific features in some plantations (e.g., abandoned sites and attractive fruiting trees along plantation edges), resulting in high re-visitation rates for a few familiar areas (this hypothesis is partly supported by our GPS data; see **Table S2.4**). In contrast, given the hypothesized high foraging quality of residential areas, we suggest that the wide range of fruit trees (regarding species and fruiting phenology) and associated food resources has led to a heterogeneous degree of short-term attraction between the residential areas visited. Finally, the lowest probability found for tree-vegetation habitats might be attributable to their possessing lower diversity and quantity of food resources during our study period, but we cannot evaluate this possibility as the relevant information is currently lacking. Overall, our results suggest that the reinforcement learning strategy previously mentioned (Goldshtein et al., 2020) may have led

to the re-visitation pattern found in our work, but quantitative information about food quality and quantity in each foraging locality are needed to support this hypothesis.

Limitations and future prospects

Contrasting degrees of inter-individual variability regarding the behavior studied is suggested by individual data exploration (see **Table S2.3** and **S2.2**), explained variance (both marginal and conditional R^2) and confidence intervals for all results. Inter-individual variation in foraging could result from differences in personality traits, previous experience of individuals (e.g., familiarity with food distribution and predictability) and degrees of specialization (Toscano et al., 2016). In association with the solitary nature of foraging fruit bats (Egert-Berg et al., 2018), we suggest that the heterogeneity of our study region (e.g., habitat types, food-resource diversity and availability) promoted different individual foraging strategies. Nevertheless, our small sample size and limited sampling period preclude conclusions regarding the prevalence of these behaviors in the wider population and their seasonal consistency. Investigation of other intrinsic variables (e.g., age, sex and body condition) and long-term monitoring of individual bats (using Argos telemetry) would likely provide some interesting perspectives.

Our study provides new insights into the foraging ecology of *Pteropus lylei* whose patterns of re-visitation behavior appear to be relatively complex. These patterns were significant but influenced by several variables and were likely constrained to relatively few areas at individual levels. Furthermore, the prevalence of Nipah virus in this population is 0.9% and 0.2% during the pregnancy and lactation, respectively (i.e. the reproductive periods encompassed by the study; Cappelle et al., 2020). Since the return of an infected bat to a given area over consecutive nights could increase probability of pathogen accumulation there, our findings suggest that risks of transmission from infected bats could be highly localized, at least during the short term. More generally, our work emphasizes the importance of considering individual-movement patterns in epidemiological frameworks. However, the complexity of foraging patterns revealed by our study (correlates and inter-individual variation) also means investigation of transmission pathways and prevention of spillover risks will be challenging, particularly given the ongoing expansion of human-wildlife interfaces in Southeast Asia.

2.7 Conclusions

Our study employed a path-segmentation method (hidden Markov model) to elucidate the behavioral sequences of individual *P. lylei* from GPS data. Our results suggest that environmental and individual features (e.g., availability and quality of food resources, habitat-familiarity and experience of bats) have a significant bearing on their patterns of foraging behavior and fidelity to a given foraging area over consecutive nights. As *P. lylei* is a natural reservoir for Nipah virus, this is particularly relevant to viral transmission risks and indicates that fine-scale ecological studies of species capable of adapting to newly anthropized environments will be important to understand the ecological processes that maintain biodiversity in these landscapes and assess the potential for pathogen transmission in human-wildlife interfaces.

2.8 Acknowledgements

We thank Pring Long and Yen Sroy for their assistance in the field. Particular gratitude is due to Dr Keo Omaliss of the Cambodian Forestry Administration for arranging study approval and permissions. We also thank three anonymous referees for their constructive comments on the manuscript.

2.9 References

Acharya, P.R., Racey, P.A., Sotthibandhu, S., Bumrungsri, S., 2015a. Feeding behaviour of the dawn bat (Eonycteris spelaea) promotes cross pollination of economically important plants in Southeast Asia. J. Pollinat. Ecol. 15, 44–50. https://doi.org/10.26786/1920-7603(2015)5

Acharya, P.R., Racey, P.A., Sotthibandhu, S., Bumrungsri, S., 2015b. Home-Range and Foraging Areas of the Dawn Bat Eonycteris spelaea in Agricultural Areas of Thailand. Acta Chiropterologica 17, 307–319. https://doi.org/10.3161/15081109ACC2015.17.2.006

Alcock, J., 2013. Animal behavior: An evolutionary approach, 10th ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Arthur, B., Hindell, M., Bester, M., Trathan, P., Jonsen, I., Staniland, I., Oosthuizen, W.C., Wege, M., Lea, M.-A., 2015. Return Customers: Foraging Site Fidelity and the Effect of Environmental Variability in Wide-Ranging Antarctic Fur Seals. PLoS ONE 10, e0120888. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120888

Austin, D., Bowen, W.D., McMillan, J.I., Iverson, S.J., 2006. Linking movement, diving, and habitat to foraging success in a large marine predator. Ecology 87, 3095–3108. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[3095:LMDAHT]2.0.CO;2

Azorit, C., Tellado, S., Oya, A., Moro, J., 2012. Seasonal and specific diet variations in sympatric red and fallow deer of southern Spain: a preliminary approach to feeding behaviour. Anim. Prod. Sci. 52, 720–727. https://doi.org/10.1071/AN12016

Bateson, M., 2003. Interval Timing and Optimal Foraging, in: Meck, W. (Ed.), Functional and Neural Mechanisms of Interval Timing. CRC Press, pp. 113–141. https://doi.org/10.1201/9780203009574

Baylis, A.M.M., Page, B., McKenzie, J., Goldsworthy, S.D., 2012. Individual foraging site fidelity in lactating New Zealand fur seals: Continental shelf vs. oceanic habitats. Mar. Mammal Sci. 28, 276–294. https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2011.00487.x

Bécares, J., García-Tarrasón, M., Villero, D., Bateman, S., Jover, L., García-Matarranz, V., Sanpera, C., Arcos, J.M., 2015. Modelling Terrestrial and Marine Foraging Habitats in Breeding Audouin's Gulls Larus audouinii: Timing Matters. PLoS ONE 10, e0120799. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120799

Bellini, W.J., Harcourt, B.H., Bowden, N., Rota, P.A., 2005. Nipah virus: An emergent paramyxovirus causing severe encephalitis in humans. J. Neurovirol. 11, 481–487. https://doi.org/10.1080/13550280500187435

Berger-Tal, O., Bar-David, S., 2015. Recursive movement patterns: review and synthesis across species. Ecosphere 6, 149. https://doi.org/10.1890/ES15-00106.1

Beverly, B.D., McLendon, H., Nacu, S., Holmes, S., Gordon, D.M., 2009. How site fidelity leads to individual differences in the foraging activity of harvester ants. Behav. Ecol. 20, 633–638. https://doi.org/10.1093/beheco/arp041

Boyles, J.G., Sole, C.L., Cryan, P.M., McCracken, G.F., 2013. On Estimating the Economic Value of Insectivorous Bats: Prospects and Priorities for Biologists, in: Adams, R.A., Pedersen,

S.C. (Eds.), Bat Evolution, Ecology, and Conservation. Springer New York, New York, NY, pp. 501–515. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-7397-8_24

Bracis, C., Bildstein, K.L., Mueller, T., 2018. Revisitation analysis uncovers spatio-temporal patterns in animal movement data. Ecography 41, 1801–1811. https://doi.org/10.1111/ecog.03618

Brown, C.R., Brown, M.B., Brazeal, K.R., 2008. Familiarity with breeding habitat improves daily survival in colonial cliff swallows. Anim. Behav. 76, 1201–1210. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.03.028

Calisher, C.H., Childs, J.E., Field, H.E., Holmes, K.V., Schountz, T., 2006. Bats: Important Reservoir Hosts of Emerging Viruses. Clin. Microbiol. Rev. 19, 531–545. https://doi.org/10.1128/CMR.00017-06

Cappelle, J., Hoem, T., Hul, V., Furey, N., Nguon, K., Prigent, S., Dupon, L., Ken, S., Neung, C., Hok, V., Pring, L., Lim, T., Bumrungsri, S., Duboz, R., Buchy, P., Ly, S., Duong, V., Tarantola, A., Binot, A., Dussart, P., 2020. Nipah virus circulation at human–bat interfaces, Cambodia. Bull. World Health Organ. 98, 539–547. https://doi.org/10.2471/BLT.20.254227

Carroll, G., Harcourt, R., Pitcher, B.J., Slip, D., Jonsen, I., 2018. Recent prey capture experience and dynamic habitat quality mediate short-term foraging site fidelity in a seabird. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 285, 20180788. https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0788

Ceia, F.R., Ramos, J.A., 2015. Individual specialization in the foraging and feeding strategies of seabirds: a review. Mar. Biol. 162, 1923–1938. https://doi.org/10.1007/s00227-015-2735-4

Charnov, E.L., 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. Theor. Popul. Biol. 9, 129–136. https://doi.org/10.1016/0040-5809(76)90040-X

Choden, K., Ravon, S., Epstein, J.H., Hoem, T., Furey, N., Gely, M., Jolivot, A., Hul, V., Neung, C., Tran, A., Cappelle, J., 2019. Pteropus lylei primarily forages in residential areas in Kandal, Cambodia. Ecol. Evol. 9, 4181–4191. https://doi.org/10.1002/ece3.5046

Colwell, M.A., 2010. Shorebird Ecology, Conservation, and Management. University of California Press, Oakland, CA.

De Knegt, H.J., 2010. Beyond the here and now: herbivore ecology in a spatial-temporal context (PhD-thesis). Wageningen University, Wageningen, NL.

Edelhoff, H., Signer, J., Balkenhol, N., 2016. Path segmentation for beginners: an overview of current methods for detecting changes in animal movement patterns. Mov. Ecol. 4, 21. https://doi.org/10.1186/s40462-016-0086-5

Egert-Berg, K., Hurme, E.R., Greif, S., Goldstein, A., Harten, L., Herrera M., L.G., Flores-Martínez, J.J., Valdés, A.T., Johnston, D.S., Eitan, O., Borissov, I., Shipley, J.R., Medellin, R.A., Wilkinson, G.S., Goerlitz, H.R., Yovel, Y., 2018. Resource Ephemerality Drives Social Foraging in Bats. Curr. Biol. 28, 3667–3673. https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.09.064

English, M., Ancrenaz, M., Gillespie, G., Goossens, B., Nathan, S., Linklater, W., 2014. Foraging site recursion by forest elephants Elephas maximus borneensis. Curr. Zool. 60, 551–559. https://doi.org/10.1093/czoolo/60.4.551

Evens, R., Beenaerts, N., Neyens, T., Witters, N., Smeets, K., Artois, T., 2018. Proximity of breeding and foraging areas affects foraging effort of a crepuscular, insectivorous bird. Sci. Rep. 8, 3008. https://doi.org/10.1038/s41598-018-21321-0

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, e0138985. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138985

Fahrig, L., 2007. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. Funct. Ecol. 21, 1003–1015. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01326.x

Field, H.E., Smith, C.S., de Jong, C.E., Melville, D., Broos, A., Kung, N., Thompson, J., Dechmann, D.K.N., 2016. Landscape Utilisation, Animal Behaviour and Hendra Virus Risk. EcoHealth 13, 26–38. https://doi.org/10.1007/s10393-015-1066-8

Fleming, T.H., Eby, P., 2003. Ecology of bat migration, in: Kunz, T.H., Fenton, M.B. (Eds.), Bat Ecology. University of Chicago Press, Chicago, IL, pp. 156–208.

Fleming, T.H., Geiselman, C., Kress, W.J., 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. Ann. Bot. 104, 1017–1043. https://doi.org/10.1093/aob/mcp197

Fogarty, R., Halpin, K., Hyatt, A.D., Daszak, P., Mungall, B.A., 2008. Henipavirus susceptibility to environmental variables. Virus Res. 132, 140–144. https://doi.org/10.1016/j.virusres.2007.11.010

Fujita, M.S., 1991. Flying Foxes (Chiroptera: Pteropodidae): Threatened Animals of Key Ecological and Economic Importance. Conserv. Biol. 5, 455–463.

Gehlbach, F.R., 2012. Eastern Screech-Owl Responses to Suburban Sprawl, Warmer Climate, and Additional Avian Food in Central Texas. Wilson J. Ornithol. 124, 630–633. https://doi.org/10.1676/11-157.1

Giles, J.R., Eby, P., Parry, H., Peel, A.J., Plowright, R.K., Westcott, D.A., McCallum, H., 2018. Environmental drivers of spatiotemporal foraging intensity in fruit bats and implications for Hendra virus ecology. Sci. Rep. 8, 9555. https://doi.org/10.1038/s41598-018-27859-3

Goldshtein, A., Handel, M., Eitan, O., Bonstein, A., Shaler, T., Collet, S., Greif, S., Medellín, R.A., Emek, Y., Korman, A., Yovel, Y., 2020. Reinforcement Learning Enables Resource Partitioning in Foraging Bats. Curr. Biol. 30, 1–7. https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.07.079

Greenwood, P.J., 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. Anim. Behav. 28, 1140–1162. https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80103-5

Greggor, A.L., Berger-Tal, O., Blumstein, D.T., Angeloni, L., Bessa-Gomes, C., Blackwell, B.F., St Clair, C.C., Crooks, K., de Silva, S., Fernández-Juricic, E., Goldenberg, S.Z., Mesnick, S.L., Owen, M., Price, C.J., Saltz, D., Schell, C.J., Suarez, A.V., Swaisgood, R.R., Winchell, C.S., Sutherland, W.J., 2016. Research Priorities from Animal Behaviour for Maximising Conservation Progress. Trends Ecol. Evol. 31, 953–964. https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.09.001

Hebblewhite, M., Haydon, D.T., 2010. Distinguishing technology from biology: a critical review of the use of GPS telemetry data in ecology. Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 365, 2303–2312. https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0087

Hengjan, Y., Saputra, V., Mirsageri, M., Pramono, D., Kasmono, S., Basri, C., Ando, T., Ohmori, Y., Agungpriyono, S., Hondo, E., 2018. Nighttime behavioral study of flying foxes on the southern coast of West Java, Indonesia. J. Vet. Med. Sci. 80, 1146–1152. https://doi.org/10.1292/jvms.17-0665

Holyoak, M., Casagrandi, R., Nathan, R., Revilla, E., Spiegel, O., 2008. Trends and missing parts in the study of movement ecology. Proc. Natl. Acad. Sci. 105, 19060–19065. https://doi.org/10.1073/pnas.0800483105

Hurme, E., Gurarie, E., Greif, S., Herrera M., L.G., Flores-Martínez, J.J., Wilkinson, G.S., Yovel, Y., 2019. Acoustic evaluation of behavioral states predicted from GPS tracking: a case study of a marine fishing bat. Mov. Ecol. 7, 21. https://doi.org/10.1186/s40462-019-0163-7

Janmaat, K.R.L., Chapman, C.A., Meijer, R., Zuberbühler, K., 2012. The use of fruiting synchrony by foraging mangabey monkeys: a 'simple tool' to find fruit. Anim. Cogn. 15, 83–96. https://doi.org/10.1007/s10071-011-0435-0

Johnson, D.S., London, J.M., Lea, M.-A., Durban, J.W., 2008. Continuous-time correlated random walk model for animal telemetry data. Ecology 89, 1208–1215. https://doi.org/10.1890/07-1032.1

Jones, T.B., Evans, J.C., Morand-Ferron, J., 2019. Urbanization and the temporal patterns of social networks and group foraging behaviors. Ecol. Evol. 9, 4589–4602. https://doi.org/10.1002/ece3.5060

Kacelnik, A., Houston, A.I., 1984. Some effects of energy costs on foraging strategies. Anim. Behav. 32, 609–614. https://doi.org/10.1016/S0003-3472(84)80298-5

Kamil, A., 1985. The Ecology of Foraging Behavior: Implications for Animal Learning and Memory. Annu. Rev. Psychol. 36, 141–169. https://doi.org/10.1146/annurev.psych.36.1.141

Kapfer, G., Rigot, T., Holsbeek, L., Aron, S., 2008. Roost and hunting site fidelity of female and juvenile Daubenton's bat Myotis daubentonii (Kuhl, 1817) (Chiroptera: Vespertilionidae). Mamm. Biol. 73, 267–275. https://doi.org/10.1016/j.mambio.2007.01.001

Kareiva, P., Odell, G., 1987. Swarms of Predators Exhibit "Preytaxis" if Individual Predators Use Area-Restricted Search. Am. Nat. 130, 233–270.

Kato, A., Ropert-Coudert, Y., Chiaradia, A., 2008. Regulation of Trip Duration by an Inshore Forager, the Little Penguin (Eudyptula Minor), During Incubation. The Auk 125, 588–593. https://doi.org/10.1525/auk.2008.06273

Kessler, M.K., Becker, D.J., Peel, A.J., Justice, N.V., Lunn, T., Crowley, D.E., Jones, D.N., Eby, P., Sánchez, C.A., Plowright, R.K., 2018. Changing resource landscapes and spillover of henipaviruses: Resource landscapes and henipavirus spillover. Ann. N. Y. Acad. Sci. 1429, 78–99. https://doi.org/10.1111/nyas.13910

Kingston, T., 2010. Research priorities for bat conservation in Southeast Asia: a consensus approach. Biodivers. Conserv. 19, 471–484. https://doi.org/10.1007/s10531-008-9458-5

Lane, D.J.W., Kingston, T., Lee, B.P.Y.-H., 2006. Dramatic decline in bat species richness in Singapore, with implications for Southeast Asia. Biol. Conserv. 131, 584–593. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.03.005

Larter, N.C., Gates, C.C., 1991. Diet and habitat selection of wood bison in relation to seasonal changes in forage quantity and quality. Can. J. Zool. 69, 2677–2685. https://doi.org/10.1139/z91-376

Lindenmayer, D.B., Fischer, J., 2006. Habitat Fragmentation and Landscape Change: An Ecological and Conservation Synthesis. Island Press, Washington, NJ.

Lobo, N., Green, D.J., Millar, J.S., 2013. Effects of seed quality and abundance on the foraging behavior of deer mice. J. Mammal. 94, 1449–1459. https://doi.org/10.1644/12-MAMM-A-295.1

Madrid-López, S.M., Galindo-González, J., Castro-Luna, A.A., 2019. Mango orchards and their importance in maintaining phyllostomid bat assemblages in a heterogeneous landscape. Acta Chiropterologica 21, 375–383. https://doi.org/10.3161/15081109ACC2019.21.2.012

Mahmood-Ul-Hassan, M., Gulraiz, T.L., Rana, S.A., Javid, A., 2010. The Diet of Indian Flying-Foxes (Pteropus giganteus) in Urban Habitats of Pakistan. Acta Chiropterologica 12, 341–347. https://doi.org/10.3161/150811010X537927

Martin, J., Tolon, V., Moorter, B., Basille, M., Calenge, C., 2009. On the Use of Telemetry in Habitat Selection Studies. pp. 37–55.

Michelot, T., Langrock, R., Patterson, T.A., 2016. moveHMM: an R package for the statistical modelling of animal movement data using hidden Markov models. Methods Ecol. Evol. 7, 1308–1315. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12578

Mishra, R., Dookia, S., Bhattacharya, P., 2020. Avenue Plantations as Biodiversity Havens: A Case Study of Population Status of the Indian Flying Fox, Pteropus giganteus Brunnich, 1782 and Implications for Its Conservation in the Urban Megacity, Delhi, India. Proc. Zool. Soc. 73, 127–136. https://doi.org/10.1007/s12595-019-00308-3

Moore, J.H., Sittimongkol, S., Campos-Arceiz, A., Sumpah, T., Eichhorn, M.P., 2016. Fruit gardens enhance mammal diversity and biomass in a Southeast Asian rainforest. Biol. Conserv. 194, 132–138. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.12.015

Nakagawa, S., Schielzeth, H., 2013. A general and simple method for obtaining R 2 from generalized linear mixed-effects models. Methods Ecol. Evol. 4, 133–142. https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x

Nakamoto, A., Kinjo, K., 2012. Ranging Patterns and Habitat Use of a Solitary Flying Fox (Pteropus dasymallus) on Okinawa-jima Island, Japan. Acta Chiropterologica 14, 387–399. https://doi.org/10.3161/150811012X661701

Nakamoto, A., Kinjo, K., Izawa, M., 2015. Dietary Plasticity in the Ryukyu Flying Fox on a Subtropical Island at the Northern Range Limit of Pteropus. Acta Chiropterologica 17, 105–116. https://doi.org/10.3161/15081109ACC2015.17.1.009

Oleksy, R., Racey, P.A., Jones, G., 2015. High-resolution GPS tracking reveals habitat selection and the potential for long-distance seed dispersal by Madagascan flying foxes Pteropus rufus. Glob. Ecol. Conserv. 3, 678–692. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2015.02.012

Pethybridge, H., Bodin, N., Arsenault-Pernet, E., Bourdeix, J., Brisset, B., Bigot, J., Roos, D., Peter, M., 2014. Temporal and inter-specific variations in forage fish feeding conditions in the NW Mediterranean: lipid content and fatty acid compositional changes. Mar. Ecol. Prog. Ser. 512, 39–54. https://doi.org/10.3354/meps10864

Plowright, R.K., Eby, P., Hudson, P.J., Smith, I.L., Westcott, D., Bryden, W.L., Middleton, D., Reid, P.A., McFarlane, R.A., Martin, G., Tabor, G.M., Skerratt, L.F., Anderson, D.L., Crameri, G., Quammen, D., Jordan, D., Freeman, P., Wang, L.-F., Epstein, J.H., Marsh, G.A., Kung, N.Y., McCallum, H., 2015. Ecological dynamics of emerging bat virus spillover. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 282, 20142124–20142124. https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2124

Pyke, G., 1984. Optimal Foraging Theory: A Critical Review. Annu. Rev. Ecol. Syst. 15, 523–575. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.15.1.523

Rapport, D.J., 1980. Optimal Foraging for Complementary Resources. Am. Nat. 116, 324–346. https://doi.org/10.1086/283631

Ravon, S., Furey, N.M., Vibol, H., Cappelle, J., 2014. A rapid assessment of flying fox (Pteropus spp.) colonies in Cambodia. Cambodian J. Nat. Hist. 2014, 14–18.

Riotte-Lambert, L., Matthiopoulos, J., 2020. Environmental Predictability as a Cause and Consequence of Animal Movement. Trends Ecol. Evol. 35, 163–174. https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.09.009

Robinson, S.K., Holmes, R.T., 1982. Foraging Behavior of Forest Birds: The Relationships Among Search Tactics, Diet, and Habitat Structure. Ecology 63, 1918–1931. https://doi.org/10.2307/1940130

Roeleke, M., Teige, T., Hoffmeister, U., Klingler, F., Voigt, C.C., 2018. Aerial-hawking bats adjust their use of space to the lunar cycle. Mov. Ecol. 6, 11. https://doi.org/10.1186/s40462-018-0131-7

Russo, D., Ancillotto, L., 2015. Sensitivity of bats to urbanization: a review. Mamm. Biol. 80, 205–212. https://doi.org/10.1016/j.mambio.2014.10.003

Sanchez, F., Kotler, B.P., Korine, C., Pinshow, B., 2008. Sugars are complementary resources to ethanol in foods consumed by Egyptian fruit bats. J. Exp. Biol. 211, 1475–1481. https://doi.org/10.1242/jeb.013268

Schoener, T.W., 1971. Theory of Feeding Strategies. Annu. Rev. Ecol. Syst. 2, 369–404. https://doi.org/10.1146/annurev.es.02.110171.002101

Seidel, D.P., Linklater, W.L., Kilian, W., Preez, P. du, Getz, W.M., 2019. Mesoscale movement and recursion behaviors of Namibian black rhinos. Mov. Ecol. 7, 34. https://doi.org/10.1186/s40462-019-0176-2

Sikes, R.S., Gannon, W.L., 2011. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. J. Mammal. 92, 235–253. https://doi.org/10.1644/10-MAMM-F-355.1

Sikes, R.S., the Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists, 2016. 2016 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education: J. Mammal. 97, 663–688. https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw078

Symonds, M.R.E., Moussalli, A., 2011. A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. Behav. Ecol. Sociobiol. 65, 13–21. https://doi.org/10.1007/s00265-010-1037-6

Toscano, B.J., Gownaris, N.J., Heerhartz, S.M., Monaco, C.J., 2016. Personality, foraging behavior and specialization: integrating behavioral and food web ecology at the individual level. Oecologia 182, 55–69. https://doi.org/10.1007/s00442-016-3648-8

Tsang, S.M.S., 2015. Phylogeography of Southeast Asian flying foxes (Chiroptera: Pteropodidae: Pteropus) (PhD-thesis). City University of New York, New York, NJ.

Van Houtan, K.S., Pimm, S.L., Bierregaard, R.O., Lovejoy, T.E., Stouffer, P.C., 2006. Local extinctions in flocking birds in Amazonian forest fragments. Evol. Ecol. Res. 8, 129–148.

Voigt, C.C., Frick, W.F., Holderied, M.W., Holland, R., Kerth, G., Mello, M.A.R., Plowright, R.K., Swartz, S., Yovel, Y., 2017. Principles and Patterns of Bat Movements: From Aerodynamics to Ecology. Q. Rev. Biol. 92, 267–287. https://doi.org/10.1086/693847

Voigt, C.C., Kingston, T., 2016. Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World. Springer Open, Cham, CH.

Wacharapluesadee, S., Boongird, K., Wanghongsa, S., Ratanasetyuth, N., Supavonwong, P., Saengsen, D., Gongal, G.N., Hemachudha, T., 2010. A Longitudinal Study of the Prevalence of Nipah Virus in Pteropus lylei Bats in Thailand: Evidence for Seasonal Preference in Disease Transmission. Vector-Borne Zoonotic Dis. 10, 183–190. https://doi.org/10.1089/vbz.2008.0105

Watts, D.P., 1998. Long-Term Habitat Use by Mountain Gorillas (Gorilla gorilla beringei). 2. Reuse of Foraging Areas in Relation to Resource Abundance, Quality, and Depletion. Int. J. Primatol. 19, 681–702. https://doi.org/10.1023/A:1020376925939

Watts, D.P., 1991. Strategies of Habitat Use by Mountain Gorillas. Folia Primatol 56, 1–16. https://doi.org/10.1159/000156521

Weber, N., Duengkae, P., Fahr, J., Dechmann, D.K.N., Phengsakul, P., Khumbucha, W., Siriaroonrat, B., Wacharapluesadee, S., Maneeorn, P., Wikelski, M., Newman, S., 2015. High-resolution GPS tracking of Lyle's flying fox between temples and orchards in central Thailand: GPS Tracking of Flying Foxes. J. Wildl. Manag. 79, 957–968. https://doi.org/10.1002/jwmg.904

Weimerskirch, H., 2007. Are seabirds foraging for unpredictable resources? Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr. 54, 211–223. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.11.013

Winter, Y., 2005. Foraging in a complex naturalistic environment: capacity of spatial working memory in flower bats. J. Exp. Biol. 208, 539–548. https://doi.org/10.1242/jeb.01416

Yoder, J.M., 2004. The cost of dispersal: predation as a function of movement and site familiarity in ruffed grouse. Behav. Ecol. 15, 469–476. https://doi.org/10.1093/beheco/arh037

2.10 Supporting information

Supporting information 2.1: Foraging tracks of 8 individuals of *Pteropus lylei* equipped with GPS loggers, in Cambodia.

Supporting information 2.2: Distribution of step lengths and turning angles related to the GPS data.

Supporting information 2.3: Mean number (± SD) of area restricted search (ARS) behaviors displayed by each bat in relation to habitat type.

Supporting information 2.4: Number of foraging-area (FA) re-visitation behaviors displayed by each individual, number of FAs that were used several times by a bat during the study period according to the habitat type, and distance (m) range between FAs used several times and the roost site.

Supporting information 2.1

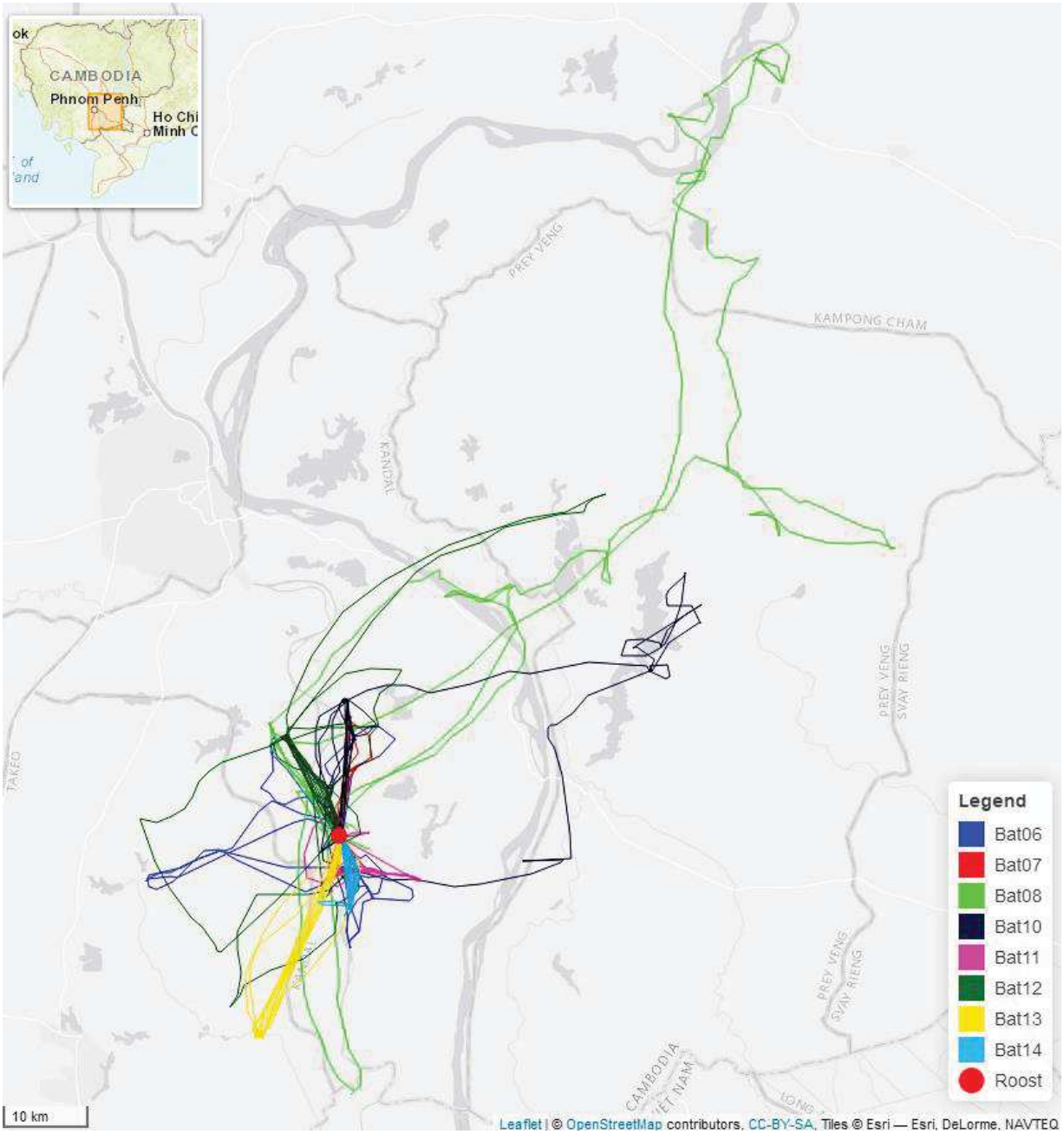
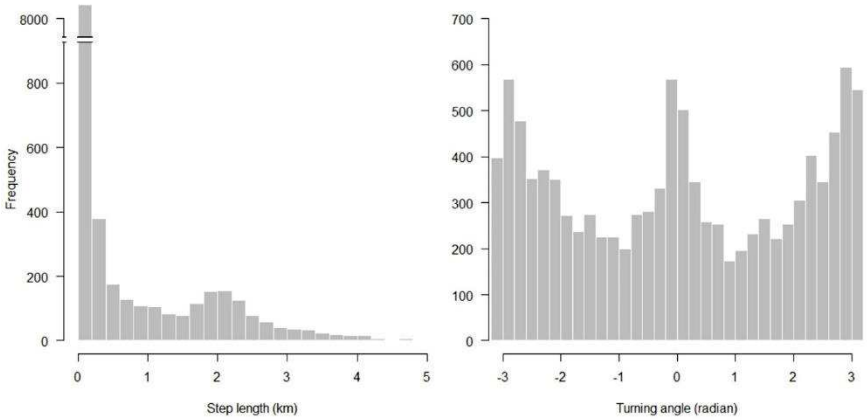


Figure S2.1. Foraging tracks of 8 individuals of *Pteropus lylei* equipped with GPS loggers, in Cambodia. GPS devices were programmed to record one location every 5 minutes over several nights (see the Methods for more details). For each individual (see the legend of the different colors on the figure) and night, the departure site and the last location was the roost site (red point).

Supporting information 2.2

(a)



(b)

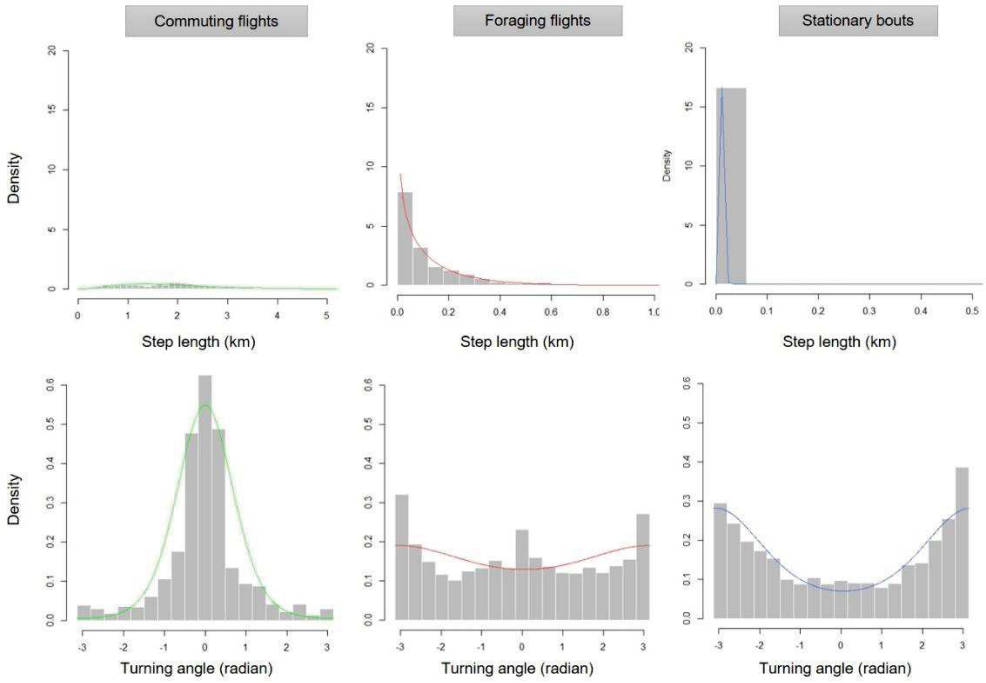


Figure S2.2. Distribution of step lengths and turning angles related to the GPS data. (a) Overall distributions. The hidden Markov model was fitted by specifying the parameters (means) characterizing the typical distribution of step length and turning angle of each behavioral state. Three behavioral states were expected for *P. lylei* (see the Methods for more details). Parameters for commuting flights (2000 m which corresponds to a peak on the histogram and 0° (0 rad) which corresponds to a flight in straight line), foraging flights (400 m which corresponds to an inflection point on the histogram and 0° (0 rad) which corresponds to a flight in straight line) and stationary bouts (30 m which corresponds to numerous short values on the

histogram and 180° (π rad) which corresponds to circular movements) were visually estimated from these two histograms. (b) Distributions among the three behavioral states (stationary bouts, foraging flights and commuting flights) derived from the hidden Markov model.

Supporting information 2.3

Table S2.3. Mean number (± SD) of area restricted search (ARS) behaviors displayed by each bat in relation to habitat type.

Bat ID	Number of nights	Number of ARS behaviors displayed by a bat during the night					
		Tree vegetation	Plantation	Residential area	Agricultural land	Total including agricultural land	Total excluding agricultural land
Bat06	11	2.3 ± 1.0	1.6 ± 0.8	2.5 ± 1.6	0.5 ± 0.7	6.9 ± 0.1	6.4 ± 0.1
Bat07	3	2.0 ± 2.0	0.0 ± 0.0	2.0 ± 1.0	0.3 ± 0.6	4.3 ± 0.5	4.0 ± 0.5
Bat08	8	0.6 ± 0.7	1.0 ± 0.8	4.8 ± 2.0	0.2 ± 0.5	6.6 ± 0.3	6.4 ± 0.3
Bat10	6	1.8 ± 1.0	1.8 ± 0.8	1.5 ± 1.4	0.3 ± 0.8	5.5 ± 0.2	5.2 ± 0.2
Bat11	11	1.4 ± 1.4	2.0 ± 1.3	0.6 ± 0.7	0.0 ± 0.0	4.0 ± 0.1	4.0 ± 0.1
Bat12	11	0.6 ± 0.8	0.7 ± 0.8	3.1 ± 2.1	0.5 ± 0.5	4.9 ± 0.1	4.5 ± 0.2
Bat13	9	0.1 ± 0.3	1.4 ± 0.9	2.4 ± 1.3	0.1 ± 0.3	4.1 ± 0.1	4.0 ± 0.1
Bat14	12	0.3 ± 0.7	0.3 ± 0.7	1.3 ± 0.5	0.0 ± 0.0	1.9 ± 0.1	2.0 ± 0.1

The identity of the bat (Bat ID) is consistent with the work of Choden et al. (2019). Number of nights: number of nights over which GPS data were considered for each bat in the study. For each bat, the mean (± SD) total number of ARS performed during the night is given when considering agricultural lands or not (see the main text).

Supporting information 2.4

Table S2.4. Number of foraging-area (FA) re-visitation behaviors displayed by each individual, number of FAs that were used several times by a bat during the study period according to the habitat type, and distance (m) range between FAs used several times and the roost site.

Bat ID	Number of nights	Number of FA-revisitation behaviors	Number of FAs used several times				Distance range between FAs used several times and the roost site (m)
			Tree vegetation	Plantation	Residential area	Total	
Bat06	8	23	4 (6)	2 (9)	3 (8)	9	472 – 10 972
Bat07	1	1	0	0	1 (1)	1	7637
Bat08	6	9	0	1 (3)	4 (6)	5	109 – 42 235
Bat10	2	2	0	1 (2)	0	1	20 343
Bat11	9	15	2 (6)	1 (9)	0	3	4601 – 6373
Bat12	9	9	0	0	2 (9)	2	345 – 13 552
Bat13	5	14	0	2 (7)	2 (7)	4	34 – 24 721
Bat14	10	11	0	1 (1)	1 (10)	2	4817 – 7827

The identity of the bat (Bat ID) is consistent with the work of Choden et al. (2019). Number of nights: number of nights over which FA-revisitation behavior was assessed for each bat. Numbers in brackets represent the number of FA-revisitation behaviors performed by each bat according to the habitat type. Distance range between FAs used several times and the roost site corresponds to the minimal and maximal values. All distances between FAs and the roost site considered in the whole study ranged from 34 to 66 901 m.

3. Article 2: Foraging and mating behaviours of *Hypsignathus monstrosus* at the bat-human interface in central African forest

Elodie SCHLOESING[*,1,2,3], Alexandre CARON[1,4], Rémi CHAMBON[5], Nicolas COURBIN[6,7], Morgane LABADIE[1,2,3], Hélène M. DE NYS[1,8], Mathieu BOURGAREL[1,8], Roch NINA[3], Frida MOUITI MBADINGA[3], Wilfrid NGOUBILI[3], Danficy SANDIALA[3] and Julien CAPPELLE[1,2].

[1] Université de Montpellier, Montpellier, France

[2] CIRAD, UMR ASTRE, F-34398, Montpellier, France

[3] Université Marien Ngouabi, Brazzaville, République du Congo

[4] Faculdade de Veterinaria, Universidade Eduardo Mondlane, Maputo, Mozambique

[5] Université de Rennes – unité BOREA MNHN, CNRS 8067, SU, IRD 207, UCN, UA Rennes, France

[6] Laboratoire d'Écologie Alpine, UMR 5553, Université Grenoble Alpes, Université Savoie Mont-Blanc, CNRS, Le Bourget-du-Lac, France

[7] Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5175, CNRS, Université de Montpellier, Université Paul-Valéry Montpellier, EPHE, Montpellier, France

[8] UMR ASTRE, CIRAD, RP-PCP, Harare, Zimbabwe

3.1 Synthèse

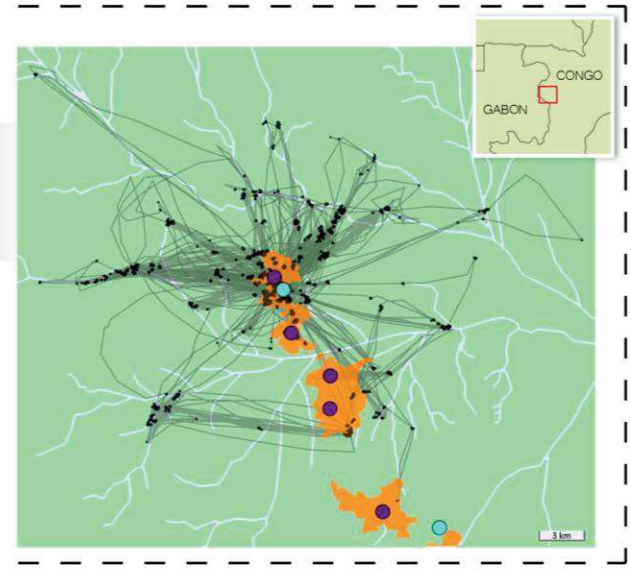
Patrons de sélection d'habitats d'alimentation et comportements individuels de recherche alimentaire et de reproduction chez la chauve-souris à tête de marteau (*Hypsignathus monstrosus*)

Sélection d'habitats par la population :

Facteurs d'influence retenus :

Alimentation

Au cours de la période d'étude



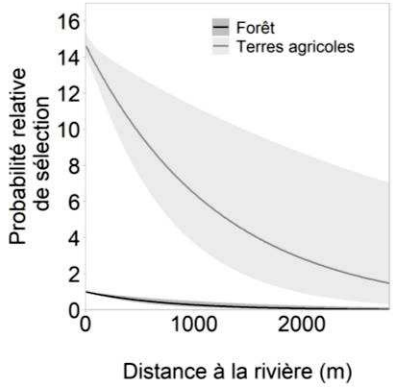
Type d'habitat

Distance à la rivière

Environnement

Probabilité relative de selection

Les terres agricoles sont davantages selectionnées par les chauves-souris pour se nourrir comparées à la forêt. Les terres agricoles sont d'autant plus selectionnées si elles sont proches d'une rivière.



Comportements individuels :

Facteurs d'influence retenus :

Reproduction

Au cours de la nuit

(1) Lek Probabilité de visite

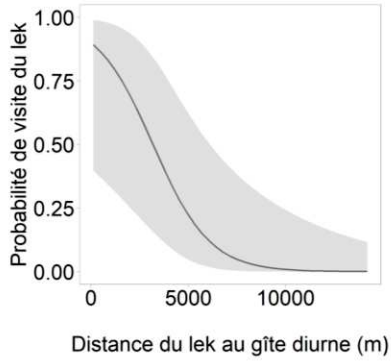
(2) Lek Durée

Distance au gîte diurne (départ) *(1, 2)*

Environnement

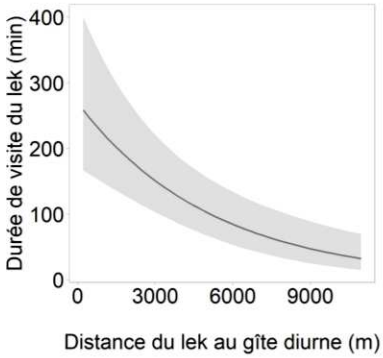
Lek Probabilité de visite

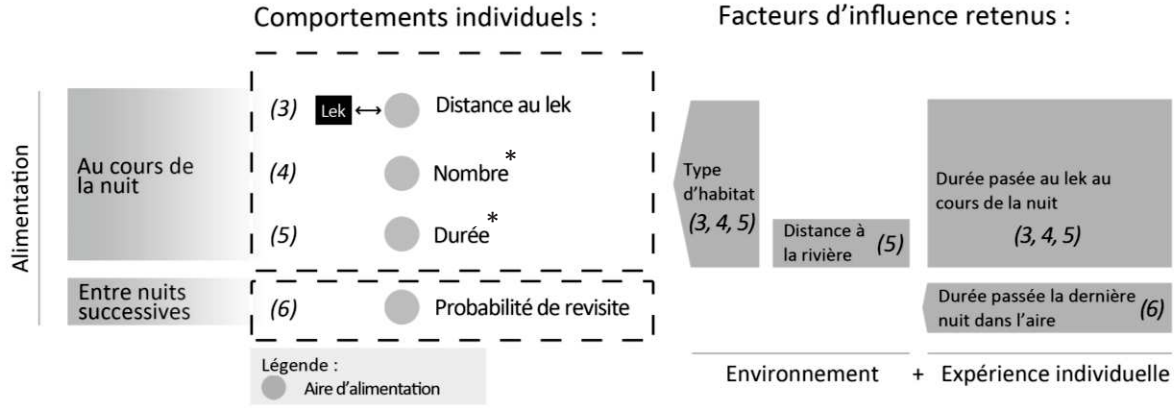
La propabilité de visiter le lek diminue plus le gîte diurne est loin du lek.



Lek Durée

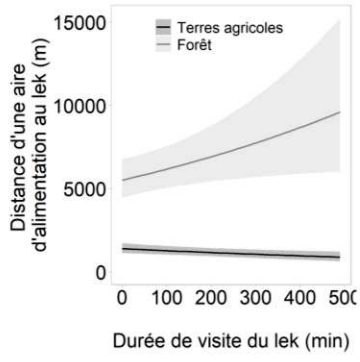
Si le lek est visité, la durée passée au lek diminue plus le gîte diurne est loin du lek.





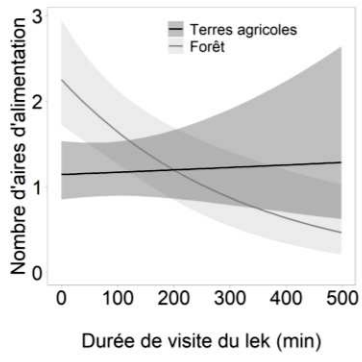
Lek ↔ Distance au lek

Les chauves-souris qui passent plus de temps au lek visitent les aires d'alimentation dans la forêt plus loin du lek et celles dans les terres agricoles un peu plus proches du lek.



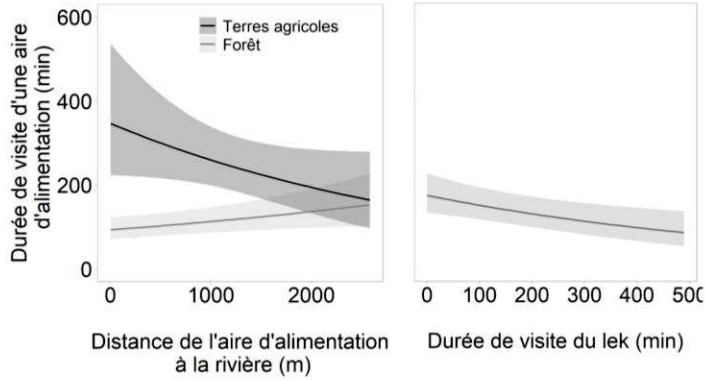
Nombre

Le nombre d'aires d'alimentation visitées dans la forêt diminue lorsque la durée passée au lek augmente, mais reste constant pour les terres agricoles.



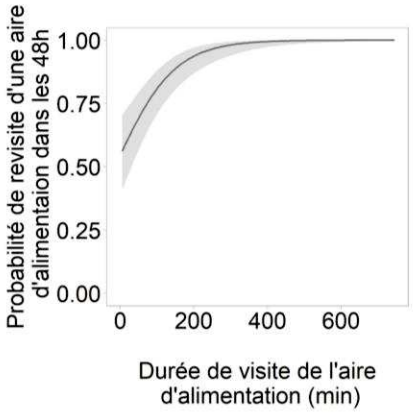
Durée

La durée passée dans une aire d'alimentation des terres agricoles est globalement plus importante. Cette durée diminue lorsqu'on s'éloigne de la rivière, tandis qu'elle augmente légèrement pour la forêt. La durée passée dans une aire d'alimentation diminue plus la durée passée au lek augmente.



Probabilité de revisite

La probabilité de revisiter une aire d'alimentation dans les 48h augmente là où les chauves-souris ont passé le plus de temps durant la nuit.



* Pour *P. lylei* la visite et la durée de visite d'une aire d'alimentation sont traitées comme des entités uniques (c. à d., comportement de recherche alimentaire), tandis que pour *H. monstrosus* si une même aire est visitée plusieurs fois durant la nuit, elle n'est comptabilisée qu'une seule fois (c. à d., aire d'alimentation) et la durée passée au sein de l'aire est cumulée. Ce choix de méthodologie est détaillé en **Annexe**. La **Table A1** founit les mesures de chaucun de ces comportements pour les individus des deux espèces.

3.2 Abstract

Introduction: Studying wildlife space-use in human-modified environments contributes to characterize wildlife-human interactions to assess potential risks of zoonotic-pathogens transmission, and to pinpoint conservation issues.

Methods: In a central African rainforest with human dwelling and activities, a telemetry study was conducted on a fruit bat population of *Hypsignathus monstrosus,* a lek-mating species hypothesized as a potential maintenance host for Ebola virus. During a lekking season, foraging-habitat selection and individual nighttime space-use during both mating and foraging activities were investigated.

Results: Individuals strongly selected agricultural lands and more generally areas near watercourses to forage. Nightly visit durations in foraging areas of that environment were higher than in forest. Furthermore, the presence of bats in the lek (probability and duration) during the night decreased with the distance to their roost site, while remaining relatively high within a limit of 10 km radius. Individuals adjusted foraging behaviours according to mating activity by reducing overall time spent in foraging areas and the number of forest areas used when they spent higher time in the lek. Finally, the probability of a bat revisiting a foraging area in the following 48 hours increased with the time spent in that area.

Conclusions: Human-induced changes in habitat strongly influence space-use patterns of bats related to mating and foraging behaviours, leading to a preference for agricultural lands and watercourses, at least during the studied period. Pathogen-transmission risks might thus be enhanced in theses environments, which could create favourable conditions to trigger a potential Ebola outbreak.

3.3 Introduction

Foraging and reproductive activities are ones of the most essential for organisms (Alcock, 2013; Schoener, 1971), and animals often adjust their movements to optimize fitness benefits gained from each behaviour (Reaney, 2007). Overall, these activities may lead to intra- and inter-specific pathogen transmission (e.g., through contaminated leftover food or close contacts between individuals; Boulinier et al., 2016; Uchii et al., 2011). Studying habitat selection processes that govern host species choices during their foraging and breeding activities is therefore particularly relevant to identify ecological drivers partly leading to disease transmission (e.g., environments where risks of human exposure to infectious agents are the highest; Dougherty et al., 2018). Complementarily, studying dynamics of daily activities (i.e. the duration and frequency of visits within the foraging and breeding areas), as well as how animals trade off foraging and reproductive behaviours, is required to fully understand habitat selection patterns (Martin et al., 2009). Identifying the drivers influencing foraging and reproductive behaviours would then help to design management strategies benefiting both public health and conservation of these species.

Certain animal orders have received considerable attention given their taxonomic diversity and higher propensity to be sources of zoonotic infections (Mollentze and Streicker, 2020). Those comprising host species benefiting from anthropogenic habitats are of major concern, since they are more likely to be in contact with humans (Nading, 2013). Among them, fruit bats are important hosts of emerging viruses (Calisher et al., 2006), some of which have caused the most severe and recent outbreaks in human populations (Gatherer, 2018; Zhou et al., 2020). Fruit bats species display highly diversified foraging patterns (e.g., visiting one or several foraging areas with varying duration and re-visitation rates; Nachev & Winter, 2019; Schloesing et al., 2020) and breeding behaviours (nevertheless, mainly polygamous using a central place such as harems and leks; Crichton and Krutzsch, 2000). Despite several works addressed the issue of movement patterns of fruit bats in anthropogenic landscapes (Williams-Guillén et al., 2016), habitat selection, as well as the frequency and duration of local movements during breeding and foraging activities are poorly documented.

The present study focused on foraging-habitat selection and individual foraging and breeding activity patterns in the hammer-headed bat (*Hypsignathus monstrosus*). Although

listed as “least concern” on the IUCN red list, the species is hunted for bushmeat (Mildenstein et al., 2016) and a continuing decline of mature individuals is reported by the IUCN (Tanshi, 2016). This species is one of the eight fruit bats species suspected of being associated to the circulation and potential maintenance of Ebola virus (De Nys et al., 2018). *H. monstrosus* belongs to bush-meat species involved in direct transmission pathways of Ebola virus to humans (Leroy et al., 2009), but indirect ones remain poorly understood despite their relevance (Baudel et al., 2019). Although individuals of *H. monstrosus* were caught in a wide range of habitats, from primary forest to urban areas, during several inventory surveys (Niamien et al., 2010; Waghiiwimbom et al., 2020), habitat-type preference at population scale and foraging pattern of individuals are unknown. Furthermore, the species is known to display a lek mating behaviour during biannual breeding periods (Bradbury, 1977), a local aggregation (in a fixed site without food resources) of numerous small male territories used to attract mates during the night. Such an aggregation is likely to increase contact rates among conspecifics and disease spread within the population (Benavides et al., 2012; Bradbury, 1977), as well as direct and indirect contacts with humans when leks are established close to human settlements.

During one breeding period, we collected GPS data from 28 individuals using a lek site located in the vicinity of a village in the Republic of Congo, in an area where Ebola outbreak epicentres were identified from 2003 to 2005 (Rugarabamu et al., 2020). The objectives were threefold *(i)* to characterize the overall foraging-habitat selection of the population using resource selection function, then to investigate the individual patterns related to the nighttime use of *(ii)* the lek (i.e. visit probability and duration) and *(iii)* foraging areas (i.e. areas location in relation to the lek, number of foraging areas, visit duration, and revisitation probability over consecutive nights). Finally, we combined these results to highlight trade-off strategies between these activities and how they could influence the interaction of this species with humans, including pathogen-transmission risks.

3.4 Methods

Study region and population

The study was conducted in a western region of the Republic of Congo (Kellé district, 'Western Cuvette' department) from January to February 2020, during one of two biannual breeding periods (December-February and June-August). The studied population uses a specific lek site (14.181° E, 0.204° N) located at 800 m from the 'Ndjoukou' village, in a primary forest along a stream (Likouala river; **Figure 3.1**). The lek gathers male display territories (typically at least separated by 10 m; Bradbury, 1977) over a total surface of 25 hectares estimated by mapping calling bats during field surveys at night. The landscape within a 25 km radius from the lek site (i.e. according to the furthest distance reached by a bat during the study period) is almost entirely covered by a rainforest managed since 2008 by Congo Deija Wood Industries that

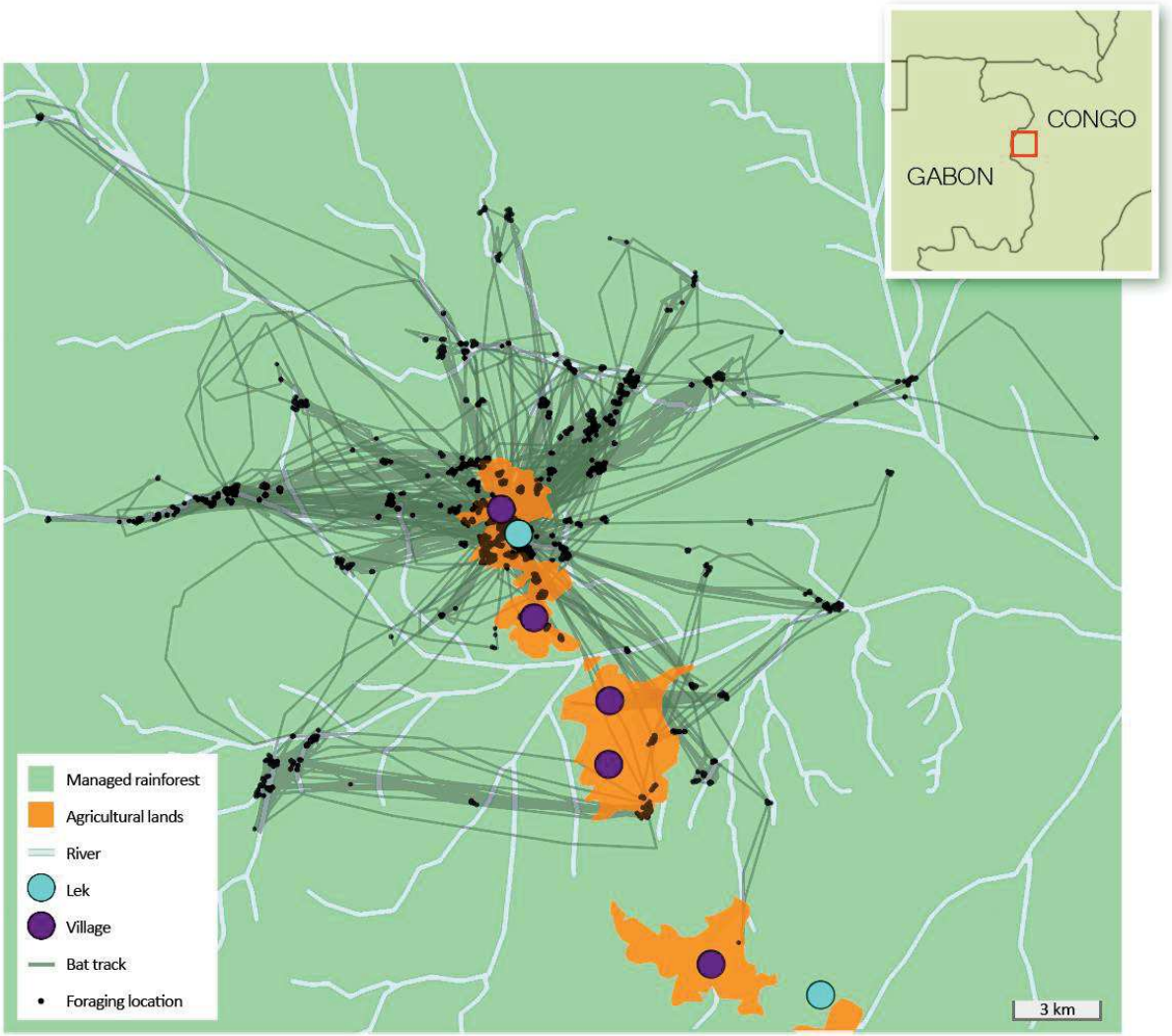


Figure 3.1. Study site composition, global positioning system (GPS) tracks and foraging locations of the 28 individuals of *Hypsignathus monstrosus* studied. The northern lek site is the place used by the population.

includes primary and secondary forest patches (dominant species: mainly *Santiria trimera*, *Scyphocephalium ochocoa*and *Plagiostyles africana*). Otherwise, the landscape is composed of extensive agricultural lands in which six small villages (including 'Ndjoukou' village) are nested. Overall, agricultural lands correspond to patchwork of fields (17%; manly manioc *Manihot esculenta*) and secondary vegetation successions (83%; mainly forest of pioneer trees that regrow following the cessation of land use). In addition, many cultivated trees identified by field survey are dispersed near villages and fields: bananas and plantains (*Musa spp.*), papayas (*Carica papaya*), ananas (*Ananas comosus*), avocado (*Persea Americana*), safou trees (*Dacryodes edulis*), oil palm (*Elaeis guineensis*), citruses (*Citrus spp*.) and cacao trees (*Theobroma cacao*). Plant species providing food resources potentially used by bats during the study period differed substantially between the two habitats (mainly *Musanga cecropioides*, *Trema orientalis* and *Bertiera aethiopica* in agricultural lands, and *Microdesmis cf. kasaiensis* in the managed rainforest). *Musanga cecropioides* and *Trema orientalis* are known to be consumed by fruit bats (Marshall, 1985; Whittaker and Jones, 1994), whereas the other dominant fruiting tree species are not mentioned in the literature.

To perform spatial analyses presented in the article, we mapped the study region by distinguishing the limits of the managed rainforest and agricultural lands. For this purpose, we used a satellite imagery (sentinel-2; spatial resolution of 10 m-pixel size acquired on February 15th and August 08th 2020), and a map of Normalized Difference Vegetation Index (NDVI; spatial resolution of 30 m-pixel size derived from a Landsat-8 image acquired on January 28th 2020) to identify the vegetation dynamics characterizing agricultural lands (Bellón et al., 2017). The river system was also mapped by combining satellite imagery (sentinel-2) and elevation mapping (spatial resolution of 30 m-pixel size from ASTER Global Digital Elevation Model V003).

Some fruiting trees consumed by bats are especially abundant along rivers in central Africa (e.g., *Ficus spp*.; Gautier-Hion and Michaloud, 1989). To improve our knowledge about the distribution of such specific resources along rivers in the study region, we monitored the distribution of fruiting *Ficus mucuso* along a 40 km-long path – a road crossing the region (both the managed rainforest and agricultural lands) with a variable distance to rivers (see **Supporting information 3.1**).

GPS-data collection

Individuals were caught during the nights from 9th to 14th January 2020, using canopy mist nets directly deployed within the lek site or on a path leading to that site. Due to their larger weight, only adult males were equipped with loggers. A homemade collar 'cape' supporting the logger (model: bird solar 15 g, e-obs Digital Telemetry) was fixed around their neck. As telemetry device should aim for 5% (or less) of the bat weight (O'Mara et al., 2014), only adult males were equipped due to their larger weight in comparison to females and juveniles. These individuals were anesthetized by an injection of Medetomidine into the pectoral muscle (Epstein et al., 2011). Each logger (model: bird solar 15 g, e-obs Digital Telemetry) was previously fixed on a homemade collar 'cape' (for the design, see Olson et al., 2019). The collar was sutured around the bat neck using catgut suture (USP size 3–0) and surgical knots that were presumed to last for at least one month. The total weight of a collar (16.3 g) represented on average 4.1% ± 0.5 SD (range: 3.6–5.7%) of individual body mass (mean ± SD: 401.0 g ± 42.9, range: 287–455). Bats were woken up with an intramuscularly injection of Atipamezol and were kept in separate cages during recovery from anesthesia (Epstein et al., 2011). Bats were handled in accordance with guidelines approved by the American Society of Mammologists (Sikes and Gannon, 2011; Sikes and the Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists, 2016). Sugar water was offered to individuals and they were finally released during the few hours following the capture.

The loggers were turned on at the night following the capture event to avoid potential behavioural biases related to the manipulation. Loggers collected GPS locations and accelerometer data (i.e. measure of acceleration along a three dimensional axis from which animal movement can also be estimated; Grundy et al., 2009) that were downloaded with a maximum transfer distance of 10 km from four permanent base stations connected to antennas. A total of 31 bats were equipped with loggers but three were discarded for this study because of the early loss of the collar and one because of insufficient data. Loggers collected GPS locations and accelerometer data (16.7 Hz burst during 15-seconds every two minutes; Grundy et al., 2009) related to 28 individuals from 10th to 30th January. A first group ('group 1') of 16 individuals was monitored from 17:45 to 06:00 (UTC+01:00) during a mean of 9.8 nights ± 2.0 SD (range: 5–12) with one location recorded every five minutes. To also identify areas visited by bats across an extended period, a second group ('group 2') of 12 individuals was monitored from 18:05 to 06:00 during a mean of 14.2 nights ± 7.0 (range: 3–

21), with one location recorded every five minutes during high activity bouts (i.e. flying; accelerometer variance threshold > 10 000; Brown et al., 2012), and one location every 30 minutes otherwise (mainly resting and foraging).

The study was approved by the local authority responsible for wildlife research: the Ministry of Agriculture, Livestock and Fisheries. Animal ethics committees did not exist at the time of our study in Republic of Congo. Nevertheless, the French VetAgro Sup ethic committee approved the study (number 1805-V2, July the 3th 2018).

Behavioural state identification

We considered three typical movement types for bats related to their foraging and mating activities: stationary bout (fruit consumption, display calls, and resting), short flight (between close food patches within a foraging area or between display territories), and commuting flight (long distance and directional movements between different foraging areas or between a foraging area and the lek site).

These movement types were considered as three behavioural states. We used a hidden Markov model (HMM) based on smoothed speed and absolute angle values calculated between two successive locations (McClintock & Michelot, 2018; Patin et al., 2020) to attribute a unique state to each location for each bat from group 1 (regular and high acquisition rate being required). We assumed a gamma distribution for speed and a von Mises distribution for angle. We fitted HMM with the 'momentuHMM' R package (McClintock and Michelot, 2018).

Concerning group 1, the mean values of smoothed speed resulting from the modelling procedure were *(i)* 2.4 m·min^{-1} ± 1.2 SD (range: 0.1–6.7) for stationary bouts, *(ii)* 9.1 ± 5.1 (range: 0.6–33.5) for short flights, and *(iii)* 134.3 ± 141.4 (range: 0.4–796.2) for commuting flights. These values were consistent with our limited knowledge on the species. Behavioural state identification was then generalized to locations from the group 2. For this purpose, smoothed speed was computed for all these locations and the maximal value of smoothed speed obtained for short flights in group 1 (33.5 m·min^{-1}) was used as a threshold above which locations from the group 2 were associated to commuting flights and discarded. This method maximized the sample size of the short flights and stationary bouts. When applied on group

1, the locations retained (short flights and stationary bouts) increased by only 3.5% compared to the segmentation method, indicating a good correlation between both methods.

For both groups, short flight and stationary bout locations within the lek site area were considered as related to the mating activity, and related to the foraging activity otherwise. Finally, stationary locations recorded at the very beginning or ending of the night were associated to the bat daily resting (an individual typically roosts alone or within a small group for few days, then it moves to another place located few meters or kilometers away; Bradbury, 1977) and were consequently excluded from the datasets analysed.

All individuals were included in the analyses related to the foraging-habitat selection and the probability of a bat visiting the lek site, whereas the rest of analyses (requiring higher temporal resolution) were limited to group 1.

Foraging area characterization

Following Schloesing et al. (2020), we characterized the foraging areas (FAs; zones including one or several food patches where individuals actively search food, consume fruits or rest) used by the monitored bats, based on the concept of "area-restricted search" (ARS; Kareiva and Odell, 1987). An ARS behaviour includes a varying sequence of short flight and stationary bout locations (or a unique location when no sequence occurred) that were recorded outside the lek site, and two ARS behaviours were separated at least by one commuting flight. Each ARS behaviour was performed in one FA that was delimited by creating the minimum convex polygon from all constitutive locations. Given that individuals commonly revisited FAs, overlapping ones were considered as a unique FA for each bat. The corresponding habitat type (i.e. managed rainforest or agricultural lands) was attributed to each FA. We calculated the Geodesic distance (meters) between each FA and the lek site by averaging the distance of all constitutive locations to the centroid of the lek. Similarly, the closest distance to the river was calculated for each FA. The duration spent within each FA during a given night was calculated by cumulating the time elapsed between consecutive constitutive locations (if several visits occurred during a night for a given bat, the duration was cumulated). Then, we determined FAs that were revisited in following nights.

Furthermore, the **Supporting information 3.2** presents data related to the prospection of randomly-selected foraging patches to describe the potential of food-resource availability for the bats studied.

Foraging habitat selection modelling

A resource selection function (RSF) was used to estimate foraging-habitat selection (Johnson et al., 2013; Muff et al., 2020). RSF was based on a comparison between the landscape characteristics observed at the foraging GPS locations and those observed at random locations within the study area. The random locations were generated within the space available for the population (10 random locations for each GPS location) defined as the 95% utilization distribution (UD) of all GPS locations using a biased random bridge approach (Benhamou, 2011). This method consists of a kernel density estimation taking into account individual movements, and provides parameters to consider GPS locations recorded at irregular time interval (Benhamou, 2011; Dürr and Ward, 2014). Then, because the lek acts as a spatial anchor resulting in a central-place forager behaviour for bats during the breeding season, we generated random locations considering a bivariate exponential distribution centred on the lek and of radius equals to the farthest boundary of the UD (r = 21.8 km; Monsarrat et al., 2013).

The RSF was fitted using a generalized linear mixed model approach (several GLMMs; Binomial error distribution, logit link function; R software) to assess relative probability of use. The effect of the habitat type was explored, in relation to differences in fruit availability (i.e. diversity and abundance) and other factors (e.g., differences in human disturbance and predation risk). The effect of the closest distance to the river was also tested since some bat species are known to use rivers as landmarks for navigation (Cortes and Gillam, 2020), and since some fruiting trees consumed by bats are especially abundant along rivers in central Africa (e.g., *Ficus spp.*; Gautier-Hion & Michaloud, 1989). A null model (intercept-only) and four models including either the simple, additive or interaction effect of these variables were computed. The interaction term was considered as relevant since both large and small rivers cross the managed rainforest *versus* only small and relatively few rivers for agricultural lands. Following Muff et al. (2020), individual-specific random intercepts were fixed with a large

variance, and random slopes according to individuals were used for the closest distance to the river (not for the habitat due to convergence issue).

A model was considered more competitive when its Akaike's information crierion (AICc; corrected for small sample sizes) was at least two units lower (ΔAICc) than others (in case of ambiguity, AICc weight was used – ωAICc). As a last step, the performance of the selected model was evaluated using k-fold cross validation (Boyce et al., 2002).

Activity pattern modelling

Mating activity

Given the potential importance of the lek regarding disease spread, we estimated the probability of a bat visiting the lek and the time spent therein (when visited) during the night. We explored the effect of distance between the lek and roost site used by individuals (location relatively stable for few days for each bat; Bradbury, 1977), to assess the adjustment of mating behaviours in relation to energy costs associated to distant flights, and to identify a perimeter from the lek where individuals are particularly connected regarding pathogen transmission due to their use of the lek. One GLMM was computed for each of the two responses (visitation probability: Binomial error distribution, logit link function; duration: Gamma error distribution, log link function), and the significance of the fixed effect was tested (significance level: $\alpha = 0.05$).

Foraging activity

Breeders are expected to adjust their nightly activity in response to the energy costs related to foraging (mainly travels) and mating behaviours (Shaffer et al., 2003). Activity patterns may specifically vary according to the habitat (type and distance to the river) of the sites used to forage (notably due to global food-resource variation). Thus, we investigated whether the distance from a selected FA to the lek was influenced by the habitat type of the FA and the duration spent in the lek by a bat during the night, by comparing several GLMMs (a null model and models including all effect combinations; Gamma error distribution, log or identity link function). Then, we tested whether the total number of FAs visited by a bat during the night in each habitat type was different, and whether the duration spent in the lek during the night

differentially influenced this number for each habitat, by comparing several GLMMs (a null model, and models including only the simple effect of the habitat or also the interaction term between habitat and lek-visitation duration; Poisson error distribution, log link function). In addition, we tested whether the total duration spent in a FA by a bat during the night was influenced by the habitat type of the FA, its distance to the river, and the duration spent in the lek during the night, by comparing several GLMMs (a null model and models including all effect combinations to a limit of one interaction per model without interaction term between lek-visitation duration and FA-river distance; Gamma error distribution, log link function). Since Ebola virus persists less than 72 hours in a tropical environment (Nikiforuk et al., 2017), we investigated the probability of a bat revisiting a FA at least once in the following 48 hours (two nights), in a context of potential local accumulation of pathogens and transmission risks. More specifically, we tested the effect of the habitat type of the FA , its distance to the river, and the duration spent in the FA during the night (a proxy of food-resource quality of that specific site) by comparing several GLMMs (a null model and models without interaction term between FA-visitation duration and FA-river distance; Binomial error distribution, logit link function). A further analysis investigating predictors of the variation of the distance between FAs and the river, is presented in **Supporting information 3.3**.

Details about locations recorded and nightly activities for each individual are presented in **Supporting information 3.4**. All quantitative predictors were centered and scaled. Individual-specific intercepts were considered in all models, and random slopes according to individuals when allowed. The model-selection procedure was the same as for the RSF. Then, estimated marginal means (EMMs) were used. In addition, marginal (Rm^2) and conditional (Rc^2) pseudo R-squared were computed for models retained. The analyses were performed using R software. Details related to model construction (including random effects) and selection (including results and parameter estimates) are shown in and **Supporting information 3.5**.

3.5 Results

Foraging habitat selection

The foraging habitat selection was influenced by both the habitat type and the distance to the river (interaction effect; ΔAICc of the following model = 398.72; **Figure 3.2**). Overall, bats were more likely to forage in agricultural lands than in the managed rainforest. However, the relative selection probability for agricultural lands over rainforest was stronger when bats foraged close to the river, the difference in selection decreasing with the distance to the river. The RSF model was robust to cross validation (rs > 0.56; **Supporting information 3.5**).

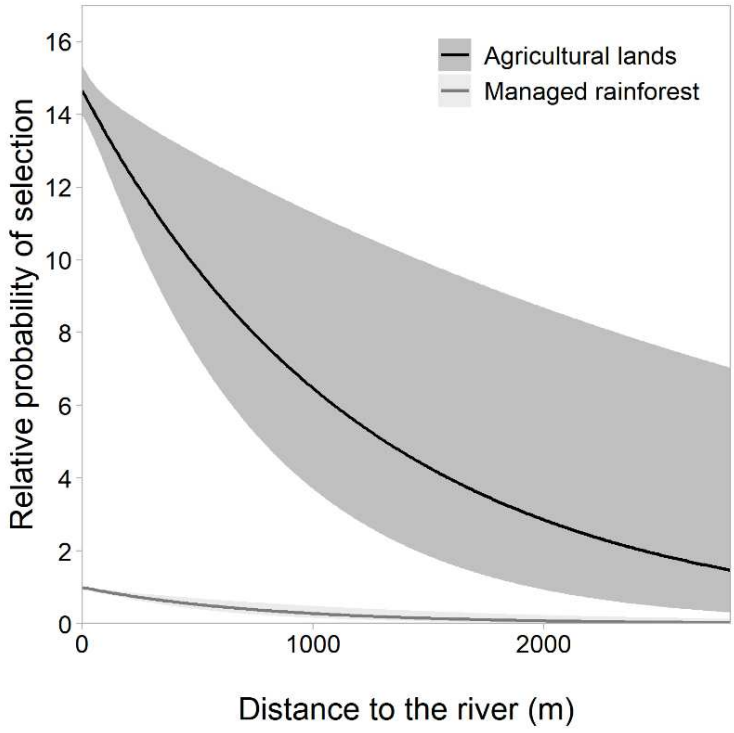


Figure 3.2. Estimation (with 95% CI; n = 28 individuals) of the relative probability of foraging habitat selection for the population studied, in relation to the habitat type and the distance to the river (in m). The maximal distance to the river that could be reached by bats in agricultural lands was 2810 m, and 5360 m in the managed rainforest (values above 2810 m were not represented in the figure for convenience).

Mating activity

The distance between its roost and the lek negatively influenced the probability of a bat visiting the lek ($\chi2 = 7.0$, df = 1, $P < 0.01$; $Rm^2 = 0.21$, $Rc^2 = 0.86$; **Figure 3.3**) and the duration spent in the lek during the night ($\chi2 = 22.2$, df = 1, $P < 0.001$; $Rm^2 = 0.39$, $Rc^2 = 0.55$; **Figure 3.4**).

Foraging activity

The distance between the lek and FAs used by a bat during the night was influenced by the interaction between the habitat type of the FA and the time spent in the lek during that night (ΔAICc of the following model = 13.54; Rm^2 = 0.63, Rc^2 = 0.69; **Figure 3.5**). For FAs visited in the managed rainforest, this distance increased with the duration of the lek visit, whereas it slightly decreased for FAs visited in agricultural lands. Overall, the latter distance remained lower than for FAs visited in the managed rainforest.

Furthermore, the number of FAs used by a bat in the managed rainforest during the night was influenced by the same predictors (interaction effect; ΔAICc of the following model = 24.61; Rm^2 = 0.14, Rc^2 = 0.37; **Figure 3.6**). The number of FAs visited in the managed rainforest decreased with the time spent in the lek, whereas it remains relatively constant for FAs located in agricultural lands. The number of the forest FAs was higher in comparisons to FAs visited in agricultural lands for relatively short lek-visitation durations

The FA-visitation duration by a bat during the night was influenced by the lek-visitation duration during that night and by the interaction between the habitat type and the distance to the river of the FA (ΔAICc of the following model = 4.99; Rm^2 = 0.43, Rc^2 = 0.48; **Figure 3.7**). The FA-visitation duration decreased with the lek-visitation duration. This duration also decreased with the distance to the river for FAs visited in agricultural lands, whereas it slightly increased for FAs located in the managed rainforest. Overall, the FA-visitation duration in agricultural lands was higher.

Finally, the probability of a bat revisiting a given FA for two consecutive nights increased with the duration previously spent in that FA (ΔAICc of the following model = 1.94, ωAICc = 0.48; following ωAICc = 0.18; Rm^2 = 0.43, Rc^2 = 0.48; **Figure 3.8**).

3.6 Discussion

Human-induced foraging pattern of bats

Combination of results related to foraging-habitat selection and foraging-behaviour patterns

of individuals allowed us to better understand foraging tendencies of the population. Individuals were more likely to forage in agricultural lands than in rainforest during the study period (**Figure 3.2**). Since the method employed took into account that bats were likely to select areas close to the lek, this pattern was not linked to the proximity of agricultural areas to the lek (**Figure 3.1**), but rather to foraging-resources type. This result advocates for the presence of particularly abundant and attractive food resources in agricultural lands, such as *Musanga cecropioides*, plus additional suitable fruiting species (e.g., *Cissus dinklagei*, *Ficus spp.*, *Macaranga spp.*; **Supporting information 3.2**). Furthermore, the duration spent in a foraging area during a night was higher in agricultural lands (**Figure 3.7a**). Overall, since bats did not visit on a higher number of agricultural areas than forest per night (it depends on their lek-visitation duration; **Figure 3.6**), the preference for agricultural lands is associated to a longer time spent in these agricultural areas. According to the optimal foraging theory (Pyke, 1984), bats may benefit from remaining longer in agricultural areas due to their overall quality (i.e. abundance, diversity, distribution and renewable rate of food resources) likely allowing

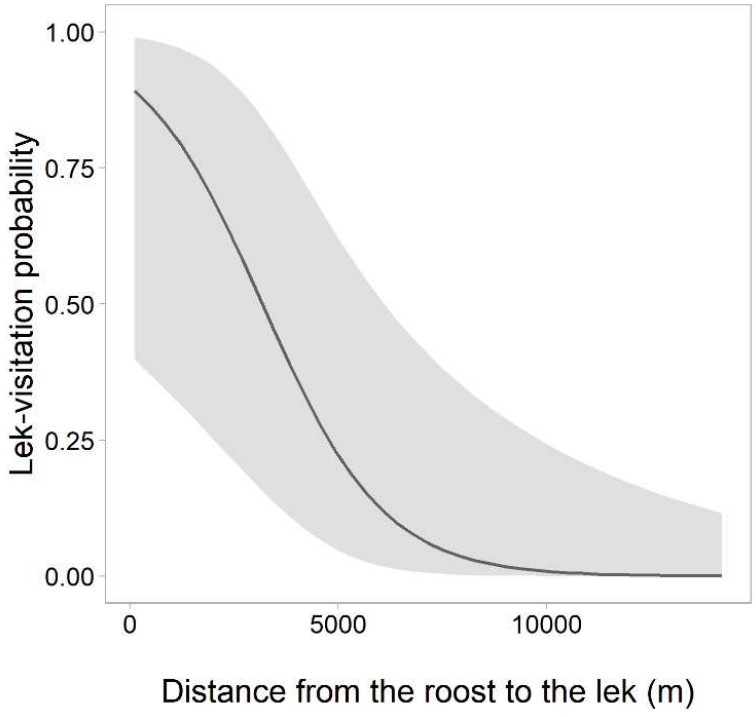


Figure 3.3. Estimation (with 95% CI; n = 28 individuals) of the probability of a bat visiting the lek site during the night, in relation to the distance between the roost of the bat and the lek site (in m).

individuals to cover their main energy needs.

In addition, bats preferred to forage in the vicinity of rivers (**Figure 3.2**), an expected pattern in fruit bats species under natural condition (e.g., preserved forest; Mildenstein et al., 2005) due to specific hydrophilic tree species that provide food for bats. A field prospection confirmed that a key fruiting tree species (*Ficus mucuso)* was present in both habitats of the study area, and was significantly distributed closer to watercourses than random (**Supporting information 3.1**). In the rainforest, areas located beyond 2 km from watercourses had a very low probability to be selected (**Figure 3.2**; maximum distance to the river being 5.36 km),

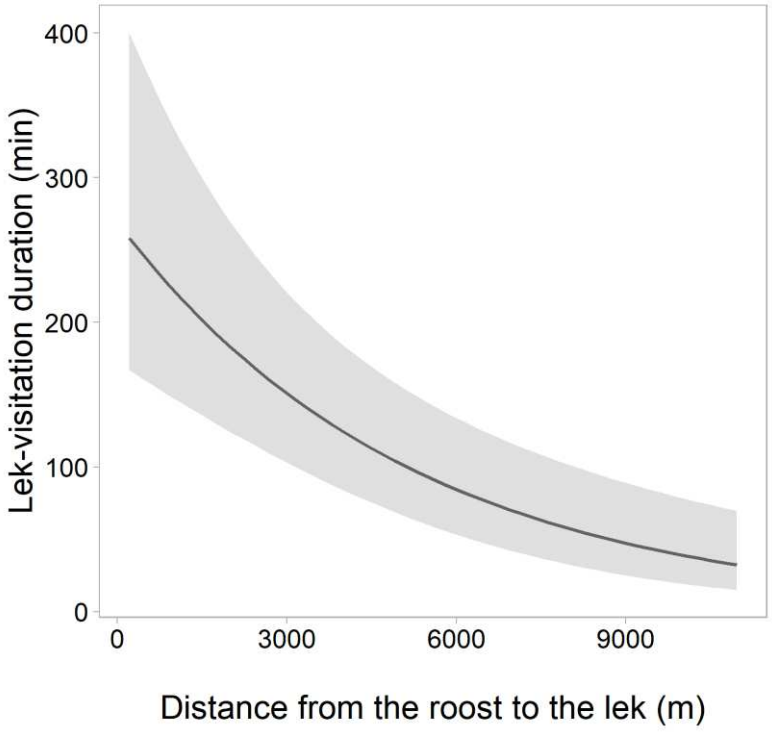


Figure 3.4. Estimation (with 95% CI; n = 11 individuals) of the total duration spent in the lek during the night by a bat (in min), when visited, in relation to the distance between the roost of the bat and the lek site (in m).

supporting the hypothesis of attractive food resources aggregated along rivers, despite a slightly visit-duration increase for foraging areas distant to the river in comparisons to the closest ones (**Figure 3.7a**). In agricultural lands, the probability of selection (**Figure 3.2**) and the night-time spent in a foraging area (**Figure 3.7a**) strongly decreased with the distance to the river. Further investigation are needed to understand whether specific hydrophilic tree species providing food for bats explain these patterns. Overall, specific locations visited longer

by a given infected bat (i.e. mainly agricultural lands close to the river) would display higher contamination probabilities by pathogens infecting that bat due to pathogen accumulation. This could increase pathogen transmission (i.e. for pathogens transmitted via saliva, urine or faeces) since infection risks are mainly dependent on current infectious doses of pathogens (Gerhardts et al., 2012).

Most viruses, including Ebola, probably do not survive over a few days in tropical forests (Nikiforuk et al., 2017). Given that the probability of a bat revisiting a foraging area in the following 48 hours increased with the previous time spent in that area (**Figure 3.8**), higher accumulation and persistence times of pathogen are also expected. The lack of effect regarding the other predictors on that probability (habitat type and the distance to the river) is unexpected and deserves further investigations. For instance, overall food quality differences between habitats may be offset by other habitat quality features (e.g., human disturbance or global predation risk; Gül & Griffen, 2020).

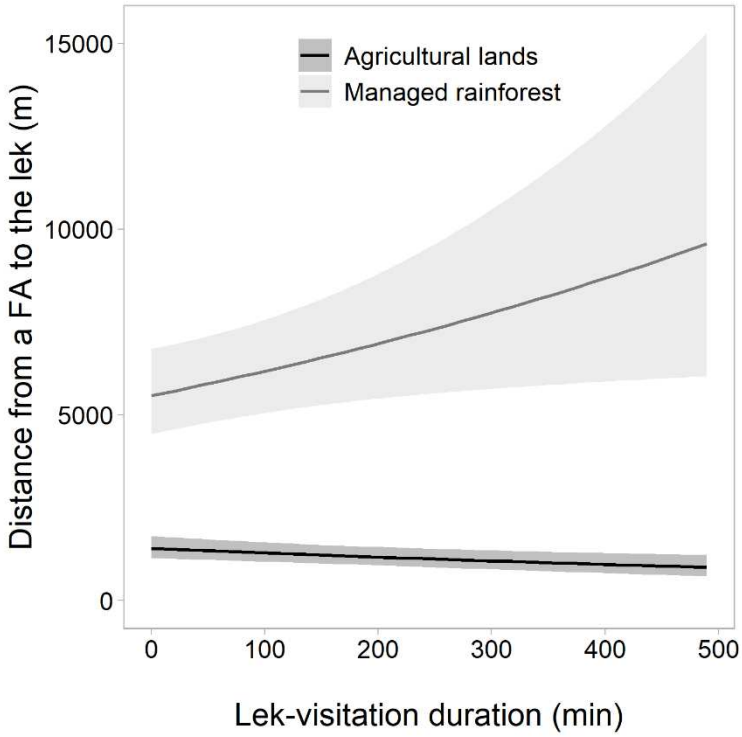


Figure 3.5. Estimation (with 95% CI; n = 16 individuals) of the distance between a foraging area (FA) used by a bat a given night and the lek site (in m), according to the interaction between the habitat type of the FA and the total duration spent in the lek by the bat during that night.

Lek-mating behaviour promote connectivity between bats

The probability of a bat visiting the lek site, and the total visit duration in that place during the night both decrease with increasing distance between the roost and the lek (**Figure 3.3** and **Figure 3.4**). Such a pattern likely results from a strategy limiting energy and time costs devoted to flights for the benefit of the mating activities, the presence and time spent at the lek being typically known to increase individual breeding success (Vervoort and Kempenaers, 2019). Since no visit to another lek was identified during the study period, we suggest that a strong connectivity exists between males from a subpopulation centred within about 10 km radius from the lek site (very low visitation probability beyond this distance; **Figure 3.3**). Such use of a central place may promote local transmission and spread of infectious agents, as suggested in colonial breeding seabirds (McCoy et al., 2016) or insectivorous bat species (Webber et al., 2016). However, lek-switch behaviours were possibly not recorded when individuals moved and remained out of the area covered by the receptions antennas (7 among the 28 individuals studied), and we cannot exclude that some males play a role in inter-connections between subpopulations (probably also females and juveniles; see Bradbury, 1977). Males may

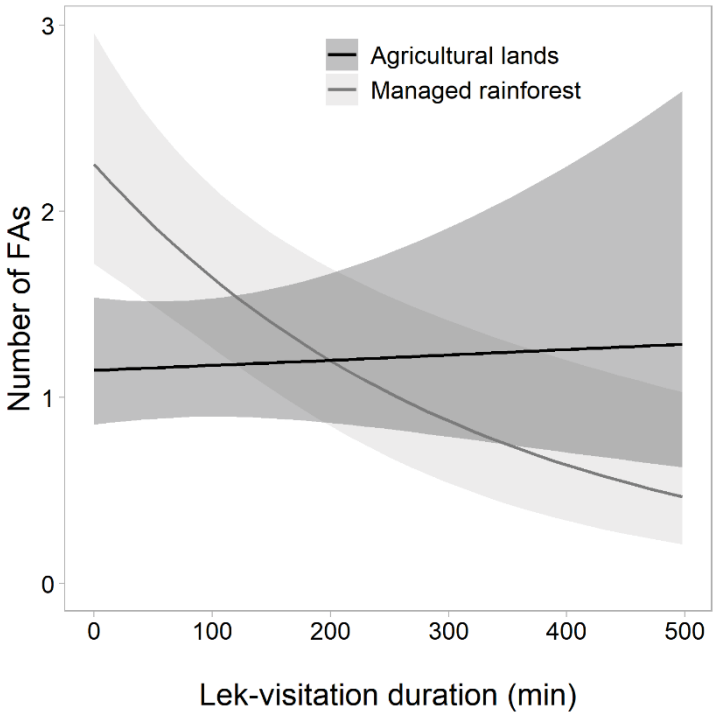


Figure 3.6. Estimation (with 95% CI; n = 16 individuals) of the number of foraging areas (FAs) visited during the night by a bat, according to the interaction between the habitat type of the FA and the total duration spent in the lek by the bat during that night.

additionally change their roosting-site location during the breeding period (based on exploration of GPS data), likely adjusting that site selection according to their very recent or future mating investment in the lek.

In many animals, foraging and breeding movements are interrelated to optimize survival and reproductive success (Geary et al., 2020; Staniland et al., 2007). An expected consequence in lek-mating species is a reduction of overall time spent foraging for the benefit of mating activities (Cowles and Gibson, 2014). Our bats followed this pattern since foraging time decrease at the foraging-area scale for active mating males (**Figure 3.7b**). We found that most of these bats visited less area in forest, while the number visited in agricultural lands is

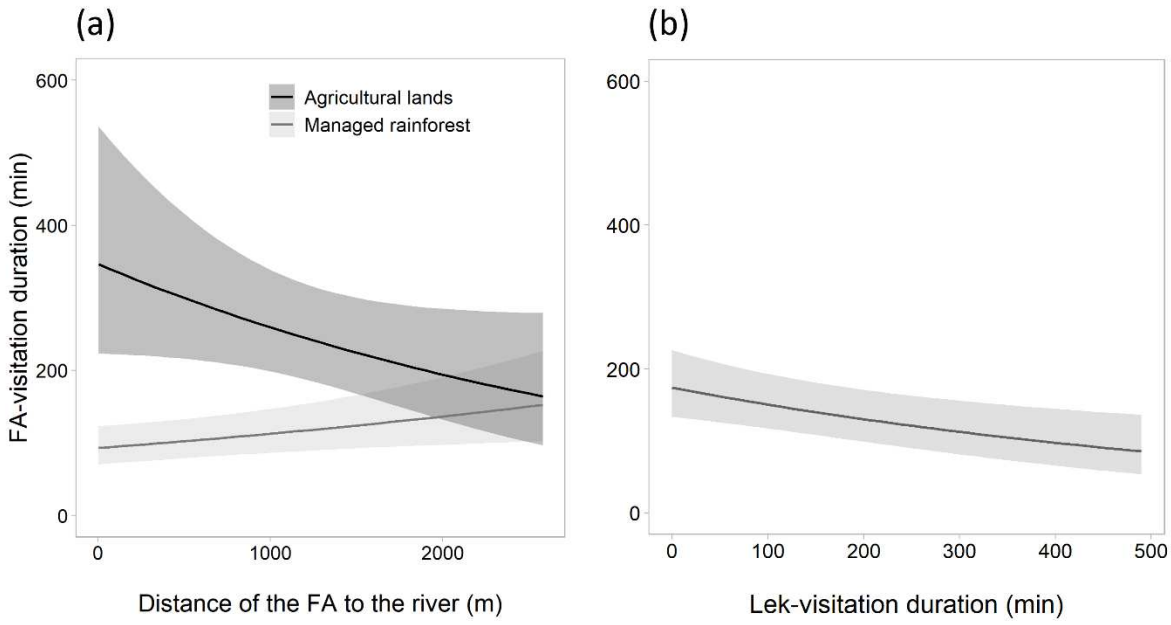


Figure 3.7. Estimation (with 95% CI; n = 16 individuals) of the total duration spent in a foraging area (FA) during the night by a bat (in min), according to (a) the interaction between the habitat type of the FA and the distance of the FA to the river (in m), and (b) the total duration spent in the lek during the night by the bat.

constant (**Figure 3.6**). This strategy may follow an exploitation-exploration trade-off based on internal metabolic state (Corrales-Carvajal et al., 2016) which led individuals to reduce travel time between areas and optimize food intake by selecting the most profitable ones (i.e. agricultural lands). Another strategy to reduce energetic costs related to travel is to forage closer to the central place (Pyke, 1984), as shown by our bats for agricultural areas (**Figure 3.5**). Since an opposite result was found for forest areas (**Figure 3.5**), and consistently with other central place foragers (Bruun and Smith, 2003; Staniland et al., 2007), we hypothesize

that bats may travel a longer distance to reach specific profitable areas. Additional analysis supports this hypothesis: bats that spent longer time in the lek visited areas closer to the river, which could be located far from the lek (i.e. expected high quality; **Supporting information 3.3** and **Figure 3.1**). Overall, these results suggest high inter-individual variations in lek-mating associated movements, and provide high-resolution data to model contact network in an epidemiological framework (Craft and Caillaud, 2011).

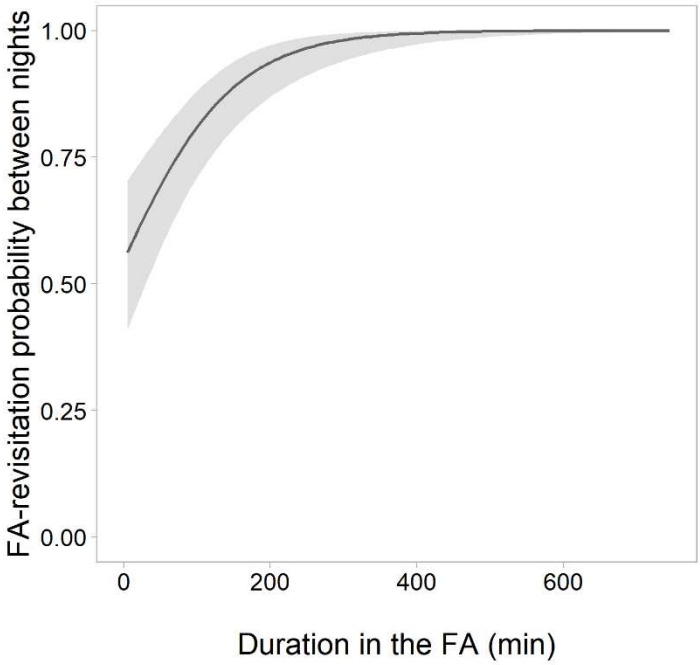


Figure 3.8. Estimation (with 95% CI; n = 16 individuals) of the probability of a bat revisiting a foraging area (FA) in the following 48 hours, according to the total duration spent by the bat in that FA during the night (in min).

We hypothesized that the foraging attractiveness of agricultural lands previously discussed likely influenced the establishment of the lek area nearby. To explain this location, we suggest that the evolution of the lek mating system in *H. monstrosus* followed a "hot spot" mechanism: males cluster on sites where the probability of encountering females is the highest (Westcott, 1994). Indeed, roosting sites typically gather a small number of individuals and are spread across the global landscape (Bradbury, 1977), whereas we showed that the most attractive foraging places (very likely as well for females than males) were distributed in agricultural lands and along watercourses. Since leks in this species are typically described near rivers (Bradbury, 1977) this hypothesis is strongly reinforced.

Global implication in an epidemiological framework

Given the local human activities in the region (e.g., work in the fields, hunting and gold mining into riverbeds), space-use patterns of bats during the mating period clearly indicate multiples potential direct (e.g., hunting) or indirect human-bat contacts. Furthermore, the proximity of leks with human settlements could disturb the reproduction of the species and lead to conservation impacts. Then, places of interest for bats near watercourses may overlap the space used for human activities linked to water (e.g., fishing, washing, collection of drinking water). Because water-related environments are typically considered as important transmission routes of infectious diseases (e.g., *via* deposition of urines, faeces or saliva; Hurst, 2018), futures studies should particularly consider the surveillance of viral pathogens in watercourses both within and near lek sites. Since Ebola virus dynamics involve multi-species hosts (e.g., bats, primates, other wild and domestic mammals; Weingartl et al., 2013), investigating contact networks between species near fruiting trees within attractive areas highlighted by our work could complementarily enhance the knowledge about Ebola virus circulation (Caron et al., 2018). Indeed, field visits on foraging patches used by bats in agricultural lands revealed a strong preference for native tree species, which are also a suitable food for other wild and domestic animals (**Supporting information 3.2**).

3.7 Conclusions

Overall, *H. Monstrosus* is a generalist frugivorous species that may benefit from at least a low level of human-modified habitats. Replication of such studies in contrasted environments (i.e. along a gradient of human-modified landscape) or in seasons where native fruiting resources are scarce (i.e. June to August in similar regions; Adamescu et al., 2018; Gautier-Hion et al., 1985), may contribute to understand how a species typically living in tropical forest progressively adapt or not to modified environments and interact with humans from an evolutionary perspective. Similarly, the ecology of the viruses hosted by these species may be impacted by these modifications and promote or not viral emergences in humans and their associated species.

3.8 Acknowledgements

We thank the Marien Ngouabi University and the Directorate-General of farming (Ministry of agriculture, farming and fishery) for supporting this work. Particular gratitude is due to our working team and people from the villages Ndjoukou, Ambomi, Abolo, Entsiami, Lebayi and Ocha-Ontzoko villages. We thank Ulrich Gaël Bouka for his guidance on the use ofthe botanic press. Sydney Ndolo Ebika was particularly helpful to identify the vegetal fruiting species. We thank Annelise Tran for providing assistance on mapping.

3.9 References

Adamescu, G.S., Plumptre, A.J., Abernethy, K.A., Polansky, L., Bush, E.R., Chapman, C.A., Shoo, L.P., Fayolle, A., Janmaat, K.R.L., Robbins, M.M., Ndangalasi, H.J., Cordeiro, N.J., Gilby, I.C., Wittig, R.M., Breuer, T., Hockemba, M.B.-N., Sanz, C.M., Morgan, D.B., Pusey, A.E., Mugerwa, B., Gilagiza, B., Tutin, C., Ewango, C.E.N., Sheil, D., Dimoto, E., Baya, F., Bujo, F., Ssali, F., Dikangadissi, J.-T., Jeffery, K., Valenta, K., White, L., Masozera, M., Wilson, M.L., Bitariho, R., Ndolo Ebika, S.T., Gourlet-Fleury, S., Mulindahabi, F., Beale, C.M., 2018. Annual cycles are the most common reproductive strategy in African tropical tree communities. Biotropica 50, 418–430. https://doi.org/10.1111/btp.12561

Alcock, J., 2013. Animal behavior: An evolutionary approach, 10th ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Baudel, H., Nys, H.D., Ngole, E.M., Peeters, M., Desclaux, A., 2019. Understanding Ebola virus and other zoonotic transmission risks through human–bat contacts: Exploratory study on knowledge, attitudes and practices in Southern Cameroon. Zoonoses Public Health 66, 288–295. https://doi.org/10.1111/zph.12563

Bellón, B., Bégué, A., Lo Seen, D., de Almeida, C., Simões, M., 2017. A Remote Sensing Approach for Regional-Scale Mapping of Agricultural Land-Use Systems Based on NDVI Time Series. Remote Sensing 9, 600. https://doi.org/10.3390/rs9060600

Benavides, J., Walsh, P.D., Meyers, L.A., Raymond, M., Caillaud, D., 2012. Transmission of Infectious Diseases En Route to Habitat Hotspots. PLoS ONE 7, e31290. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031290

Benhamou, S., 2011. Dynamic Approach to Space and Habitat Use Based on Biased Random Bridges. PLoS One 6, e14592. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014592

Boulinier, T., Kada, S., Ponchon, A., Dupraz, M., Dietrich, M., Gamble, A., Bourret, V., Duriez, O., Bazire, R., Tornos, J., Tveraa, T., Chambert, T., Garnier, R., McCoy, K.D., 2016. Migration, Prospecting, Dispersal? What Host Movement Matters for Infectious Agent Circulation? Integr Comp Biol 56, 330–342. https://doi.org/10.1093/icb/icw015

Boyce, M.S., Vernier, P.R., Nielsen, S.E., Schmiegelow, F.K.A., 2002. Evaluating resource selection functions. Ecological Modelling 157, 281–300. https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00200-4

Bradbury, J.W., 1977. Lek Mating Behavior in the Hammer-headed Bat. Z Tierpsychol 45, 225–255. https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1977.tb02120.x

Brown, D.D., LaPoint, S., Kays, R., Heidrich, W., Kümmeth, F., Wikelski, M., 2012. Accelerometer-informed GPS telemetry: Reducing the trade-off between resolution and longevity. Wildlife Society Bulletin 36, 139–146. https://doi.org/10.1002/wsb.111

Bruun, M., Smith, H.G., 2003. Landscape composition affects habitat use and foraging flight distances in breeding European starlings. Biological Conservation 114, 179–187. https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00021-1

Calisher, C.H., Childs, J.E., Field, H.E., Holmes, K.V., Schountz, T., 2006. Bats: Important Reservoir Hosts of Emerging Viruses. Clinical Microbiology Reviews 19, 531–545. https://doi.org/10.1128/CMR.00017-06

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, 549. https://doi.org/10.3390/v10100549

Corrales-Carvajal, V.M., Faisal, A.A., Ribeiro, C., 2016. Internal states drive nutrient homeostasis by modulating exploration-exploitation trade-off. eLife 5, e19920. https://doi.org/10.7554/eLife.19920

Cortes, K.M., Gillam, E.H., 2020. Assessing the use of rivers as migratory corridors for temperate bats. Journal of Mammalogy 101, 448–454. https://doi.org/10.1093/jmammal/gyz211

Cowles, S.A., Gibson, R.M., 2014. Displaying to females may lower male foraging time and vigilance in a lekking bird. Auk 132, 82–91. https://doi.org/10.1642/AUK-14-67.1

Craft, M.E., Caillaud, D., 2011. Network Models: An Underutilized Tool in Wildlife Epidemiology? Interdisciplinary Perspectives on Infectious Diseases 2011, e676949. https://doi.org/10.1155/2011/676949

Crichton, E.G., Krutzsch, P.H. (Eds.), 2000. Reproductive biology of bats. Academic Press, San Diego.

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., Delaporte, E., Ahuka-Mundeke, S., Tamfum, J.-J.M., Mpoudi-Ngole, E., Ayouba, 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. Emerg Infect Dis 24, 2228–2240. https://doi.org/10.3201/eid2412.180740

Dougherty, E.R., Seidel, D.P., Carlson, C.J., Spiegel, O., Getz, W.M., 2018. Going through the motions: incorporating movement analyses into disease research. Ecology Letters 21, 588–604. https://doi.org/10.1111/ele.12917

Dürr, S., Ward, M.P., 2014. Roaming behaviour and home range estimation of domestic dogs in Aboriginal and Torres Strait Islander communities in northern Australia using four different methods. Preventive Veterinary Medicine 117, 340–357. https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2014.07.008

Epstein, J.H., Zambriski, J.A., Rostal, M.K., Heard, D.J., Daszak, P., 2011. Comparison of Intravenous Medetomidine and Medetomidine/Ketamine for Immobilization of Free-Ranging Variable Flying Foxes (Pteropus hypomelanus). PLoS ONE 6, e25361. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025361

Gatherer, D., 2018. Ebola returns to its Congo Basin heartland. Journal of General Virology 99, 861–863. https://doi.org/10.1099/jgv.0.001096

Gautier-Hion, A., Duplantier, J.-M., Emmons, L., Feer, F., Heckestweiler, P., Moungazi, A., Quris, R., Sourd, C., 1985. Coadaptation entre rythmes de fructification et frugivorie en forêt tropicale humide du Gabon : mythe ou réalité. Rev Ecol (Terre Vie) 40, 405–434.

Gautier-Hion, A., Michaloud, G., 1989. Are Figs Always Keystone Resources for Tropical Frugivorous Vertebrates? A Test in Gabon. Ecology 70, 1826–1833. https://doi.org/10.2307/1938115

Geary, B., Leberg, P.L., Purcell, K.M., Walter, S.T., Karubian, J., 2020. Breeding Brown Pelicans Improve Foraging Performance as Energetic Needs Rise. Scientific Reports 10, 1686. https://doi.org/10.1038/s41598-020-58528-z

Gerhardts, A., Hammer, T.R., Balluff, C., Mucha, H., Hoefer, D., 2012. A model of the transmission of micro-organisms in a public setting and its correlation to pathogen infection risks. Journal of Applied Microbiology 112, 614–621. https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2012.05234.x

Grundy, E., Jones, M.W., Laramee, R.S., Wilson, R.P., Shepard, E.L.C., 2009. Visualisation of Sensor Data from Animal Movement. Computer Graphics Forum 28, 815–822. https://doi.org/10.1111/j.1467-8659.2009.01469.x

Gül, M.R., Griffen, B.D., 2020. Diet, energy storage, and reproductive condition in a bioindicator species across beaches with different levels of human disturbance. Ecological Indicators 117, 106636. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106636

Hurst, C.J., 2018. Understanding and Estimating the Risk of Waterborne Infectious Disease Associated with Drinking Water, in: Hurst, C.J. (Ed.), The Connections Between Ecology and Infectious Disease. Springer International Publishing, Cham, pp. 59–114. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92373-4_3

Johnson, D.S., Hooten, M.B., Kuhn, C.E., 2013. Estimating animal resource selection from telemetry data using point process models. Journal of Animal Ecology 82, 1155–1164. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12087

Kareiva, P., Odell, G., 1987. Swarms of Predators Exhibit "Preytaxis" if Individual Predators Use Area-Restricted Search. The American Naturalist 130, 233–270.

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 Zoonotic Dis 9, 723–728. https://doi.org/10.1089/vbz.2008.0167

Marshall, A.G., 1985. Old World phytophagous bats (Megachiroptera) and their food plants: a survey. Zoological Journal of the Linnean Society 83, 351–369. https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1985.tb01181.x

Martin, J., Tolon, V., Moorter, B., Basille, M., Calenge, C., 2009. On the Use of Telemetry in Habitat Selection Studies, in: Barculo, D., Daniels, J. (Eds.), Telemetry: Research, Technology and Applications. Nova Publishers, pp. 37–55.

McClintock, B.T., Michelot, T., 2018. momentuHMM: R package for generalized hidden Markov models of animal movement. Methods in Ecology and Evolution 9, 1518–1530. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12995

McCoy, K.D., Dietrich, M., Jaeger, A., Wilkinson, D.A., Bastien, M., Lagadec, E., Boulinier, T., Pascalis, H., Tortosa, P., Le Corre, M., Dellagi, K., Lebarbenchon, C., 2016. The role of seabirds of the Iles Eparses as reservoirs and disseminators of parasites and pathogens. Acta Oecologica, Îles Éparses (French Scattered Islands, SW Indian Ocean) as reference ecosystems for environmental research. 72, 98–109. https://doi.org/10.1016/j.actao.2015.12.013

Mildenstein, T., Tanshi, I., Racey, P.A., 2016. Exploitation of Bats for Bushmeat and Medicine, in: Voigt, C.C., Kingston, T. (Eds.), Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World. Springer International Publishing, Cham, pp. 325–375. https://doi.org/10.1007/978-3-319-25220-9_12

Mildenstein, T.L., Stier, S.C., Nuevo-Diego, C.E., Mills, L.S., 2005. Habitat selection of endangered and endemic large flying-foxes in Subic Bay, Philippines. Biological Conservation 126, 93–102. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.05.001

Mollentze, N., Streicker, D.G., 2020. Viral zoonotic risk is homogenous among taxonomic orders of mammalian and avian reservoir hosts. Proceedings of the National Academy of Sciences 117, 9423–9430. https://doi.org/10.1073/pnas.1919176117

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, e53077. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053077

Muff, S., Signer, J., Fieberg, J., 2020. Accounting for individual-specific variation in habitat-selection studies: Efficient estimation of mixed-effects models using Bayesian or frequentist computation. Journal of Animal Ecology 89, 80–92. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13087

Nachev, V., Winter, Y., 2019. Behavioral repeatability and foraging performance in wild free-flying nectarivorous bats (Glossophaga commissarisi). bioRxiv 309971. https://doi.org/10.1101/309971

Nading, A.M., 2013. Humans, Animals, and Health: From Ecology to Entanglement. Environment and Society 4, 60–78. https://doi.org/10.3167/ares.2013.040105

Niamien, C., Yaokokoré-Béibro, H., Koné, I., N'goran, K., 2010. Données préliminaires sur l'écologie des chauves-souris frugivores de la commune du Plateau (Abidjan, Côte d'Ivoire). Sciences & Nature 7, 21–30. https://doi.org/10.4314/scinat.v7i1.59915

Nikiforuk, A.M., Cutts, T.A., Theriault, S.S., Cook, B.W.M., 2017. Challenge of Liquid Stressed Protective Materials and Environmental Persistence of Ebola Virus. Scientific Reports 7, 4388. https://doi.org/10.1038/s41598-017-04137-2

Olson, S.H., Bounga, G., Ondzie, A., Bushmaker, T., Seifert, S.N., Kuisma, E., Taylor, D.W., Munster, V.J., Walzer, C., 2019. Lek-associated movement of a putative Ebolavirus reservoir, the hammer-headed fruit bat (Hypsignathus monstrosus), in northern Republic of Congo. PLoS ONE 14, e0223139. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223139

O'Mara, M.T., Wikelski, M., Dechmann, D.K.N., 2014. 50 years of bat tracking: device attachment and future directions. Methods in Ecology and Evolution 5, 311–319. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12172

Patin, R., Etienne, M.-P., Lebarbier, E., Chamaillé-Jammes, S., Benhamou, S., 2020. Identifying stationary phases in multivariate time series for highlighting behavioural modes and home range settlements. Journal of Animal Ecology 89, 44–56. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13105

Pyke, G., 1984. Optimal Foraging Theory: A Critical Review. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 15, 523–575. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.15.1.523

Reaney, L.T., 2007. Foraging and mating opportunities influence refuge use in the fiddler crab, Uca mjoebergi. Animal Behaviour 73, 711–716. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.05.022

Rugarabamu, S., Mboera, L., Rweyemamu, M., Mwanyika, G., Lutwama, J., Paweska, J., Misinzo, G., 2020. Forty-two years of responding to Ebola virus outbreaks in Sub-Saharan Africa: a review. BMJ Glob Health 5, e001955. https://doi.org/10.1136/bmjgh-2019-001955

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, 46. https://doi.org/10.1186/s40462-020-00232-8

Schoener, T.W., 1971. Theory of Feeding Strategies. Annual Review of Ecology and Systematics 2, 369–404. https://doi.org/10.1146/annurev.es.02.110171.002101

Shaffer, S.A., Costa, D.P., Weimerskirch, H., 2003. Foraging effort in relation to the constraints of reproduction in free-ranging albatrosses: Foraging effort of free-ranging albatrosses. Functional Ecology 17, 66–74. https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00705.x

Sikes, R.S., Gannon, W.L., 2011. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. J Mammal 92, 235–253. https://doi.org/10.1644/10-MAMM-F-355.1

Sikes, R.S., the Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists, 2016. 2016 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education: J Mammal 97, 663–688. https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw078

Staniland, I.J., Boyd, I.L., Reid, K., 2007. An energy–distance trade-off in a central-place forager, the Antarctic fur seal (Arctocephalus gazella). Mar Biol 152, 233–241. https://doi.org/10.1007/s00227-007-0698-9

Tanshi, I., 2016. IUCN Red List of Threatened Species: Hypsignathus monstrosus. IUCN Red List of Threatened Species.

Uchii, K., Telschow, A., Minamoto, T., Yamanaka, H., Honjo, M.N., Matsui, K., Kawabata, Z., 2011. Transmission dynamics of an emerging infectious disease in wildlife through host reproductive cycles. The ISME Journal 5, 244–251. https://doi.org/10.1038/ismej.2010.123

Vervoort, R., Kempenaers, B., 2019. Variation in lek attendance and copulation success of Independent and Satellite male Ruffs Calidris pugnax. Ardea 107, 303–320. https://doi.org/10.5253/arde.v107i3.a9

Waghiiwimbom, M.D., Eric-Moise, B.F., Jules, A.P., Aimé, T.K.J., Tamesse, J.L., 2020. Diversity and community structure of bats (Chiroptera) in the Centre Region of Cameroon. Afr J Ecol 58, 211–226. https://doi.org/10.1111/aje.12692

Webber, Q.M.R., Brigham, R.M., Park, A.D., Gillam, E.H., O'Shea, T.J., Willis, C.K.R., 2016. Social network characteristics and predicted pathogen transmission in summer colonies of female big brown bats (Eptesicus fuscus). Behav Ecol Sociobiol 70, 701–712. https://doi.org/10.1007/s00265-016-2093-3

Weingartl, H., Nfon, C., Kobinger, G., 2013. Review of Ebola virus infections in domestic animals. Developments in biologicals 135, 211–8. https://doi.org/10.1159/000178495

Westcott, D., 1994. Leks of leks: a role for hotspots in lek evolution? Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences 258, 281–286. https://doi.org/10.1098/rspb.1994.0174

Whittaker, R.J., Jones, S.H., 1994. The Role of Frugivorous Bats and Birds in the Rebuilding of a Tropical Forest Ecosystem, Krakatau, Indonesia. Journal of Biogeography 21, 245–258. https://doi.org/10.2307/2845528

Williams-Guillén, K., Olimpi, E., Maas, B., Taylor, P.J., Arlettaz, R., 2016. Bats in the Anthropogenic Matrix: Challenges and Opportunities for the Conservation of Chiroptera and Their Ecosystem Services in Agricultural Landscapes, in: Voigt, C.C., Kingston, T. (Eds.), Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World. Springer International Publishing, Cham, pp. 151–186. https://doi.org/10.1007/978-3-319-25220-9_6

Zhou, P., Yang, X.-L., Wang, X.-G., Hu, B., Zhang, L., Zhang, W., Si, H.-R., Zhu, Y., Li, B., Huang, C.-L., Chen, H.-D., Chen, J., Luo, Y., Guo, H., Jiang, R.-D., Liu, M.-Q., Chen, Y., Shen, X.-R., Wang, X., Zheng, X.-S., Zhao, K., Chen, Q.-J., Deng, F., Liu, L.-L., Yan, B., Zhan, F.-X., Wang, Y.-Y., Xiao, G.-F., Shi, Z.-L., 2020. A pneumonia outbreak associated with a new coronavirus of probable bat origin. Nature 579, 270–273. https://doi.org/10.1038/s41586-020-2012-7

3.10 Supporting information

Supporting information 3.1: Distribution of fruiting *Ficus mucuso* along a 40 km-long path.

Supporting information 3.2: Occurrence of fruiting tree species in foraging patches of the managed rainforest and agricultural lands, and occurrence of bat guano near individual fruiting trees.

Supporting information 3.3: Additional analysis about the variation on the mean distance between a foraging area used by a bat during the night and the river.

Supporting information 3.4: Additional details on space used by bats.

Supporting information 3.5: Model selection, results of retained models, and RSF model validation.

Supporting information 3.1

Materiel and methods

Some fruiting trees consumed by bats are especially abundant along rivers in central Africa (e.g., *Ficus spp*.; Gautier-Hion and Michaloud, 1989). To improve our knowledge about the distribution of such specific resources along rivers in the study region, we monitored the distribution of fruiting *Ficus mucuso* along a 40 km-long path – a road crossing the region (both the managed rainforest and agricultural lands) with a variable distance to rivers. An inventory was carried out once along the entire length of that path between the 9thand 12th February 2020 (some consecutive portions were surveyed on consecutive days). More specifically, four trained observers were looking for fruiting *F. mucuso* over a distance of 50 m on each side of the path, from a vehicle in motion (speed: around 30 km/h). Half of the observers focused on the right of the path, and the two others on the left. As a result, 26 fruiting trees were recorded and their GPS locations were projected on a map (**Figure S3.1**).

We hypothesized that fruiting *F. mucuso* were distributed closer to the river than random. To test this assumption, we generated 26 random points (representing random locations of hypothetic trees) into the same area covered by the field observations (i.e. 40 km-long and 100 m-wide path; **Figure S3.1**). The distance between the river and each location (true and random) was calculated. The effect of the type of location (true and random) was tested on that distance, using a GLM (Gamma error distribution, log link function; significance level: $\alpha = 0.05$). Pseudo R-squared was computed.

Results

The mean distance between the river and each location was significantly lower for true *F. mucuso* than random locations ($\chi^2 = 9.4$, df = 1, $P < 0.01$; $R^2 = 0.14$; **Figure S3.1**). Parameter estimates (lower and upper 95% confidence interval) were 6.70 (6.47; 6.91) for the intercept and 0.48 (0.18; 0.80) for the type of location. The 'true location' being the implicit reference level in the intercept component.

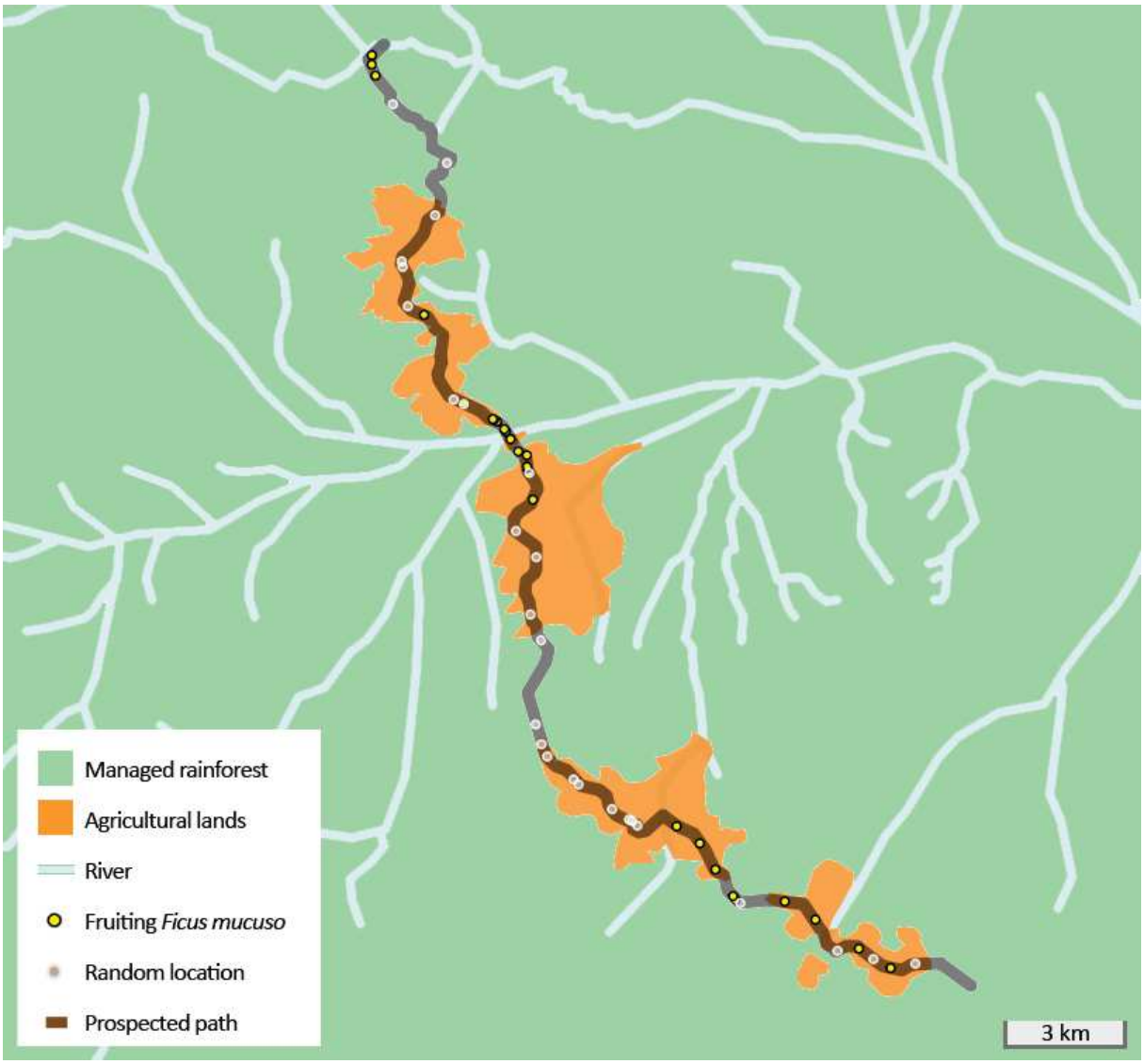


Figure S3.1. Distribution of fruiting *Ficus mucuso* along a 40 km path crossing the study region (surveyed once from 9th to 12th of February 2020), and 26 random locations used for the analysis presented above.

Reference

Gautier-Hion, A., Michaloud, G., 1989. Are Figs Always Keystone Resources for Tropical Frugivorous Vertebrates? A Test in Gabon. Ecology 70, 1826–1833. https://doi.org/10.2307/1938115

Supporting information 3.2

Materials and methods

A total of 61 foraging patches (selected from the GPS location of 23 bats) were visited once during the study period (17th to 29th of January 2020). All fruiting trees with ripe fruits were identified within a radius of 15 m from a focal location in the centre of the patch. Among these patches, 43 included fruiting trees and 18 were resting or feeding perches only (no fruiting trees). The presence of guano was visually searched near individual fruiting trees (indices of fruit consumption).

Results

The main fruiting species very likely consumed (assessed by the presence of fresh bat guano near at least one individual tree) at foraging patches we visited were: *Musanga cecropioides* (found in 41% of the patches in agricultural lands and 8% in the managed rainforest), *Ficus mucuso*, *Cissus dinklagei*, and *Macaranga spp.* (3-8% of patches, depending on tree species and habitat type; see **Table S3.2** for more details). We also noted transported and consumed fruits of *Parinari excelsa* and *Ficus sp.* below one feeding perch with bat guano (not included in the Table).

Table S3.2. Occurrence of fruiting tree species in foraging patches of the managed rainforest and agricultural lands, and occurrence of bat guano near individual fruiting trees.

Taxon name	Vegetation type	Occurrence of fruiting tree species in foraging patches		Occurrence of bat guano near individual trees	Fruiting phenology	Known to be consumed
		Managed rainforest (N = 24)	Agricultural lands (N = 37)			
Apocynaceae	Liana	4% (1)	-	-	-	-
Chrysophyllum lacourtiana	Tree	4% (1)	3% (1)	-	-	Primates [1,2], *Potamochoerus porcus* [3]
Cissus dinklagei	Liana	-	8% (1)	2/3	Mdry, mdry [4,5]	Primates [6–8]
Dacryodes edulis	Cultivated tree	-	5% (1)	1/2	mdry [personal observation]	*Homo sapiens*, Primates [7,9]
Desplatsia dewevrei	Tree	4% (1)	-	-	Extended period, mainly Mwet and mwet [10]	*Gorilla Gorilla* [2]
Elaeis guineensis	Cultivated tree	-	3% (1)	-	All the year [4]	*H. sapiens*, Primates, domestic animals [11–13]
Elaeis sp.	Cultivated tree	-	3% (1)	-	-	*H. sapiens*
Ficus mucuso	Tree	-	8% (1)	1/3	All the year [4,14]	*Pan troglodytes* [11]
Leplea thomsonnii	Tree	4% (1)	-	1/1	-	*Ceratogymna spp.* [9]
Lophira alata	Tree	-	3% (1)	-	mdry [4]	-
Macaranga barteri	Tree	4% (1)	5% (1 – 2)	1/4	Mdry, mdry [4]	*Cercopithecus mona* [8]
Macaranga monandra	Tree	-	3% (1)	1/1	Mdry [4]	-
Macaranga sp.	Tree	-	5% (1)	1/2	-	Bats [15]
Microdesmis kasaiensis	Tree	4% (1)	-	-	-	-
Musanga cecropioides	Tree	8% (1)	41% (1 – 4)	7/21	All the year [11]	Primates [1,2,6,8], *Ceratogymna spp*. [9]
Panda oleosa	Tree	13% (1)	3% (1)	-	Extended period, mainly Mwet and mdry [9]	*H. sapiens* [16], *C. mona* [8]
Persea americana	Cultivated tree	-	3%(2)	2/2	-	*H. sapiens*
Raphia sp.	Tree	-	3%(1)	-	-	-
Strombosia grandifolia	Tree	8%(1)	-	-	-	*C. mona* [8]
Tiliacora sp.	Tree	4% (1)	-	-	-	*G. gorilla* [2]
Uapaca mole	Tree	4% (1)	-	-	mwet [5]	*Ceratogymna spp.* [9], *Cercopithecus spp.* [1,8]
Voacanga chalotiana	Tree	4% (1)	3% (1)	1/2	-	
Xylopia hypolampra	Tree	4% (1)	-	-	All the year [4,5]	*Ceratogymna spp.* [9], *Cercopithecus spp.* [1]
Unidentified species	-	13% (1 – 2)	3% (1)	1/5	-	-

The ‘Occurrence of fruiting trees species in foraging patches‘ column indicates the percentage of foraging patches containing a given fruiting tree species per habitat type (the managed rainforest and agricultural lands). The number in bracket represents the range of the number of individual trees encountered in a single foraging patch. The ‘Occurrence of bat guano’ column indicates the number of times bat guano was present near an individual tree (number preceding the slash). The number following the slash represents the total number of tree prospected for guano. We also noted transported and consumed fruits of *Parinari excelsa* and *Ficus sp.* below one feeding perch with bat guano (not included in the Table). Abbreviations: Mdry = major dry season; mdry = minor dry season; Mwet = major wet season; mwet = minor wet season.

References

[1] Doran, D.M., McNeilage, A., Greer, D., Bocian, C., Mehlman, P., Shah, N., 2002. Western lowland gorilla diet and resource availability: New evidence, cross-site comparisons, and reflections on indirect sampling methods. Am. J. Primatol. 58, 91–116. https://doi.org/10.1002/ajp.10053

[2] Gautier-Hion, A., 1980. Seasonal Variations of Diet Related to Species and Sex in a Community of Cercopithecus Monkeys. J. Anim. Ecol. 49, 237. https://doi.org/10.2307/4287

[3] Beaune, D., Bollache, L., Fruth, B., Bretagnolle, F., 2012. Bush pig (Potamochoerus porcus) seed predation of bush mango (Irvingia gabonensis) and other plant species in Democratic Republic of Congo. Afr. J. Ecol. 50, 509–512. https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2012.01345.x

[4] Gautier-Hion, A., Duplantier, J.-M., Emmons, L., Feer, F., Heckestweiler, P., Moungazi, A., Quris, R., Sourd, C., 1985. Coadaptation entre rythmes de fructification et frugivorie en forêt tropicale humide du Gabon : mythe ou réalité. Rev. Ecol. Terre Vie 40, 405–434.

[5] White, L.J.T., 1994. Patterns of fruit-fall phenology in the Lopé Reserve, Gabon. J. Trop. Ecol. 10, 289–312. https://doi.org/10.1017/S0266467400007975

[6] Astaras, C., Waltert, M., 2010. What does seed handling by the drill tell us about the ecological services of terrestrial cercopithecines in African forests? Anim. Conserv. 13, 568–578. https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2010.00378.x

[7] Hare, B., Yamamoto, S. (Eds.), 2015. Bonobo cognition and behaviour. Brill, Leiden, The Netherlands ; Boston.

[8] Sourd, C., Gautier-Hion, A., 1986. Fruit Selection by a Forest Guenon. J. Anim. Ecol. 55, 235. https://doi.org/10.2307/4704

[9] Whitney, K.D., Fogiel, M.K., Lamperti, A.M., Holbrook, K.M., Stauffer, D.J., Hardesty, B.D., Parker, V.T., Smith, T.B., 1998. Seed dispersal by Ceratogymna hornbills in the Dja Reserve, Cameroon. J. Trop. Ecol. 14, 351–371. https://doi.org/10.1017/S0266467498000273

[10] Danquah, E., Oppong, S.K., 2007. Phenology of forest trees favoured by elephants in the Kakum Conservation Area, Ghana. Pachyderm 43–51.

[11] Yamakoshi, G., 1998. Dietary responses to fruit scarcity of wild chimpanzees at Bossou, Guinea: Possible implications for ecological importance of tool use. Am. J. Phys. Anthropol. 106, 283–295. https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199807)106:3<283::AID-AJPA2>3.0.CO;2-O

[12] Dahlan, I., Islam, M., Rajion, M.A., 2000. Nutrient Intake and Digestibility of Fresh, Ensiled and Pelleted Oil Palm (Elaeis guineensis) Frond by Goats. Asian-Australas. J. Anim. Sci. 13, 1407–1413. https://doi.org/10.5713/ajas.2000.1407

[13] Olaleru, F., Onadeko, A.B., Ogunjemite, B.G., Egonmwan, R.I., Lambert, J.E., 2020. Diet and Nutritional Profile of the Mona Monkey (Cercopithecus mona, Schreber, 1774) in Okomu National Park, Nigeria: Preliminary Study. Afr. Primates 14, 1–10.

[14] Wakefield, M.L., 2008. Grouping Patterns and Competition Among Female Pan troglodytes schweinfurthii at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. Int. J. Primatol. 29, 907–929. https://doi.org/10.1007/s10764-008-9280-7

[15] Mohd-Azlan, J., Tuen, A., Abd Rahman, M., 2010. Preliminary assessment of activity pattern and diet of the lesser dogfaced fruit bat Cynopterus brachyotis in a Dipterocarp Forest,Sarawak, Borneo. Trop. Ecol. 51, 175–180.

[16] Fungo, R., Muyonga, J., Ngondi, J., Mikolo-Yobo, C., Iponga, D., Ngoye, A., Nchuaji Tang, E., Chupezi Tieguhong, J., 2019. Nutrient and Bioactive Composition of Five Gabonese Forest Fruits and Their Potential Contribution to Dietary Reference Intakes of Children Aged 1–3 Years and Women Aged 19–60 Years. Forests 10, 86. https://doi.org/10.3390/f10020086

Supporting information 3.3

Methods

We tested whether the closest distance between a foraging area (FA) used by a bat during the night and the river was influenced by the habitat type of the FA and the duration spent by the bat in the lek during that night. Several GLMMs (Gamma error distribution and log link function) were computed, including a null model and all effect combinations of these variables. A random intercept effect according to individuals was added. The random slope according to individuals was added for the lek duration only due to convergence issue. Akaike's information criterion corrected for small sample sizes (AICc) was used to select the best modelon the basis of the ΔAICc and ωAICc (**Table S3.3.1**; see the main text for more details on the model selection procedure). Estimates (estimated marginal means) with their 95% confidence interval (CI) from the model retained are provided in **Table S3.3.2**. The best model includes the additive effect of the two candidate predictors (ΔAICc of the following model = 1.21, ωAICc = 0.52; following ωAICc = 0.29; $Rm^2 = 0.09$, $Rc^2 = 0.24$; **Table S3.3.1**). As a result, foraging areas used in managed rainforest by a bat during the night were on average located nearest to the river compared to FAs located in agricultural lands (**Figure S3.3a**). In addition, the mean distance between FAs used by that bat during the night and the river tend to decrease with the time spent by the bat in the lek during that night (**Figure S3.3b**).

Table S3.3.1. Model selection result for the variation on the mean distance between a foraging area (FA) used by a bat during the night and the river.

Response variable	Fixed effects	Error distribution	Link function	AICc	ΔAICc	ωAICc
FA-river distance	**Habitat + Lek duration**	Gamma	log	**7606.83**	**0.00**	**0.52**
	Habitat	Gamma	log	7608.04	1.21	0.29
	Habitat *Lek duration	Gamma	log	7608.87	2.04	0.19
	Lek duration	Gamma	log	7645.19	38.36	0.00
	Null model	Gamma	log	7648.81	41.99	0.00

FA-river distance: the closest distance between a given FA used by a bat during the night and the river. Habitat: two habitat types (i.e. agricultural lands and managed rainforest) associated to a FA. Lek duration: the total duration spent in the lek by a bat during the night. Null model: intercept-only model. AICc: the Akaike's information criterion corrected for small sample sizes. ΔAICc: the difference in AICc between any model and the model with the lowest AICc. ωAICc: may be considered as the probability that a given model is the best approximation (Akaike weight). The model retained on the basis of these criteria is shown in bold.

Table S3.3.2. Estimates with their 95% confidence interval (CI) resulting from the model (GLMM with Gamma error distribution and log link function) retained for the variation on the mean distance between a foraging area (FA) used by a bat during the night and the river.

Response variable	Parameter	Mean estimate	CI (95%)
FA-river distance	Intercept	6.34	6.11;6.58
	Habitat	0.57	0.40;0.76
	Lek duration	-0.10	-0.27;0.06

FA-river distance: the closest distance between a given FA used by a bat during the night and the river. Habitat: parameter associated to the type 'agricultural lands' ('the managed rainforest' being the implicit reference level in the intercept component). Lek duration: the total duration spent in the lek by a bat during the night.

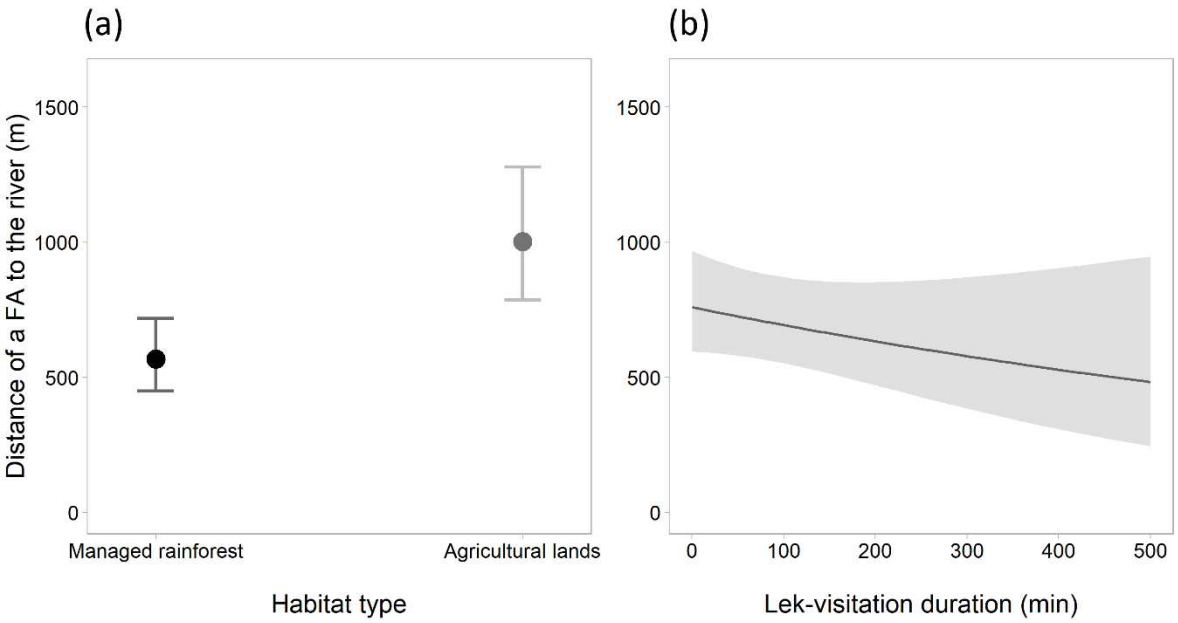


Figure S3.3. Estimation (with 95% CI; n = 16 individuals) of the distance of a foraging area (FA) selected to the river (in m), according to (a) the habitat type of the FA, and (b) the total duration spent in the lek by the bat during the night (in min).

Supporting information 3.4

Table S3.4. Summary of individual features, then mating and foraging behaviours of the 28 H. monstrosus equipped with GPS loggers.

Bat ID	Weight (g)	Group	Number of nights	Probability of visiting the lek	Mean distance between the roost and the lek (m)	Mean visitation duration of the lek (min)	Number of GPS foraging locations in the managed rainforest	Number of GPS foraging locations in agricultural lands	Number of FAs visited during the study period	Mean number of FAs visited in the managed rainforest	Mean number of FAs visited in agricultural lands	Mean visitation duration of a FA in the managed rainforest (min)	Mean visitation duration of a FA in agricultural lands (min)
bat7240	327	1	11	0.00	8763 ± 17	-	815	262	24	5.2 ± 1.9	1.1 ± 0.7	71 ± 70	112 ± 93
bat7243	416	1	11	1.00	1779 ± 41	131 ± 57	493	648	4	1.5 ± 0.5	0.9 ± 0.3	154 ± 113	324 ± 147
bat7250	421	1	10	1.00	1031 ± 16	240 ± 89	101	599	7	1.0 ± 0.9	1.0 ± 0.0	50 ± 47	300 ± 80
bat7253	394	1	12	0.42	1341 ± 995	278 ± 145	23	1233	6	0.2 ± 0.9	1.5 ± 0.7	33 ± 16	343 ± 250
bat7254b	435	1	10	0.20	5317 ± 2180	445 ± 78	442	630	13	2.6 ± 2	1.5 ± 0.5	85 ± 70	210 ± 150
bat7440	423	1	6	0.00	1839 ± 26	-	0	811	2	0.0	2.0 ± 0.0	-	338 ± 310
bat7446	315	1	10	0.80	3780 ± 5075	285 ± 128	219	503	10	1.2 ± 1.8	1.3 ± 0.9	91 ± 48	193 ± 84
bat7447	305	1	10	0.00	1339 ± 21	-	59	1160	4	0.3 ± 0.7	1 ± 0.0	98 ± 49	580 ± 86
bat7455b	405	1	11	0.09	2362 ± 2484	70	202	1300	6	0.9 ± 1.4	1 ± 0.0	101 ± 71	591 ± 197
bat7463	370	1	11	0.00	4488 ± 48	-	626	762	6	1.9 ± 0.7	0.9 ± 0.3	149 ± 130	381 ± 118
bat7464	428	1	11	1.00	5183 ± 1766	130 ± 83	314	519	10	2.5 ± 1.3	2.5 ± 0.5	57 ± 37	93 ± 69
bat7467	397	1	12	0.00	8682 ± 42	-	652	502	11	3.2 ± 0.7	1.9 ± 0.9	86 ± 89	109 ± 110
bat7470	392	1	10	0.10	3755 ± 4893	15	1074	235	6	2.0 ± 1.3	0.0	327 ± 276	-
bat7472	432	1	5	1.00	793 ± 11	275 ± 25	223	60	7	4.2 ± 0.8	1 ± 0	53 ± 37	62 ± 9
bat7473	416	1	9	0.89	1969 ± 4680	330 ± 111	220	374	10	1.7 ± 2.1	1 ± 0	73 ± 67	208 ± 79
bat7483	392	1	8	0.62	4476 ± 36	61 ± 32	454	391	10	2.8 ± 0.7	1.4 ± 0.7	105 ± 105	175 ± 143
bat7242	411	2	18	0.06	2375 ± 1173	-	90	410	-	-	-	-	-
bat7244	439	2	3	1.00	7635 ± 5368	-	87	3	-	-	-	-	-
bat7247	455	2	20	0.75	5700 ± 2334	-	412	191	-	-	-	-	-
bat7249	447	2	3	1.00	886 ± 684	-	2	70	-	-	-	-	-
bat7251	416	2	21	0.38	6068 ± 2984	-	217	357	-	-	-	-	-
bat7252	420	2	17	0.35	4361 ± 3135	-	194	446	-	-	-	-	-

bat7439	408	2	3	0.67	835 ± 18	-	0	69	-	-	-	-	-
bat7450	427	2	18	0.28	3750 ± 1253	-	287	337	-	-	-	-	-
bat7457	335	2	19	0.26	6282 ± 4561	-	345	418	-	-	-	-	-
bat7475	287	2	19	0.00	11781 ± 1123	-	443	296	-	-	-	-	-
bat7481	431	2	13	0.92	2975 ± 2893	-	204	146	-	-	-	-	-
bat7482	423	2	16	0.00	759 ± 26	-	42	317	-	-	-	-	-

Weight is the mass of bats during the catching event. The number in the 'Group' column referred to the schedule used for GPS data acquisition (group 1: one location recorded every five minutes; group 2: one location recorded every five minutes during high activity bouts and one location every 30 minutes during low activity bouts; see the Methods of the main text for further details). Number of nights is the total number of nights during which the GPS was active. Number of GPS foraging locations and total number of FAs (foraging areas) visited are given in cumulated values during the period in which the GPS was active. Probability of visiting the lek, mean visitation duration of the lek, mean distance between the roost and the lek, mean number and mean visitation duration of FAs represent the overall behaviour of a bat a given night. Standard deviations were given for each mean value. All individuals of *Hypsignathus monstrosus* represented in the table are adult mature males.

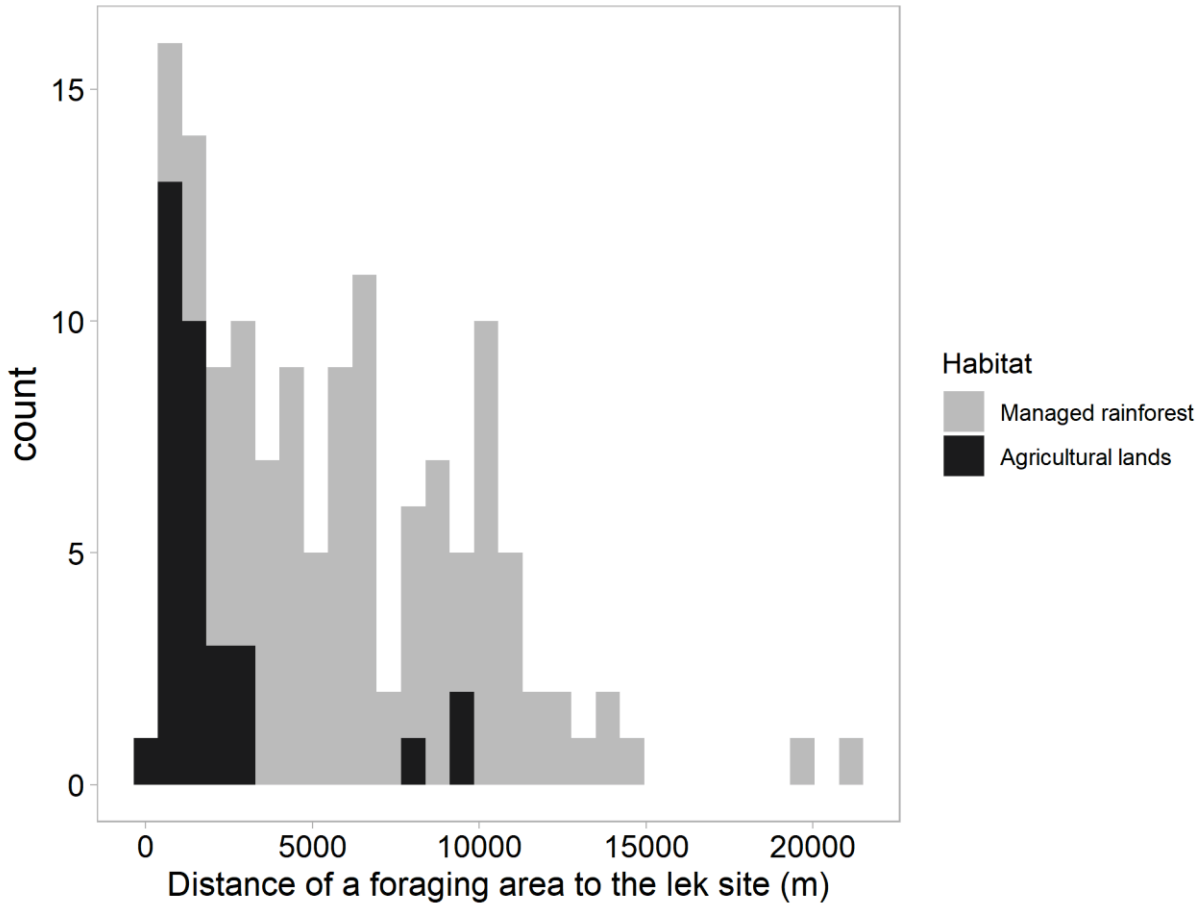


Figure S3.4.1. Distribution of the distanceof a foraging area to the lek site (in m), according to the habitat type.The distribution includes 136 foraging areas from 16 individuals of *Hypsignathus monstrosus* (group 1). The distance considered is the closest distance. Details on foraging area characterization are provided in the Methods.

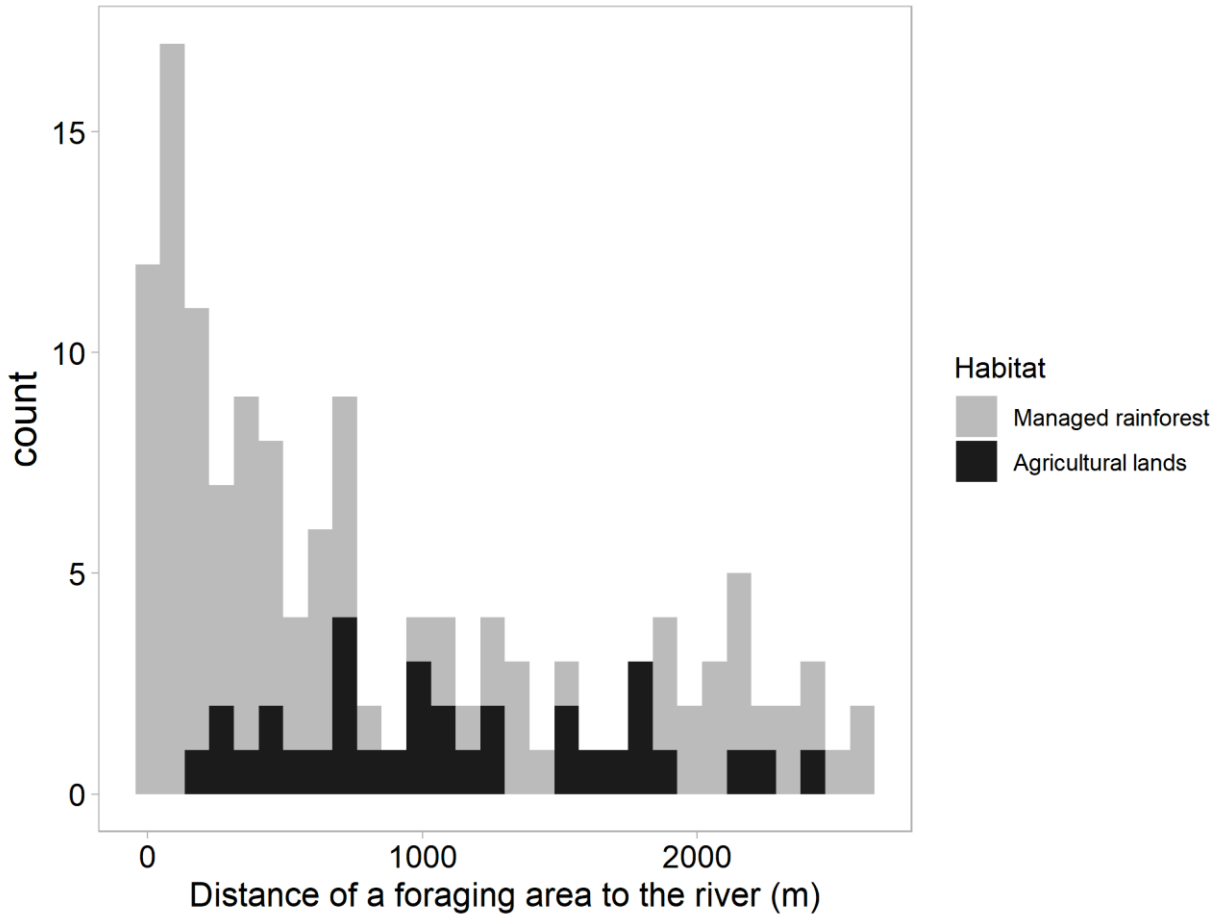


Figure S3.4.2. Distribution of the distance of a foraging area to the river (in m), according to the habitat type. The distribution includes 136 foraging areas from 16 individuals of *Hypsignathus monstrosus* (group 1). Details on foraging area characterization are provided in Methods.

Supporting information 3.5

Table S3.5.1. Model selection results for foraging habitat selection pattern of the population studied, and for foraging activity pattern of individuals during the night.

Pattern	Response variable	Fixed effects	Error distribution	Link function	AICc	ΔAICc	ωAICc
RSF							
	Probability of use	**Habitat * Location-river distance**	binomial	logit	**386882.1**	**0.00**	**1.00**
		Habitat + Location-river distance	binomial	logit	387280.8	398.72	0.00
		Habitat	binomial	logit	398240.8	11358.73	0.00
		Location-river distance	binomial	logit	428057.1	41175.05	0.00
		Null model	binomial	logit	428063.5	41181.39	0.00
Foraging activity							
	FA-lek distance	**Habitat * Lek duration**	Gamma	log	**8802.18**	**0.00**	**1.00**
		Habitat + Lek duration	Gamma	log	8815.72	13.54	0.00
		Habitat	Gamma	identity	8826.86	24.68	0.00
		Lek duration	Gamma	log	9245.26	443.08	0.00
		Null model	Gamma	log	9267.56	465.38	0.00
	Number of FA	**Habitat + Habitat:Lek duration**	poisson	log	**924.70**	**0.00**	**1.00**
		Habitat	poisson	log	949.30	24.61	0.00
		Null model	poisson	log	969.14	44.45	0.00
	FA duration	**Habitat * FA-river distance + Lek duration**	Gamma	log	**5839.12**	**0.00**	**0.72**
		Habitat + FA-river distance + Lek duration	Gamma	log	5844.11	4.99	0.06

	Habitat + Lek duration	Gamma	log	5844.13	5.00	0.06
	Habitat * Lek duration	Gamma	log	5844.26	5.13	0.06
	Habitat * Lek duration + FA-river distance	Gamma	log	5844.45	5.33	0.05
	Habitat * FA-river distance	Gamma	log	5845.15	6.02	0.04
	Habitat + FA-river distance	Gamma	log	5847.87	8.75	0.01
	Habitat	Gamma	log	5848.75	9.63	0.01
	FA-river distance	Gamma	log	5913.41	74.29	0.00
	FA-river distance + Lek duration	Gamma	log	5915.45	76.33	0.00
	Null model	Gamma	log	5925.06	85.93	0.00
	Lek duration	Gamma	log	5927.08	87.96	0.00
FA-revisitation probability	**FA duration**	binomial	logit	**316.13**	**0.00**	**0.48**
	FA duration + Habitat	binomial	logit	318.07	1.94	0.18
	FA duration + FA-river distance	binomial	logit	318.14	2.01	0.18
	Habitat * FA-river distance + FA duration	binomial	logit	319.65	3.52	0.08
	Habitat + FA-river distance + FA duration	binomial	logit	319.88	3.75	0.07
	Habitat	binomial	logit	361.89	45.76	0.00
	Habitat * FA-river distance	binomial	logit	364.84	48.71	0.00
	Habitat + FA-river distance	binomial	logit	366.31	50.18	0.00
	FA-river distance	binomial	logit	371.40	55.27	0.00
	Null model	binomial	logit	374.50	58.37	0.00

Habitat: two habitat types (i.e. agricultural lands and the managed rainforest) associated to a specific location. Location-river distance: the closest distance between a given location and the river. Lek duration: the total duration spent in the lek by a bat during the night. FA-river distance: the closest distance between a given foraging area (FA) and the river. FA duration: the total duration spent in a given FA by a bat during the night. Null model: intercept-only model. Each model was a GLMM (computed with 'lme4' R package) for which the error-distribution family and link function are specified. A random intercept effect according to individuals was added in all models. The random slope according to individuals was added for each predictor only if no convergence issues occurred due to this effect for any other model belonging to the same analysis – as follows:

the location-river distance for the ‘Probability of use’ (RSF) model, the roost-lek distance for the ‘lek-visitation probability’ model, and the lek duration for the ‘number of FAs’ model. Quantitative explanatory variables were centred and scaled. AICc: the Akaike's information criterion corrected for small sample sizes. ΔAICc: the difference in AICc between any model and the model with the lowest AICc. ωAICc: may be considered as the probability that a given model is the best approximation (Akaike weight). The model retained is shown in bold for each response variable (additional details are given in the main text).

Table S3.5.2. Estimates with their 95% confidence interval (CI) resulting from the model retained for foraging habitat selection pattern of the population studied, and for mating and foraging activity patterns of individuals during the night.

Pattern	Response variable	Parameter	Mean estimate	CI (95%)	Figure
RSF					
	Probability of use	Location-river distance	$-1.27E^{-3}$	$-1.82E^{-3}$;$-7.12E^{-4}$	Figure 3.2
		Habitat	2.69	2.64;2.73	
		Location-river distance:Habitat	$4.51E^{-4}$	$1.15E^{-3}$;$1.95E^{-3}$	
Mating activity					
	Lek-visitation probability	Intercept	-0.83	-2.50;0.84	Figure 3.3
		Roost-lek distance	-2.55	-4.45;-0.65	
	Lek duration	Intercept	5.17	4.79;5.54	Figure 3.4
		Roost-lek distance	-0.43	-0.61;-0.25	
Foraging activity					
	FA-lek distance	Intercept	8.7	8.50;8.89	Figure 3.5
		Habitat	-1.51	-1.62;-1.41	
		Lek duration	0.13	0.01;0.24	
		Habitati:Lek duration	-0.23	-0.35;-0.12	
	Number of FA	Intercept	0.53	0.27;0.78	Figure 3.6
		Habitat	-0.37	-0.55;-0.19	
		HabitatFor:Lek duration	-0.42	-0.65;-0.20	
		HabitatAgri:Lek duration	0.03	-0.18;0.25	

FA duration	Intercept	4.7	4.44;4.96	Figure 3.7
	Habitat	0.91	0.71;1.11	
	FA-river distance	0.13	0.02;0.24	
	Habitat:FA-river distance	-0.16	-0.27;0.05	
	Lek duration	-0.33	-0.56;0.09	
FA-revisitation probability	Intercept	2.26	1.57;2.96	
	FA duration	2.32	1.45;3.18	

Habitat: parameter associated to the type 'agricultural lands' ('the managed rainforest' being the implicit reference level in the intercept component). Location-river distance: the closest distance between a given location and the river. Roost-lek distance: the distance between the roost used by a bat during the night and the lek. Lek duration: the total duration spent in the lek by a bat during the night. FA-river distance: the closest distance between a given foraging area (FA) and the river. FA duration: the total duration spent in a given FA by a bat during the night. **See Table S3.5.1** for more details about models. Values of intercept were not reported for RSF pattern (fixed intercept; see the main text). Estimated marginal means were used to provide the adjusted estimates presented in the table and to obtain effect plots showing adjusted predictions for each model retained ('ggeffect' R package). The 'Figure' column refers to the figure (effect plot) number in the main text.

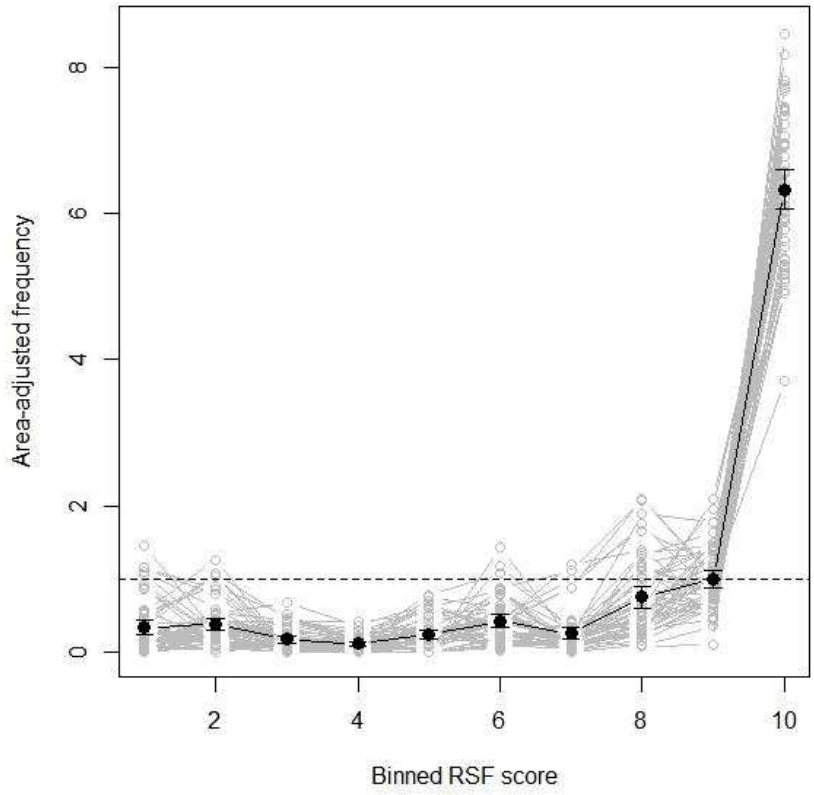


Figure S3.5. RSF model validation, following (Boyce et al., 2002). Lines with open circles correspond to each iteration (10 iterations). The line with black dots shows the mean of these iterations. An area-adjusted frequency of 1 would indicate that cross-validated use locations occurred at rates expected by chance.

Reference

Boyce, M.S., Vernier, P.R., Nielsen, S.E., Schmiegelow, F.K.A., 2002. Evaluating resource selection functions. Ecol. Model. 157, 281–300. https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00200-4

4. Article 3: Fruit bat community use of human-modified tropical forest in Ebola-prone region of central Africa

Elodie SCHLOESING[*,1,2,3], Hélène M. DE NYS[1,4], Julien CAPPELLE[1,2], Morgane LABADIE[1,2,3], Mathieu BOURGAREL[1,4], Roch NINA[3], Frida MOUITI MBADINGA[3], Wilfrid NGOUBILI[3], Danficy SANDIALA[3] and Alexandre CARON[1,5].

[1] Université de Montpellier, Montpellier, France

[2] CIRAD, UMR ASTRE, F-34398, Montpellier, France

[2] Université Marien Ngouabi, Brazzaville, République du Congo

[3] UMR ASTRE, CIRAD, RP-PCP, Harare, Zimbabwe

[4] Faculdade de Veterinaria, Universidade Eduardo Mondlane, Maputo, Mozambique

Abstract

Introduction: In equartorial Africa, several fruit bat species are known to coexist in landscapes used by humans. Some of them are involved in Ebola virus epidemiology, which cause severe disease in human populations. After several outbreaks in regions characterized by a low-human density, little is known about the role of bat species in the maintenance and transmission of Ebola viruses to humans. Human-modified landscapes could shape the structure of bat communities and select community composition favorable to Ebola transmission.

Methods: We aim at characterizing the impact of a low-level of human-induced forest modification at a local scale on fruit bat community. We conducted inventory surveys based on net captures in several forest and small village plots in an equatorial rainforest region of the Republic of Congo that was the epicenter of an Ebola outbreak from 2003 to 2005. Based on the overall species pool, we used a joint species distribution model (HMSC) to explore how species responded to environmental covariates.

Results: Four of the seven species detected showed a positive response to the village habitat, and two of which are linked to the Ebola virus. Phylogenetic relationships explained a small part of species response, suggesting the existence of flexible foraging-related traits that are not shaped by phylogenetic history. Species associations at the broader local scale showed a moderate structure based on a latitudinal gradient, which may be explained since the forest habitat transited to grassland further south of the study site. Bat species richness had a small tendency to be higher in villages, indicating that re-growth vegetation and domesticated trees attracted a large number of species and individuals.

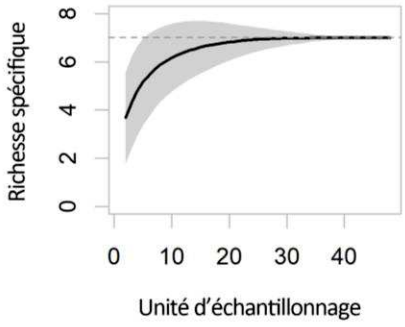
Conclusions: Our results suggests that a low-level of human-induced changes in forest habitat strongly influence the fruit bat community structure, potentially impacting condition for the transmission of pathogen, as well as disease emergence in humans.

4.1 Synthèse

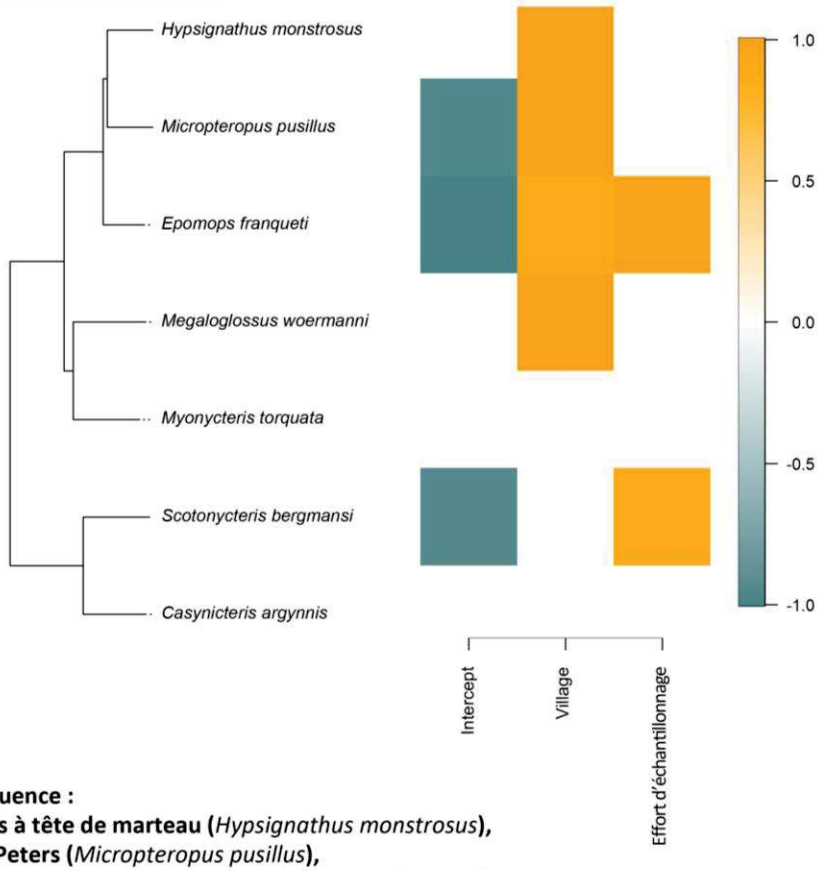
Utilisation conjointe des habitats par une communauté de chauves-souris frugivores

Richesse spécifique

Le nombre total d'espèces de chauves-souris frugivores présentes dans la zone étudiée est estimé à 7.02, d'après sept espèces capturées au cours de 48 nuits de capture (unités d'échantillonnage).

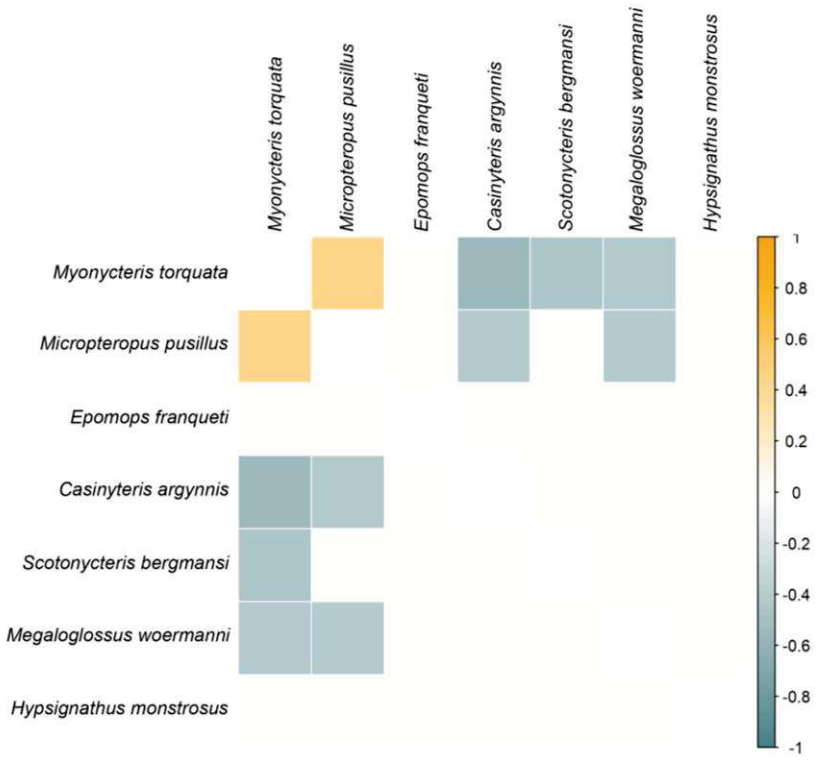


Effet de l'habitat sur l'occurence des espèces



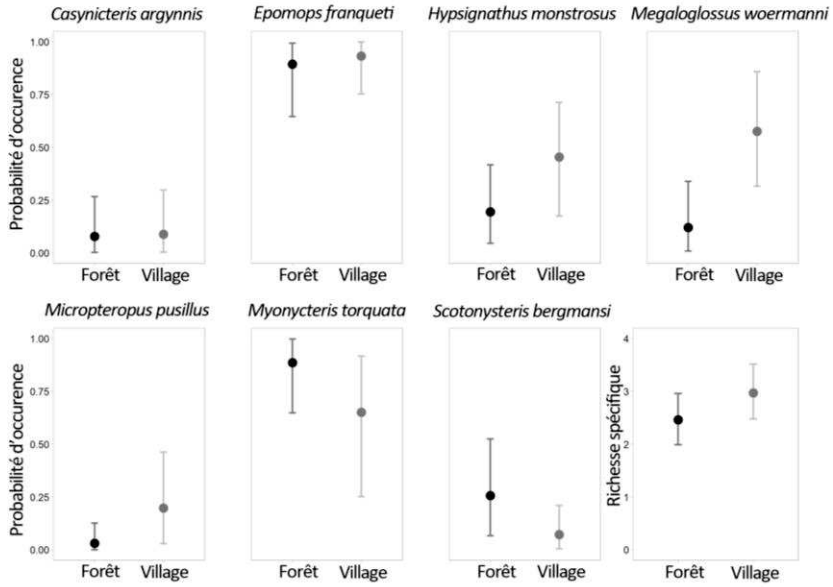
La propabilité d'occuence :
- de la chauve-souris à tête de marteau (*Hypsignathus monstrosus*),
- du microptère de Peters (*Micropteropus pusillus*),
- de la chauve-souris à épaulettes de Franquet (*Epomops franqueti*),
- de la chauve-souris de Woermann (*Megaloglossus woermanni*),
est plus importante dans les villages en comparaison à la forêt.

Association spatiale entre les espèces



La chauve-souris de Woermann (*Megaloglossus woermanni*), la chauve-souris de Bergman (*Scotonycteris bergmansi*) et la roussette à palais court (*Casinycteris argynnis*) ont tendance à être présentes ensemble, mais pas avec le microptère de Peters (*Micropteropus pusillus*) et la chauve-souris frugivore à collier (*Myonycteris torquata*).

Prédiction de l'occurence des espèces



La prédiction de l'occurence des espèces dépend de leur réponse au type d'habitat, mais indique également les espèces communes ou rares.

4.2 Abstract

Introduction: In tropical Africa, several fruit bat species are known to coexist in landscapes used by humans. Some of them are involved in Ebola virus epidemiology, which cause severe disease in human populations. After several outbreaks in regions characterized by a low-human density, little is known about the role of bat species in the maintenance and transmission of Ebola viruses to humans. Human-modified landscapes could shape the structure of bat communities and select community composition favorable to Ebola transmission.

Methods: We aim at characterizing the impact of a low-level of human-induced forest modification at a local scale on fruit bat community. We conducted inventory surveys based on net captures in several forest and small village plots in an equatorial rainforest region of the Republic of Congo that was the epicenter of an Ebola outbreak from 2003 to 2005. Based on the overall species pool, we used a joint species distribution model (HMSC) to explore how species responded to environmental covariates.

Results: Four of the seven species detected showed a positive response to the village habitat, and two of which are linked to the Ebola virus. Phylogenetic relationships explained a small part of species response, suggesting the existence of flexible foraging-related traits that are not shaped by phylogenetic history. Species associations at the broader local scale showed a moderate structure based on a latitudinal gradient, which may be explained since the forest habitat transited to grassland further south of the study site. Bat species richness had a small tendency to be higher in villages, indicating that re-growth vegetation and domesticated trees attracted a large number of species and individuals.

Conclusions: Our results suggests that a low-level of human-induced changes in forest habitat strongly influence the fruit bat community structure, potentially impacting condition for the transmission of pathogen, as well as disease emergence in humans.

4.3 Introduction

The emergence and re-emergence of infectious diseases from wildlife is of particular concern for animal conservation (McKnight et al., 2017), human economy and health (Belay et al., 2017). The understanding of pathogen maintenance and transmission mechanisms is complex since most infectious diseases from wildlife emerge from multi-species host systems (i.e. pathogen ecology involving several hosts; Buhnerkempe et al., 2015; Caron et al., 2015). Species communities, an assemblage of species occurring in the same place at the same time (Roughgarden, 2009), are likely to share the same pathogens depending on their phylogenetic relatedness or their biotic interaction (Han et al., 2016). community composition emerge from each species-specific response to local stochastic events, but depends essentially on their ecological requirement (i.e. ecological niche; Grinnell, 1917), that may also be related to species traits and phylogenetic relationship (Driscoll and Weir, 2005; Nowakowski et al., 2018). Overall, species communities are characterized by their species richness and phylogenic structure, as well as species associations and biotic interactions (Johnson et al., 2015). All these levels of biological organization have a direct influence on the host-to-host transmission of pathogens, either increasing or decreasing pathogen transmission and maintenance (Estrada-Peña et al., 2014; Ostfeld and Keesing, 2012). As an example, the transmission of a pathogen is likely to decrease in high diverse communities where lower-quality hosts limit the abundance of suitable hosts (i.e. dilution effect; Halsey, 2019), but essentially depend on each species-specific competence i.e., their ability to transmit pathogen to other hosts via their behaviors (Barron et al., 2015) or physiological traits (Martin et al., 2016).

The modification of habitats by humans (e.g., via logging or agricultural intensification) is reported to influence behavior, movement, contact between species, as well as host community composition (Gottdenker et al., 2014). Habitat modifications lead to different degrees of native vegetation loss and habitat fragmentation (Lindenmayer and Fischer, 2006). Species-specific response to such changes depends on their phenotypical or behavioral abilities to benefit from a wide range of resources (Liu et al., 2021; Pacifici et al., 2020). While species specialized on native vegetation are usually affected negatively, generalist species, or open area species, typically expand their spatial distribution (Devictor et al., 2008). These

changes have a cascading impact on species host communities (Barnes et al., 2017), creating or modifying human-wildlife interfaces and the likelihood of disease transmission between wildlife, domestic animals and humans (Gottdenker et al., 2014; Kessler et al., 2018; Patz et al., 2004). Empirical studies focusing on important zoonotic diseases, such as Malaria and Lyme diseases, supported this theory by showing a direct link between forest loss and fragmentation, an increase in host species density, and human disease cases (Pongsiri et al., 2009; Berazneva and Byker, 2017). However, environmental and biological factors governing the structure of host communities and impacting pathogen circulation need to be clarified for numerous infectious diseases emerging from wildlife (Johnson et al., 2015).

This is the case for Ebola virus disease, which causes severe or fatal hemorrhagic fever in humans (Heymann et al., 1980). Since the first outbreak of Ebola virus disease in 1976, 34 outbreaks have occurred in 11 African countries (Rugarabamu et al., 2020), and the most severe outbreaks have been causing long-term negative impacts on public security and health services (Masresha et al., 2020; Rohan and McKay, 2020). African fruit bats (i.e. included in Pteropodidae family) encompass an assemblage of fruit and nectar eating bats, represented by 28 species in mainland Africa (Monadjem et al., 2020). Some of them are important hosts for emerging viruses (e.g., Marburg virus, Ebola viruses (EBOVs)) or viruses closely related to those which have emerged on other continents, including SARS-related coronaviruses (SARSr-CoVs) and henipaviruses (HNVs). While the role of African fruit bats in the ecology of Ebola viruses as maintenance hosts remains unclear, evidence of infection was confirmed in eight species via the presence of antibodies or RNA (Caron et al., 2018; De Nys et al., 2018). Because prevalence in bat populations is low and the detection of viral RNA is rare, a brief and intermittent infection is the most likely pattern observed in bat populations (De Nys et al., 2018). Yet viral transmission from bats to human was strongly suspected for at least one outbreaks, via direct contact with bats consumed as bush meat (Leroy et al., 2009). Transmission via the consumption of fruits contaminated by infected bodily fluids (e.g., saliva, urine, or feces) also might be possible since people from villages often consume fruit chewed by animals (Baudel et al., 2019).

Fruit bats species are very sensitive to the modification of their habitat, and especially to forest loss and fragmentation. Several studies on south American fruit bats (i.e. Phyllostomidae family) reported contrasted effects on species occurrence, depending on their

tolerance to disturbance and ecological requirement (Avila-Cabadilla et al., 2012). A decrease in species richness is typically observed beyond a given threshold of forest degradation (Ávila-Gómez et al., 2015; Muylaert et al., 2016), and closely related species have a tendency to share a similar response, leading to clustered phylogenetic assemblage (Frank et al., 2017). Overall, species assemblage also depends on landscape-scale effects (e.g., degree of forest fragmentation; Rocha et al., 2017), and the local presence of key food resources (Laurindo et al., 2019). Depending on eco-regional contexts (Lee-Cruz et al., 2021), most index cases of Ebola virus epidemics are associated with both recent forest loss and high human density (Olivero et al., 2017; Schmidt et al., 2017), or with tropical evergreen forests and very low human density (Judson et al., 2016; Schmidt et al., 2017). A regional-level study reported that four species linked to the Ebola virus are favored by human-induced habitat changes (e.g., rural landscape with high human population density), and highlighted an overlap between their distribution and the occurrence of Ebola virus outbreaks (Olivero et al., 2017). However, very little is known about the response of Pteropodidae species at lower level of habitat transformation.

We investigated, at local level, the role of low-level human-induced forest modification on the structure of a central African fruit bat community. Overall, we hypothesized that some fruit bats are attracted by habitats related to areas inhabited by humans, and therefore, may impact the transmission of pathogens (e.g., high species occurrence may favor hunting events or human consumption of a fruit previously chewed by a bat), as well as disease emergence in humans. We conducted an inventory survey in several forest habitats and small village plots in an equatorial rainforest region, that was the epicenter of an Ebola outbreak from 2003 to 2005 (Nkoghe et al., 2011; Rouquet et al., 2005). (1) We described species composition and estimated species richness at the overall local scale. Then, (2) we evaluated species response to the village habitat (i.e. tendency to higher or lower species occurrence probability), and to what extent this response reflected the phylogenetic relationships of bats. We expected that species responding positively to human features at their distribution scale would show the same tendency for the village habitat. In addition, (3) we described the species association patterns that are not explained by habitat filtering. Finally, (4) we predicted species occurrence and richness in forest and village habitats. We expected higher occurrences of species in villages for those responding positively to human-feature to their distribution scale.

We made no prediction about species richness, since species pool at the broader local scale was unknown at the beginning of the study.

4.4 Methods

Study region

The study was conducted in the western region of the Republic of Congo (Kellé district, 'Western Cuvette' department; **Figure 4.1**). The region is dominated by a rainforest managed since 2008 that includes primary and secondary forest patches (dominant species: mainly *Santiria trimera*, *Scyphocephalium ochocoa* and *Plagiostyles africana*). Several small villages are nested in the landscape (mean ± SD; 202 ± 168 inhabitants; range: 37-496) surrounded by agricultural lands that correspond to patchworks of secondary vegetation successions (i.e. re-growing vegetation following the cessation of farming) and fields (e.g., manly manioc *Manihot esculenta*). In addition, many cultivated trees are dispersed near villages: i.e., bananas and plantains (*Musa spp.*), papayas (*Carica papaya*), ananas (*Ananas comosus*), avocado (*Persea Americana*), safou trees (*Dacryodes edulis*), oil palm (*Elaeis guineensis*), soursop (*Annona muricata*), breadfruit (*Artocarpus altilis*), citruses (*Citrus spp.*) and cacao trees (*Theobroma cacao*).

Data collection

Bats were sampled in six forest and six village plots (each with a surface of 10 ha; **Figure 4.1**). The village plots correspond to areas of inhabitation and their immediate surrounding (i.e. cultivated trees, secondary vegetation and fields). Forest and village plots were spatially distributed in six pairs (closest distance to other pairs based on village coordinates: mean ± SD; 7.1 ± 1.6 km; range 3.7 – 12.8) including one plot of each habitat (distance between paired plots: 1.7 ± 0.8 km; range 0.6 – 2.9). Main tree species providing suitable food resource for bats (based on interview of local people and field observations) are *Uapacca spp.*, *Plagiostyles africana*, *Dacryodes spp.*, *Coelocaryon spp.*, *Scyphocephalium ochocoa* in forest plots, and *Musanga cecropioides*, *Plagiostyles africana*, *Ficus spp.*, *Coelocaryon spp*. and some cultivated trees in village plots (i.e. *Musa spp.*, *C. papaya, P. Americana*, *A. muricata*, *A. altilis* and *D. edulis).* Each plot was visited 3 to 5 nights across the major rainy season and the minor dry

season (between September 2019 and January 2020), which correspond to an important annual fruiting period for native forest trees in similar regions (Adamescu et al., 2018; Gautier-Hion et al., 1985). More precisely, all plots were sampled once and twice during the early (September) and late (November – December) major rainy season, respectively. Half of the plots were sampled twice during the minor dry season (January). Paired plots were sampled during the same nights, except at two occasions during two consecutive nights because of insufficient staffing. A mean of 3.06 ± 0.32 (mean ± SD; range 3 – 5) mist nets covering a surface of 178 m^2 ± 52 (range 96 – 269; side of square mesh: 3 to 6 cm) were used at the plot level. Both ground (< 7 m) and canopy nets (7–20 m) where used to account for unequal distribution

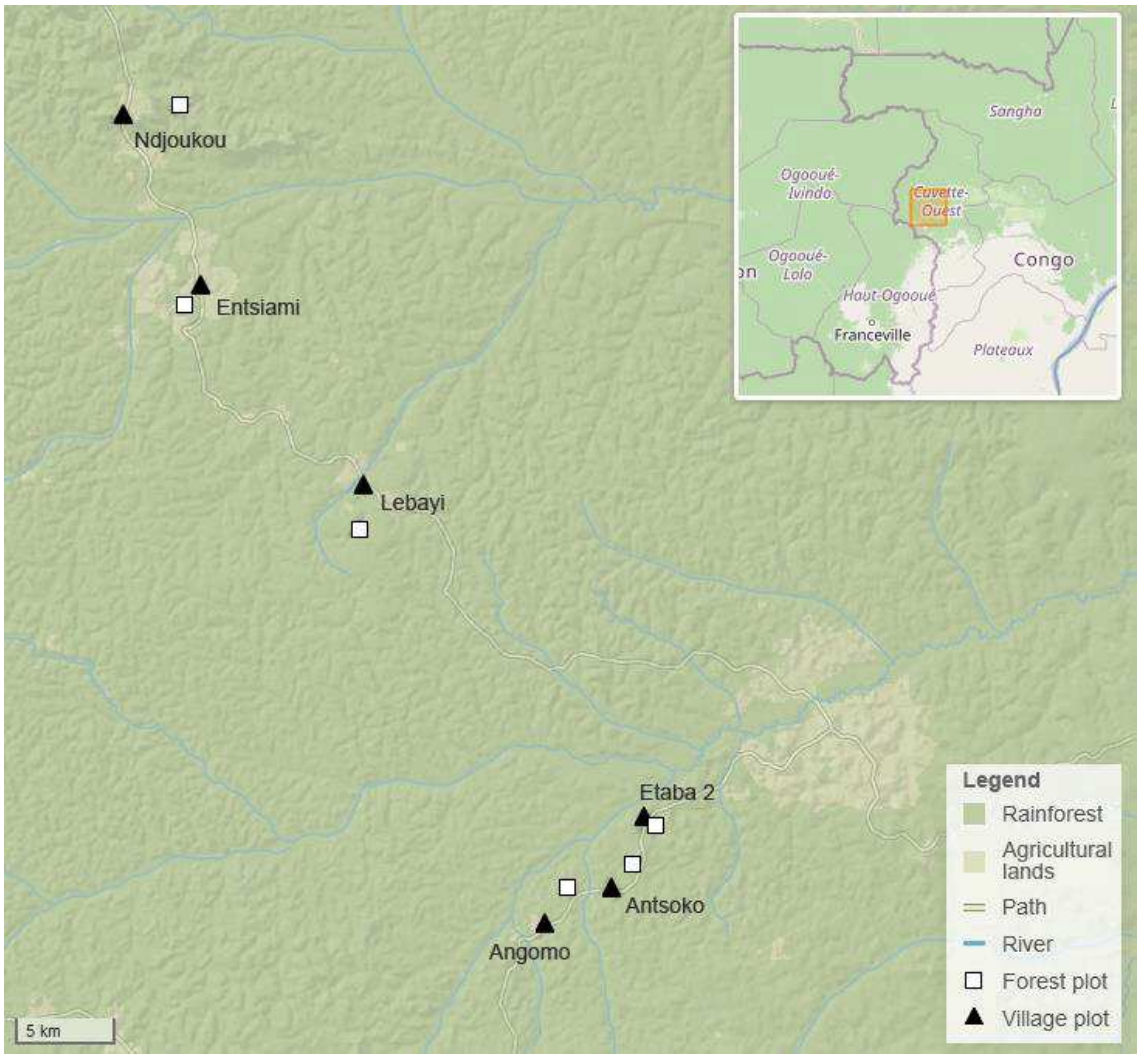


Figure 4.1. Map of the rainforest study area in the Republic of Congo (Kellé district, 'Western Cuvette' department). Black triangles and white squares represent the location of the six villages and six forest plots where bats were sampled, respectively. Villages names were reported on the map. The mini map shows the transition between forest and grassland along a latitudinal gradient.

of some fruit bats species across vertical strata (Bernard, 2001). Nets were generally placed through corridors used as flight paths without any food resources. Depending on opportunities, nets were sometimes placed through corridors near a fruiting tree (mainly African Corkwood Tree *Musanga cecropioides* and fig trees *ficus spp.*) to increase the probability of capture. The nets were opened for six hours starting at dusk (18:00 ± 24:00 h approximately), except when heavy rains decreased fruit bats activity (Voigt et al., 2011). Nets were visited every 15 min during the opening time. Bats were handled in accordance with guidelines approved by the American Society of Mammalogists (Sikes and Gannon, 2011; Sikes and the Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists, 2016). Individuals were identified using the field guide of ACR (2019, 2007) and Monadjem et al. (2010).

Statistical analysis

The analysis was based on 413 captured individual bats, which belong to seven species. We considered one night-time visit to one study plot as our sampling unit (n = 48 sampling units). Then, we computed the presence-absence data of each of the seven species. The sampling effort at the plot level was also calculated by multiplying the surface area of the nets and the total duration of their opening (Straube and Bianconi, 2002).

Statistical analyses were performed using R version 4.0.3 (R Core Team, 2020). To assess whether we reached the expected species richness of the studied area, a nonlinear self-starting species accumulation model was fitted using the 'vegan' package (Dixon, 2003). We used 'random' method and 10000 permutations. The sampling effort was added in the model to account for imperfect detection. Complementary, we extrapolated species richness using Chao's estimator (Chao, 1987).

To answer to the main study questions about bat community, the data was analyzed with Hierarchical Modelling of Species Communities (HMSC; Ovaskainen et al., 2017). HMSC is a joint species distribution model fitted with Bayesian inference (Warton et al., 2015) which involves a hierarchical structure examining how species respond to environmental covariates as a function of species traits and phylogenetic relationships (Abrego et al., 2017). HMSC additionally inform on residual species associations patterns related to spatial or temporal structure of the study design, once the influence of environmental covariates was removed

(Ovaskainen et al., 2016). We applied a probit regression model in which the response variable was the presence-absence data of the seven species in each plots. The habitat type was used as a fixed effect and the sampling effort was also included. While species-level traits are currently poorly documented for the species included in our study (Bielby et al., 2007), we examined if variation in species response to environmental covariates was phylogenetically structured, i.e., if closely related species had more similar responses. We included a phylogenetic tree based on complete mitochondrial genomes as quantitative phylogenetic data (Hassanin et al., 2020). Close distance between the communities may increase community similarity (Soininen et al., 2007), thus we included the spatial coordinates of plots as random effect. Furthermore, seasonal variation in food availability are a main driver of change in bat community structure overtime (Klingbeil and Willig, 2010; Pereira et al., 2010). The seasons covered by our study correspond to an important annual fruiting period for native forest trees in similar regions, which did not support high variation in availability of fruits (Adamescu et al., 2018; Gautier-Hion et al., 1985). We thus expected that community composition did not vary over the studied period, but we considered the Julian date as temporal random effect to account for other temporal variations (e.g., fieldwork experience, climatic conditions). Both spatial and temporal random effect were implemented through the predictive Gaussian process for big spatial data (Tikhonov et al., 2020a).

The HMSC models were fitted with the 'Hmsc' package (Tikhonov et al., 2020b). The posterior distribution was sampled with 2 Markov Chain Monte Carlo (MCMC) chains, each of which was run for 15000 iterations, of which the first 5000 were discharged as transient. The chains were thinned by 100 to yield 100 posterior samples per chain. The MCMC convergence was examined using the potential scale reduction factors of the β-parameter (Gelman and Rubin, 1992). We computed the explanatory and predictive powers of the probit models using Tjur's R^2 (Tjur, 2009) and AUC (Pearce and Ferrier, 2000) values. Model predictions based on models fitted to all data were used to compute explanatory power. Complementary, 2-fold cross-validation was performed to compute the predictive power of the model. We computed a variance partitioning among the fixed and random effects to quantify the drivers of community structure. To address our main study question, we examined whether species responded positively or negatively to the village habitat, with at least 95% posterior probability. Then, we assessed associations for species pairs at the scale that are not explained

by habitat filtering, as a function of spatial and temporal random effects with a threshold level of 0.70. Complementary, a graphic method in **Supporting information 4.1** – **Figure S4.1.3** explored patterns of species distribution along a latitudinal gradient, with the assumption that the landscape transition to grasslands further south of the studied area (**Figure 4.1**) might influence the spatial composition of species community via an edge effect (Murcia, 1995). Finally, we predicted the species richness and their occurrence probability in each habitat type using the parameterized model.

4.5 Results

Fruit bats species richness of the studied area was estimated at 7.02 species (**Figure 4.2**). The potential scale reduction factor for the β-parameter was on average (mean ± SD) 1.01 ± 0.02, indicating that HMSC model achieves a satisfactory convergence (i.e. approached 1). The explanatory and the predictive power (Tjur R^2 (AUC)) of the model were on average 0.24 (0.90) and 0.13 (0.71), respectively. Variance partitioning indicated that the habitat type explains a large part of the variation in the presence-absence model (76.2%; **Supporting information 4.1** – **Figure S4.1.1**), followed by the spatial coordinates of the plots (13.0%) and the Julian date

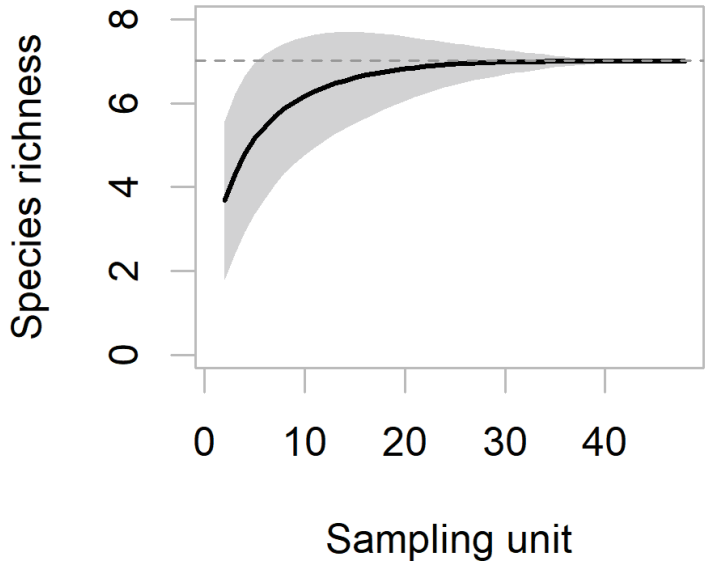


Figure 4.2. Species accumulation curves resulted from a nonlinear self-starting species accumulation model. Models were fitted using 'random' method and 10000 permutations (see the Method for further details). Shadow area represents standard error. The dotted line represents the estimated species richness of the studied area (7.02).

(10.8%). Four species showed a positive response (i.e. higher occurrence probability) and three showed a neutral response to the village habitat with at least 95% posterior probability (**Figure 4.3**). Two species had a greater probability to be detected with an increased sampling effort (**Figure 4.3**). The species response to the habitat type depended little on phylogenetic signal (ρ = mean ± SE; 0.19 ± 0.03). Residual species-to-species association at the spatial random level showed a moderate structure **(Figure 4.4**). The Woermann's fruit bat (*Megaloglossus woermanni*), the Bergmans' fruit bat (*Scotonycteris bergmansi*) and the short-palated fruit bat (*Casinycteris argynni*) tended to occur together but not with the Peters's dwarf epauletted fruit bat (*Micropteropus pusillus*) and the little collared fruit bat (*Myonycteris torquata*). Complementary, the graphic method reveals that the occurrence of some species increased south or north of the broader local scale (**Supporting information 1** – **Figure S4.1.3**). Residual species to-species association at the temporal random level showed no clear structure (**Supporting information 1** – **Figure S4.1.2**). The probability of occurrence differed among habitat types accordingly to species-specific response to habitat feature, but also pinpointed different degrees of commonness or rarity among species (**Figure 4.5**). The species community model showed a small tendency of higher species richness in villages (**Figure 4.5**).

4.6 Discussion

Our study improved the knowledge about the community composition of fruit bats in a rainforest region of Central Africa disturbed by a low level of human modifications and Ebola -prone. Overall, we demonstrated that the village is a suitable habitat for all species, and particularly attractive for a majority of them.

We observed nearly all species (seven) of the expected fruit bat diversity at the broader local scale (7.02 expected from the accumulation curve; **Figure 4.2**). Our study provides an accurate estimation of fruit bat community composition originally adapted to equatorial forest biome in Africa, completing epidemiological studies on bat in nearby localities (Pourrut et al., 2009, 2007) . Additionally, our study confirms the presence of the short-palated fruit bat (*Casinycteris argynnis*) inside the Republic of Congo boundaries, since this had not been clearly reported in the literature yet (Bates et al., 2013; Pourrut et al., 2009).

A partitioning of variance among fixed effects revealed that habitat type was the most important variable in explaining species occurrences (**Supporting information 4.1 – Figure S4.1.1**; from 52% to 88% depending on species). The hammer-headed bat (*Hypsignathus monstrosus*), the Franquet's epauletted fruit bat (*Epomops franqueti*), the Peters's dwarf epauletted fruit bat (*Micropteropus pusillus*), the Woermann's fruit bat (*Megaloglossus woermani*) responded positively to villages and it surrounding, which is consistent with

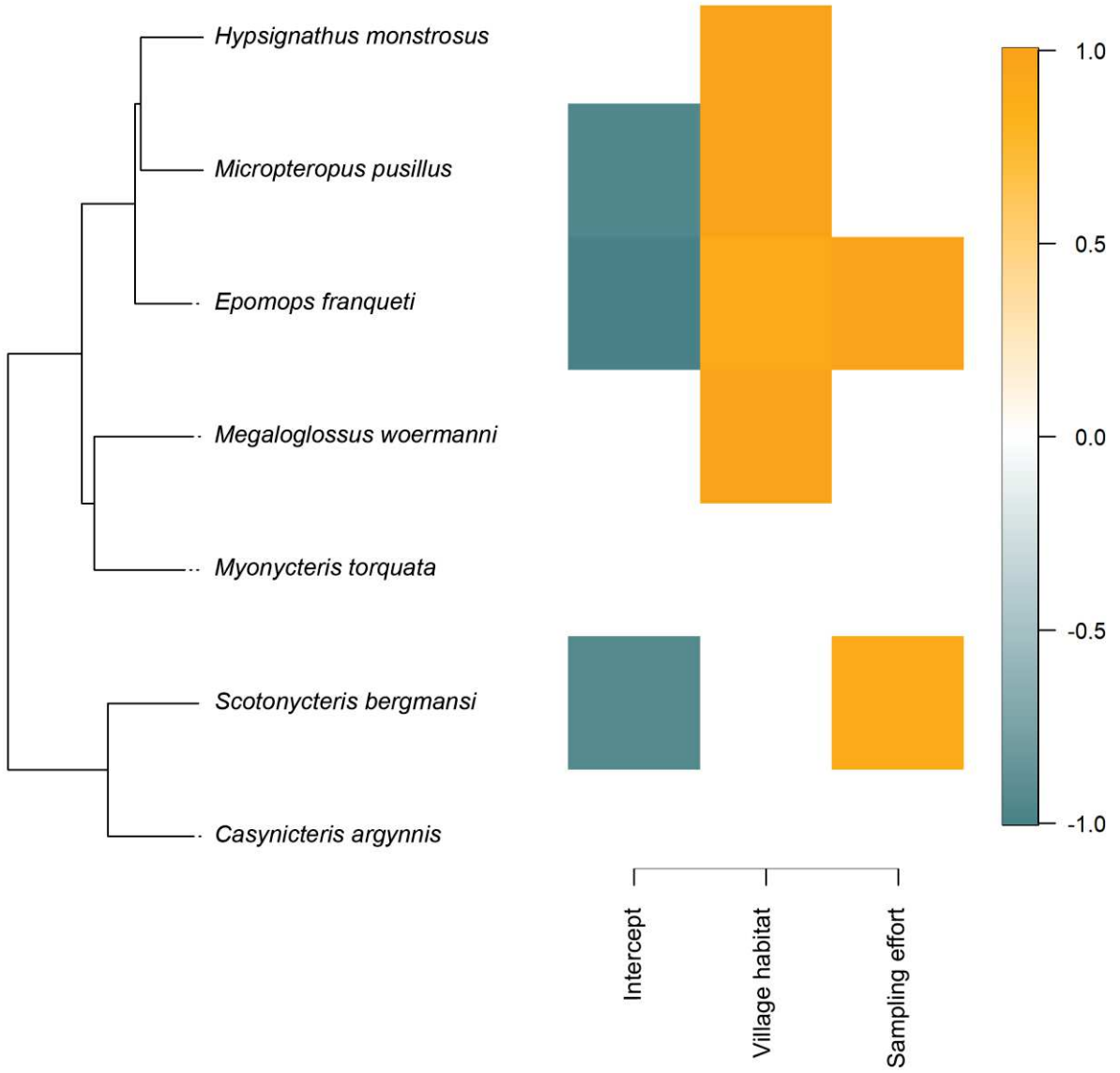


Figure 4.3. Heatmap of the estimated species niches. Orange and blue colors show the parameters that were estimated to be positive and negative, respectively, with at least 95% posterior probability. A positive or negative coefficient means that a level of a predictor (or it increase if numerical) leads to an increase or a decrease in the species occurrence probability, respectively. Phylogeny of species based on complete mitochondrial genomes is represented on the left.

existing knowledge on species-specific responses to a higher level of human induced habitat modification. More precisely, Olivero et al. (2020) found that *E. franqueti* are favored by agricultural lands, and *M. woermanni* and *M. pusillus* were positively associated to landscapes with disrupted forest. Despite the fact that there is no conclusion for *H. monstrosus* because of possible sampling bias, the species was reported in habitats ranging from primary forest to urban area (Bradbury, 1977; Niamien et al., 2015; Olson et al., 2019). In addition, species showing a neutral response to villages in our study were associated to forest areas at their distribution scale. The little collared fruit bat (*Myonycteris torquata*) and *C. argynnis* were also reported in fragmented forest landscapes (Bergmans, 1990; Waghiiwimbom et al., 2020) but not in large cities (Aellen and Brosset, 1968). Little is known about the capacity of the Bergmans' fruit bat (*Scotonycteris bergmansi*) to persist in degraded forest habitats, and population declines are expected with deforestation (IUCN, 2020; Monadjem et al., 2010). In line with our results, a recent study based on GPS data in the same studied area revealed that *H. monstrosus* prefer to forage on agricultural lands (including villages) than in the rainforest (Schloesing et al., in prep.). These similar findings support that the methodology employed in this work was relevant to identify part of a species response to habitat features, despite the possible influence of sampling bias (e.g., different degrees of net avoidance or nighttime activity in species; Trevelin et al., 2017; Wordley et al., 2018).

Overall, our results highlight that a low level of forest modification by humans has an important effect on bat community structure. Native secondary vegetation, re-growing following forest clearing, in our studied villages is characterized by fruiting trees that are key resources for frugivorous species (notably the dominant species African Corkwood Tree *Musanga cecropioides*, but also fig trees *Ficus spp*.; Shanahan et al., 2001; Yamakoshi, 1998). Cultivated trees may also provide highly concentrated food, such as bananas and plantains (*Musa. spp*) or flowers frequently visited by the nectarivorous species *M. woermanni* (Vaglio et al., 2011; personal obs.). Since villages and agricultural lands represent small patches surrounded by thick forest, we suggest that capabilities for early inter- or intra-individual foraging specialization, as well as individual flexibility are main drivers of the observed species-specific niches (da Silva et al., 2008; Kerches-Rogeri et al., 2020; Law, 1993). Because phylogenetic relationship explained 19.5 % of the variation among species response to habitat, we suggest that flexible foraging-related traits (e.g., morphological, behavioral or

digestive) not shaped by phylogenetic history may explain the foraging specialization or flexibility mentioned above (Abrams, 2010; Saldaña-Vázquez, 2014).

Location and sampling date during the studied period had a weak effect on species association patterns (**Figure 4.3** and **Supporting information 4.1** – **Figure S4.1.2**). At the spatial scale, the species sorted essentially into two groups (with 70% posterior probability). *M. woermanni, S. bergmansi* and *C. argynnis* tended to occur together but not with *M. pusillus* and *M. torquata.* Both *H. monstosus* and *E. franqueti* showed no clear association with the precedent groups, i.e., have a tendency to have no spatial structure. The latitudinal gradient influenced the composition of bat community, with a peak of African bat richness near the

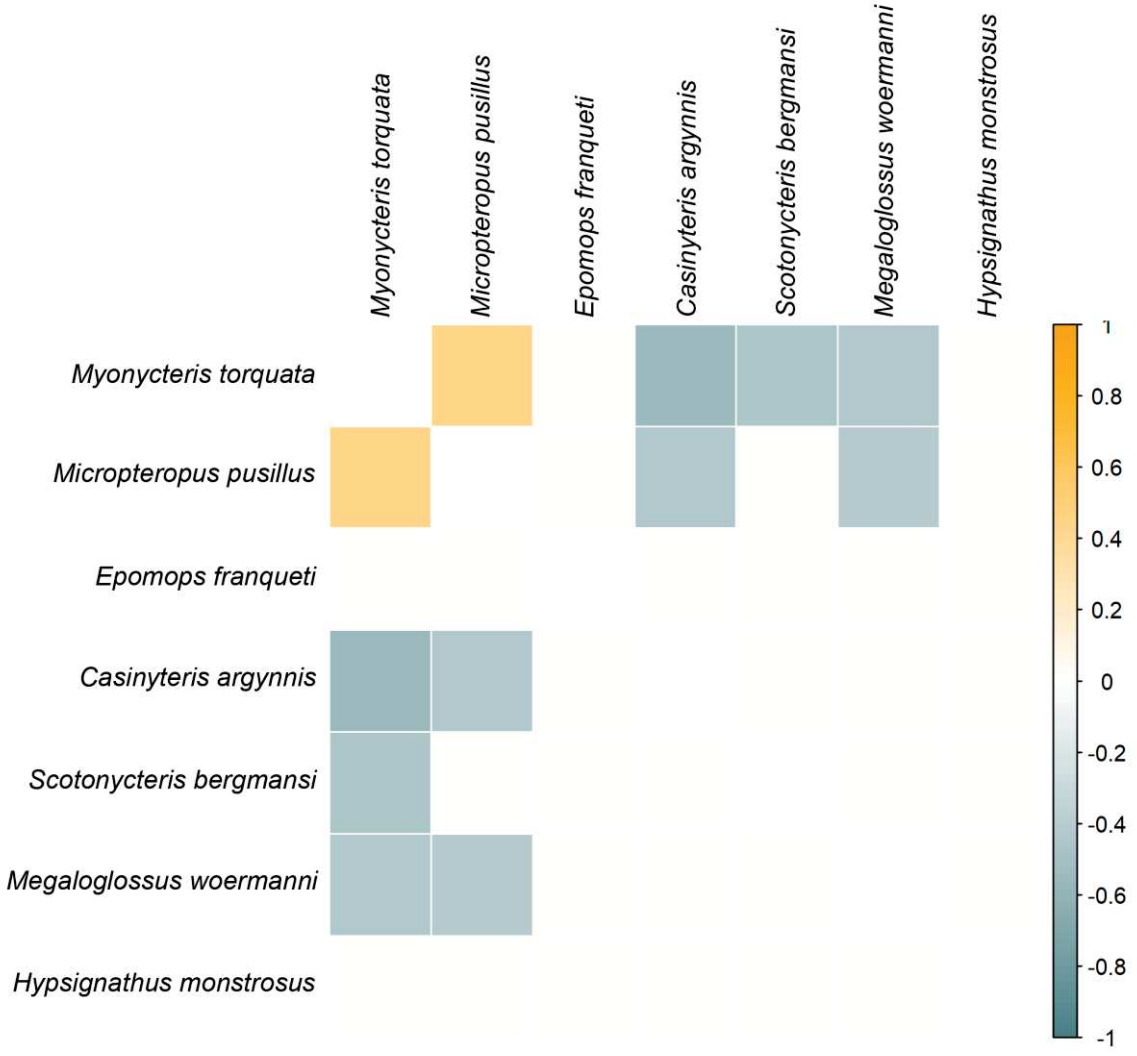


Figure 4.4. Residual species-to-species associations as a function of spatial random effect with at least 70% posterior probability. Species pairs show either a positive (orange) or negative (blue) association. The remaining cases are shown by white.

equator (Herkt et al., 2016). The north-south distance of our studied area was too small to observe such pattern (45 km). However, an edge effect could be observed as forest progressively transit to grassland about 50 km to the south of the study site (**Figure 4.1**). When we graphically explored the relationship between sampled areas and the occurrence of species, we note that *M. pusillus* was more associated to southern villages, whereas *C. argynnis* was more associated to northern villages (**Supporting information 4.1 – Figure S4.1.3**). An inventory of bats in the Lesio-Louna reserve (i.e. mainly non-wooded or lightly wooded grassland) located about 300 km southeast of our studied site supports the edge-effect assumption, as *M. pusillus* was the most frequent netted species (King and Dallimer, 2010). Interestingly, the spatial community structure also stood out through a gradient following the number of people in villages, a proxy for the village size (vary from 496 to 37 inhabitants; **Supporting information 4.1 – Figure S4.1.3**). Village size may determine the density of some species-specific key resources (e.g., Musa sp. for *M. woermanni*) or the level of disturbance (e.g., noise, encounters), and influence the probability of an individual visiting and resting in a particular location (Bunkley et al., 2015; Focardi et al., 1996; Hodges, 1985), and thus species occurrence. However, since small villages where mostly concentrated in the southern part of the studied area, further investigation is needed to distinguish village size effect from the edge effect. According to our hypothesis, the estimated association networks showed no structure at the temporal scale over the study period (**Supporting information 4.1 – Figure S4.1.2**). Some fruit bat species migrate following the seasonal pattern of fruit resources production (Fleming and Eby, 2003; Richter and Cumming, 2008), and have a potential to spread pathogenic viruses over wide areas (Fleming, 2019). Exploring community structure at a temporal scale also including the major dry season (i.e. scare resources in the forest) are required to inform on bat migration pattern in our studied area, and determine if some species play a particular role in connection between bat communities from distinct regions. Unfortunately, the COVID-19 context in 2020 prevented a more longitudinal sampling during this protocol.

Consistently with species-specific response to their environment (see **Figure 4.3**), HMSC models predicted higher occurrences in villages for species with positive coefficient for this predictor level (**Figure 4.5**), but also pinpointed different degree of commonness or rarity among species (Gaston, 1997; **Figure 4.5**). *M. pusillus*, *S. bergmansi* and *C. argynni* appears to

be particularly rare in the studied area. Rarity of a species may be explained by dispersal abilities, genetic polymorphism, trophic group or distribution of their resources (Gaston and Kunin, 1997). For example, rare species may use resources that occur at lower abundance or over more restricted areas than common species. Following this assumption, *M. pusillus* may be rare at the studied local scale because the species is more associated to savanna woodlands (IUCN, 2014). Further analysis are required to explore which specific factors influence the rarity of the species studied, in particular for *S. bergmansi* and *C. argynni*.

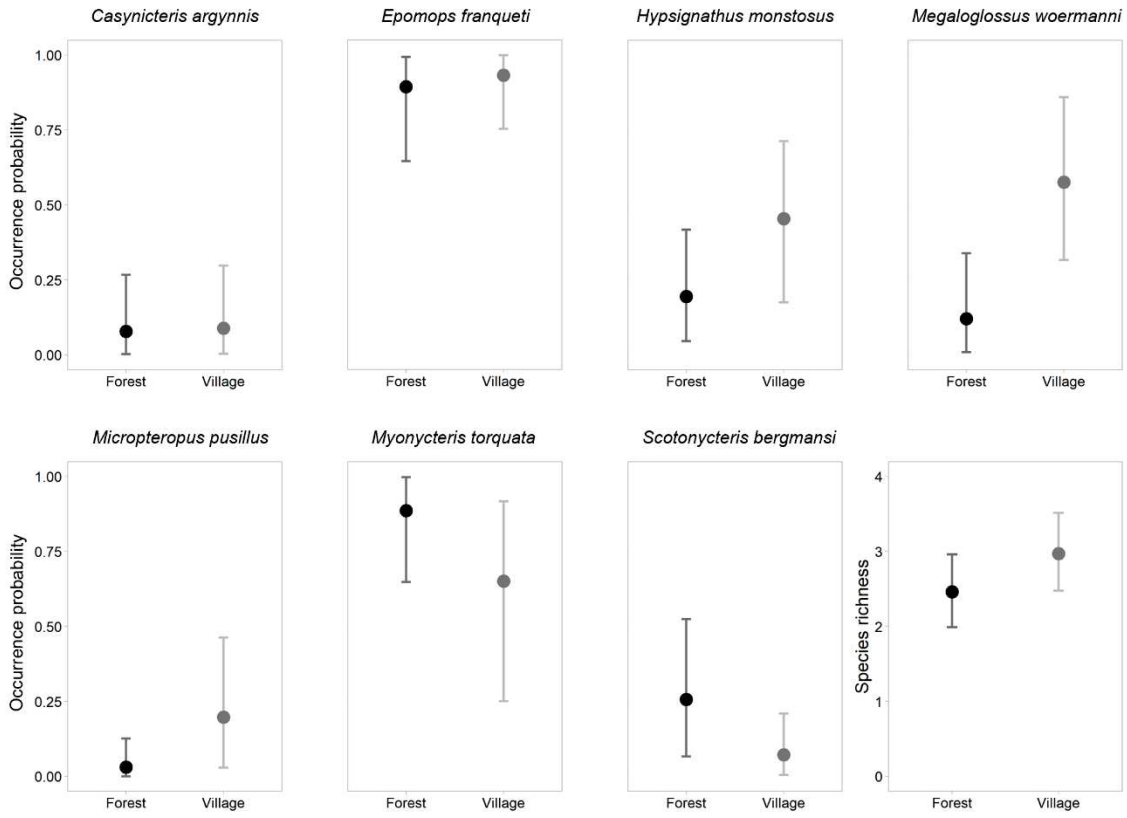


Figure 4.5. Model predictions of the expected occurrence probabilities of the species *Casinycteris argynnis*, *Epomops franqueti*, *Hypsignathus monstrosus*, *Megalogossus woermani*, *Micropteropus pusillus*, *Myonycteris torquata*, *Scotonycteris bergmansi*, as well as the expected species richness. The bars show the 95% credible interval.

Species richness had a small tendency to be higher in villages, which suggest that foraging benefits outpaced potential human disturbance for a majority of species (e.g., hunting and noise; Bunkley et al., 2015; Kamins et al., 2011; **Figure 4.5**). We thus propose that villages can be considered as ‘‘hotspot’’ habitats: places attracting a large numbers of species or individuals, that can significantly alter contact patterns and disease propagation (Benavides

et al., 2012). The role of African fruit bats in the maintenance of Ebola virus is currently discussed, as there is no evidence that fruit bats are the reservoir of the virus (Caron et al., 2018). If not, generalist species linked to Ebola virus (mainly *H. monstrosus* and *E. franqueti*) could still play a bridge host role in the Ebola virus dynamics., i.e., providing a link between a maintenance host system originally related to forest area, and a receptive population linked to anthropogenic habitats (e.g., domestic animals or humans; Caron et al., 2015).

4.7 Conclusion

Our study provides a local-level insight on space-use overlap between fruit bats species and humans in an equatorial forest biome in Africa, in line with what has been observed before at regional scale. Overall, fruit bat community structure is largely driven by habitat modification induced by humans. More specifically, a low level of human habitat disturbance has a positive effect on a majority of species that could be qualified as generalist species, whereas those that appears to be more forest-specialist exhibit a neutral response, which might predict their declines following a higher level of deforestation. Among species that responded positively to the village habitat, *H. monstosus* and *E. franqueti* are exposed to Ebola viruses. Our study supports the likelihood of close bat–human interactions in such landscapes since bats are frequently hunted as bushmeat, and people often consume fruits already chewed by bats in similar regions of central Africa (Baudel et al., 2019). Because the origin of contamination was unknown or uncertain for several index cases associated to Ebola virus spillover events (Judson et al., 2016), the role of direct or indirect contacts with bats as a source of viral infection might be underestimated. As landscape modification induced by humans is a major cause of threat for species survival and increases zoonotic emergence risks, futures efforts should aim to reconcile both conservation efforts and the prevention of zoonotic risks associated to bats.

4.8 Acknowledgements

We are grateful to the Congolese government for the permission to conduct this study. More specifically, we thank the Marien Ngouabi University and the Directorate-General of farming (Ministry of agriculture, farming and fishery) for supporting this work. Particular gratitude is

due to all people from the villages included in this study: Ndjoukou, Entsiami, Lebayi, Angomo, Antsoko and Etaba 2. Sydney Ndolo Ebika was particularly helpful to identify the vegetal fruiting species.

4.9 References

Abrams, P.A., 2010. Implications of flexible foraging for interspecific interactions: lessons from simple models. Funct. Ecol. 24, 7–17. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01621.x

Abrego, N., Norberg, A., Ovaskainen, O., 2017. Measuring and predicting the influence of traits on the assembly processes of wood-inhabiting fungi. J. Ecol. 105, 1070–1081. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12722

ACR, 2019. African Chiroptera Report 2019 (No. i–xv). AfricanBats NPC, Pretoria.

ACR, 2007. African Chiroptera Report 2008. AfricanBats NPC, Pretoria.

Adamescu, G.S., Plumptre, A.J., Abernethy, K.A., Polansky, L., Bush, E.R., Chapman, C.A., Shoo, L.P., Fayolle, A., Janmaat, K.R.L., Robbins, M.M., Ndangalasi, H.J., Cordeiro, N.J., Gilby, I.C., Wittig, R.M., Breuer, T., Hockemba, M.B.-N., Sanz, C.M., Morgan, D.B., Pusey, A.E., Mugerwa, B., Gilagiza, B., Tutin, C., Ewango, C.E.N., Sheil, D., Dimoto, E., Baya, F., Bujo, F., Ssali, F., Dikangadissi, J.-T., Jeffery, K., Valenta, K., White, L., Masozera, M., Wilson, M.L., Bitariho, R., Ndolo Ebika, S.T., Gourlet-Fleury, S., Mulindahabi, F., Beale, C.M., 2018. Annual cycles are the most common reproductive strategy in African tropical tree communities. Biotropica 50, 418–430. https://doi.org/10.1111/btp.12561

Aellen, V., Brosset, A., 1968. Chiroptères du sud du Congo (Brazzaville). Rev. Suisse Zool. 75, 435–458. https://doi.org/10.5962/bhl.part.97040

Avila-Cabadilla, L.D., Sanchez-Azofeifa, G.A., Stoner, K.E., Alvarez-Añorve, M.Y., Quesada, M., Portillo-Quintero, C.A., 2012. Local and Landscape Factors Determining Occurrence of Phyllostomid Bats in Tropical Secondary Forests. PLoS ONE 7, e35228. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035228

Ávila-Gómez, E.S., Moreno, C.E., García-Morales, R., Zuria, I., Sánchez-Rojas, G., Briones-Salas, M., 2015. Deforestation Thresholds for Phyllostomid Bat Populations in Tropical Landscapes in the Huasteca Region, Mexico. Trop. Conserv. Sci. 8, 646–661. https://doi.org/10.1177/194008291500800305

Barnes, A.D., Allen, K., Kreft, H., Corre, M.D., Jochum, M., Veldkamp, E., Clough, Y., Daniel, R., Darras, K., Denmead, L.H., Farikhah Haneda, N., Hertel, D., Knohl, A., Kotowska, M.M., Kurniawan, S., Meijide, A., Rembold, K., Edho Prabowo, W., Schneider, D., Tscharntke, T., Brose, U., 2017. Direct and cascading impacts of tropical land-use change on multi-trophic biodiversity. Nat. Ecol. Evol. 1, 1511–1519. https://doi.org/10.1038/s41559-017-0275-7

Barron, D., Gervasi, S., Pruitt, J., Martin, L., 2015. Behavioral competence: how host behaviors can interact to influence parasite transmission risk. Curr. Opin. Behav. Sci., The integrative study of animal behavior 6, 35–40. https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2015.08.002

Bates, P.J.J., Cameron, K., Pearch, M.J., Hayes, B., 2013. A Review of the Bats (Chiroptera) Of the Republic of Congo, Including Eight Species New to the Country. Acta Chiropterologica 15, 313–340. https://doi.org/10.3161/150811013X678955

Baudel, H., Nys, H.D., Ngole, E.M., Peeters, M., Desclaux, A., 2019. Understanding Ebola virus and other zoonotic transmission risks through human–bat contacts: Exploratory study on knowledge, attitudes and practices in Southern Cameroon. Zoonoses Public Health 66, 288–295. https://doi.org/10.1111/zph.12563

Belay, E.D., Kile, J.C., Hall, A.J., Barton-Behravesh, C., Parsons, M.B., Salyer, S., Walke, H., 2017. Zoonotic Disease Programs for Enhancing Global Health Security. Emerg. Infect. Dis. 23, S65–S70. https://doi.org/10.3201/eid2313.170544

Benavides, J., Walsh, P.D., Meyers, L.A., Raymond, M., Caillaud, D., 2012. Transmission of Infectious Diseases En Route to Habitat Hotspots. PLoS ONE 7, e31290. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031290

Berazneva, J., Byker, T.S., 2017. Does Forest Loss Increase Human Disease? Evidence from Nigeria. Am. Econ. Rev. 107, 516–521. https://doi.org/10.1257/aer.p20171132

Bergmans, W., 1990. Taxonomy and biogeography of African fruit bats (Mammalia, Megachiroptera). 3. The genera Scotonycteris Matschie, 1894, Casinycteris Thomas, 1910, Pteropus Brisson, 1762, and Eidolon Rafinesque, 1815. Beaufortia 40, 111–177.

Bernard, E., 2001. Vertical stratification of bat communities in primary forests of Central Amazon, Brazil. J. Trop. Ecol. 17, 115–126. https://doi.org/10.1017/S0266467401001079

Bielby, J., Mace, G.M., Bininda-Emonds, O.R.P., Cardillo, M., Gittleman, J.L., Jones, K.E., Orme, C.D.L., Purvis, A., 2007. The Fast-Slow Continuum in Mammalian Life History: An Empirical Reevaluation. Am. Nat. 169, 748–757. https://doi.org/10.1086/516847

Bradbury, J.W., 1977. Lek Mating Behavior in the Hammer-headed Bat. Z. Für Tierpsychol. 45, 225–255. https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1977.tb02120.x

Buhnerkempe, M.G., Roberts, M.G., Dobson, A.P., Heesterbeek, H., Hudson, P.J., Lloyd-Smith, J.O., 2015. Eight challenges in modelling disease ecology in multi-host, multi-agent systems. Epidemics 10, 26–30. https://doi.org/10.1016/j.epidem.2014.10.001

Bunkley, J.P., McClure, C.J.W., Kleist, N.J., Francis, C.D., Barber, J.R., 2015. Anthropogenic noise alters bat activity levels and echolocation calls. Glob. Ecol. Conserv. 3, 62–71. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2014.11.002

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, 549. https://doi.org/10.3390/v10100549

Caron, A., Cappelle, J., Cumming, G.S., de Garine-Wichatitsky, M., Gaidet, N., 2015. Bridge hosts, a missing link for disease ecology in multi-host systems. Vet. Res. 46, 83. https://doi.org/10.1186/s13567-015-0217-9

Chao, A., 1987. Estimating the Population Size for Capture-Recapture Data with Unequal Catchability. Biometrics 43, 783–791. https://doi.org/10.2307/2531532

da Silva, A.G., Gaona, O., Medellín, R.A., 2008. Diet and Trophic Structure in a Community of Fruit-Eating Bats in Lacandon Forest, México. J. Mammal. 89, 43–49. https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-300.1

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., Delaporte, E., Ahuka-Mundeke, S., Tamfum, J.-J.M., Mpoudi-Ngole, E., Ayouba, 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. Emerg. Infect. Dis. 24, 2228–2240. https://doi.org/10.3201/eid2412.180740

Devictor, V., Julliard, R., Jiguet, F., 2008. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. Oikos 117, 507–514. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16215.x

Dixon, P., 2003. VEGAN, a package of R functions for community ecology. J. Veg. Sci. 14, 927–930. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02228.x

Driscoll, D.A., Weir, T., 2005. Beetle Responses to Habitat Fragmentation Depend on Ecological Traits, Habitat Condition, and Remnant Size. Conserv. Biol. 19, 182–194. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00586.x

Estrada-Peña, A., Ostfeld, R.S., Peterson, A.T., Poulin, R., de la Fuente, J., 2014. Effects of environmental change on zoonotic disease risk: an ecological primer. Trends Parasitol. 30, 205–214. https://doi.org/10.1016/j.pt.2014.02.003

Fleming, T.H., 2019. Bat Migration, in: Choe, J.C. (Ed.), Encyclopedia of Animal Behavior. pp. 605–610.

Fleming, T.H., Eby, P., 2003. Ecology of bat migration, in: Kunz, T.H., Fenton, M.B. (Eds.), Bat Ecology. University of Chicago Press, Chicago, IL, pp. 156–208.

Focardi, S., Marcellini, P., Montanaro, P., 1996. Do Ungulates Exhibit a Food Density Threshold? A Field Study of Optimal Foraging and Movement Patterns. J. Anim. Ecol. 65, 606–620. https://doi.org/10.2307/5740

Frank, H.K., Frishkoff, L.O., Mendenhall, C.D., Daily, G.C., Hadly, E.A., 2017. Phylogeny, Traits, and Biodiversity of a Neotropical Bat Assemblage: Close Relatives Show Similar Responses to Local Deforestation. Am. Nat. 190, 200–212. https://doi.org/10.1086/692534

Gaston, K.J., 1997. What is rarity?, in: Kunin, W.E., Gaston, K.J. (Eds.), The Biology of Rarity. Springer, Dordrecht, pp. 30–47. https://doi.org/10.1007/978-94-011-5874-9_3

Gaston, K.J., Kunin, W.E., 1997. Rare—common differences: an overview, in: Kunin, W.E., Gaston, K.J. (Eds.), The Biology of Rarity. Springer, Dordrecht, pp. 12–29. https://doi.org/10.1007/978-94-011-5874-9_2

Gautier-Hion, A., Duplantier, J.-M., Emmons, L., Feer, F., Heckestweiler, P., Moungazi, A., Quris, R., Sourd, C., 1985. Coadaptation entre rythmes de fructification et frugivorie en forêt tropicale humide du Gabon : mythe ou réalité. Rev. Ecol. Terre Vie 40, 405–434.

Gelman, A., Rubin, D.B., 1992. Inference from Iterative Simulation Using Multiple Sequences. Stat. Sci. 7, 457–472. https://doi.org/10.1214/ss/1177011136

Gottdenker, N.L., Streicker, D.G., Faust, C.L., Carroll, C.R., 2014. Anthropogenic Land Use Change and Infectious Diseases: A Review of the Evidence. EcoHealth 11, 619–632. https://doi.org/10.1007/s10393-014-0941-z

Grinnell, J., 1917. The Niche-Relationships of the California Thrasher. The Auk 34, 427–433. https://doi.org/10.2307/4072271

Halsey, S., 2019. Defuse the dilution effect debate. Nat. Ecol. Evol. 3, 145–146. https://doi.org/10.1038/s41559-018-0764-3

Han, B.A., Kramer, A.M., Drake, J.M., 2016. Global Patterns of Zoonotic Disease in Mammals. Trends Parasitol. 32, 565–577. https://doi.org/10.1016/j.pt.2016.04.007

Hassanin, A., Bonillo, C., Tshikung, D., Pongombo Shongo, C., Pourrut, X., Kadjo, B., Nakouné, E., Tu, V.T., Prié, V., Goodman, S.M., 2020. Phylogeny of African fruit bats (Chiroptera, Pteropodidae) based on complete mitochondrial genomes. J. Zool. Syst. Evol. Res. 58, 1395–1410. https://doi.org/10.1111/jzs.12373

Herkt, K.M.B., Barnikel, G., Skidmore, A.K., Fahr, J., 2016. A high-resolution model of bat diversity and endemism for continental Africa. Ecol. Model. 320, 9–28. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.09.009

Heymann, D.L., Weisfeld, J.S., Webb, P.A., Johnson, K.M., Cairns, T., Berquist, H., 1980. Ebola Hemorrhagic Fever: Tandala, Zaire, 1977-1978. J. Infect. Dis. 142, 372–376. https://doi.org/10.1093/infdis/142.3.372

Hodges, C.M., 1985. Bumble Bee Foraging: The Threshold Departure Rule. Ecology 66, 179–187. https://doi.org/10.2307/1941318

IUCN, 2020. Scotonycteris zenkeri: Obitte, B.: The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T84464403A192236400. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-1.RLTS.T84464403A192236400.en

IUCN, 2014. Micropteropus pusillus: Bakwo Fils, E.M. & Kaleme, P.: The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T13402A22126384. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T13402A22126384.en

Johnson, P. T. J., de Roode, J.C., Fenton, A., 2015. Why infectious disease research needs community ecology. Science 349, 1259504–1259504. https://doi.org/10.1126/science.1259504

Johnson, P. T. J., Ostfeld, R.S., Keesing, F., 2015. Frontiers in research on biodiversity and disease. Ecol. Lett. 18, 1119–1133. https://doi.org/10.1111/ele.12479

Judson, S.D., Fischer, R., Judson, A., Munster, V.J., 2016. Ecological Contexts of Index Cases and Spillover Events of Different Ebolaviruses. PLoS Pathog. 12, e1005780. https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1005780

Kamins, A.O., Restif, O., Ntiamoa-Baidu, Y., Suu-Ire, R., Hayman, D.T.S., Cunningham, A.A., Wood, J.L.N., Rowcliffe, J.M., 2011. Uncovering the fruit bat bushmeat commodity chain and the true extent of fruit bat hunting in Ghana, West Africa. Biol. Conserv. 144, 3000–3008. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.09.003

Kerches-Rogeri, P., Niebuhr, B.B., Muylaert, R.L., Mello, M.A.R., 2020. Individual specialization in the use of space by frugivorous bats. J. Anim. Ecol. 89, 2584–2595. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13339

Kessler, M.K., Becker, D.J., Peel, A.J., Justice, N.V., Lunn, T., Crowley, D.E., Jones, D.N., Eby, P., Sánchez, C.A., Plowright, R.K., 2018. Changing resource landscapes and spillover of henipaviruses: Resource landscapes and henipavirus spillover. Ann. N. Y. Acad. Sci. 1429, 78–99. https://doi.org/10.1111/nyas.13910

King, T., Dallimer, M., 2010. The fruit bats (Chiroptera: Pteropodidae) of the Lesio-Louna Reserve, Bateke Plateau, Republic of Congo. Mammalia 74, 63–69. https://doi.org/10.1515/mamm.2009.073

Klingbeil, B.T., Willig, M.R., 2010. Seasonal differences in population-, ensemble- and community-level responses of bats to landscape structure in Amazonia. Oikos 119, 1654–1664. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18328.x

Laurindo, R.S., Novaes, R.L.M., Vizentin-Bugoni, J., Gregorin, R., 2019. The effects of habitat loss on bat-fruit networks. Biodivers. Conserv. 28, 589–601. https://doi.org/10.1007/s10531-018-1676-x

Law, B., 1993. Roosting and foraging ecology of the Queensland blossom bat (Syconycteris australis) in north-eastern New South Wales: flexibility in response to seasonal variation. Wildl. Res. 20, 419–431. https://doi.org/10.1071/WR9930419

Lee-Cruz, L., Lenormand, M., Cappelle, J., Caron, A., De Nys, H., Peeters, M., Bourgarel, M., Roger, F., Tran, A., 2021. Mapping of Ebola virus spillover: Suitability and seasonal variability at the landscape scale. PLoS Negl. Trop. Dis. 15, e0009683. https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0009683

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 Zoonotic Dis. 9, 723–728. https://doi.org/10.1089/vbz.2008.0167

Lindenmayer, D.B., Fischer, J., 2006. Habitat Fragmentation and Landscape Change: An Ecological and Conservation Synthesis. Island Press, Washington, NJ.

Liu, G., Rowley, J.J.L., Kingsford, R.T., Callaghan, C.T., 2021. Species' traits drive amphibian tolerance to anthropogenic habitat modification. Glob. Change Biol. 27, 3120–3132. https://doi.org/10.1111/gcb.15623

Martin, L.B., Burgan, S.C., Adelman, J.S., Gervasi, S.S., 2016. Host Competence: An Organismal Trait to Integrate Immunology and Epidemiology. Integr. Comp. Biol. 56, 1225–1237. https://doi.org/10.1093/icb/icw064

Masresha, B.G., Luce, R., Weldegebriel, G., Katsande, R., Gasasira, A., Mihigo, R., 2020. The impact of a prolonged ebola outbreak on measles elimination activities in Guinea, Liberia and Sierra Leone, 2014-2015. Pan Afr. Med. J. 35, 8. https://doi.org/10.11604/pamj.supp.2020.35.1.19059

McKnight, D.T., Schwarzkopf, L., Alford, R.A., Bower, D.S., Zenger, K.R., 2017. Effects of emerging infectious diseases on host population genetics: a review. Conserv. Genet. 18, 1235–1245. https://doi.org/10.1007/s10592-017-0974-2

Monadjem, A., Taylor, P.J., Cotterill, F.P.D. (Woody), Schoeman, M.C., 2020. Family Pteropodidae, in: Bats of Southern and Central Africa, A Biogeographic and Taxonomic Synthesis, Second Edition. Wits University Press, pp. 73–160. https://doi.org/10.18772/22020085829.12

Monadjem, A., Taylor, P.J., Cotterill, F.P.D. (Woody), Schoeman, M.C., 2010. Bats of Southern and Central Africa. Wits University Press. https://doi.org/10.18772/22020085829

Murcia, C., 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. Trends Ecol. Evol. 10, 58–62. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88977-6

Muylaert, R.L., Stevens, R.D., Ribeiro, M.C., 2016. Threshold effect of habitat loss on bat richness in cerrado-forest landscapes. Ecol. Appl. 26, 1854–1867. https://doi.org/10.1890/15-1757.1

Niamien, C.J.M., Kadjo, B., Kone, I., 2015. Données préliminaires sur la distribution spatio-temporelle des chauves-souris à tête de marteau, Hypsignathus monstrosus H. Allen, 1861 dans la commune du Plateau (Abidjan, Côte d'Ivoire). Afr. Sci. 11, 227–236.

Nkoghe, D., Kone, M.L., Yada, A., Leroy, E., 2011. A limited outbreak of Ebola haemorrhagic fever in Etoumbi, Republic of Congo, 2005. Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg. 105, 466–472. https://doi.org/10.1016/j.trstmh.2011.04.011

Nowakowski, A.J., Frishkoff, L.O., Thompson, M.E., Smith, T.M., Todd, B.D., 2018. Phylogenetic homogenization of amphibian assemblages in human-altered habitats across the globe. Proc. Natl. Acad. Sci. 115, E3454–E3462. https://doi.org/10.1073/pnas.1714891115

Olivero, J., Fa, J.E., Farfán, M.Á., Márquez, A.L., Real, R., Juste, F.J., Leendertz, S.A., Nasi, R., 2020. Human activities link fruit bat presence to Ebola virus disease outbreaks. Mammal Rev. 50, 1–10. https://doi.org/10.1111/mam.12173

Olivero, J., Fa, J.E., Real, R., Márquez, A.L., Farfán, M.A., Vargas, J.M., Gaveau, D., Salim, M.A., Park, D., Suter, J., King, S., Leendertz, S.A., Sheil, D., Nasi, R., 2017. Recent loss of closed forests is associated with Ebola virus disease outbreaks. Sci. Rep. 7, 14291. https://doi.org/10.1038/s41598-017-14727-9

Olson, S.H., Bounga, G., Ondzie, A., Bushmaker, T., Seifert, S.N., Kuisma, E., Taylor, D.W., Munster, V.J., Walzer, C., 2019. Lek-associated movement of a putative Ebolavirus reservoir, the hammer-headed fruit bat (Hypsignathus monstrosus), in northern Republic of Congo. PLoS ONE 14, e0223139. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223139

Ostfeld, R.S., Keesing, F., 2012. Effects of Host Diversity on Infectious Disease. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 43, 157–182. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145022

Ovaskainen, O., Abrego, N., Halme, P., Dunson, D., 2016. Using latent variable models to identify large networks of species-to-species associations at different spatial scales. Methods Ecol. Evol. 7, 549–555. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12501

Ovaskainen, O., Tikhonov, G., Norberg, A., Guillaume Blanchet, F., Duan, L., Dunson, D., Roslin, T., Abrego, N., 2017. How to make more out of community data? A conceptual framework and its implementation as models and software. Ecol. Lett. 20, 561–576. https://doi.org/10.1111/ele.12757

Pacifici, M., Rondinini, C., Rhodes, J.R., Burbidge, A.A., Cristiano, A., Watson, J.E.M., Woinarski, J.C.Z., Di Marco, M., 2020. Global correlates of range contractions and expansions in terrestrial mammals. Nat. Commun. 11, 2840. https://doi.org/10.1038/s41467-020-16684-w

Patz, J.A., Daszak, P., Tabor, G.M., Aguirre, A.A., Pearl, M., Epstein, J., Wolfe, N.D., Kilpatrick, A.M., Foufopoulos, J., Molyneux, D., Bradley, D.J., Members of the Working Group on

Land Use Change Disease Emergence, 2004. Unhealthy Landscapes: Policy Recommendations on Land Use Change and Infectious Disease Emergence. Environ. Health Perspect. 112, 1092–1098. https://doi.org/10.1289/ehp.6877

Pearce, J., Ferrier, S., 2000. Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. Ecol. Model. 133, 225–245. https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00322-7

Pereira, M.J.R., Marques, J.T., Palmeirim, J.M., 2010. Ecological Responses of Frugivorous Bats to Seasonal Fluctuation in Fruit Availability in Amazonian Forests. Biotropica 42, 680–687. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00635.x

Pongsiri, M.J., Roman, J., Ezenwa, V.O., Goldberg, T.L., Koren, H.S., Newbold, S.C., Ostfeld, R.S., Pattanayak, S.K., Salkeld, D.J., 2009. Biodiversity Loss Affects Global Disease Ecology. BioScience 59, 945–954. https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.11.6

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. J. Infect. Dis. 196, S176–S183. https://doi.org/10.1086/520541

Pourrut, X., Souris, M., Towner, J.S., Rollin, P.E., Nichol, S.T., Gonzalez, J.-P., Leroy, E., 2009. Large serological survey showing cocirculation of Ebola and Marburg viruses in Gabonese bat populations, and a high seroprevalence of both viruses in Rousettus aegyptiacus. BMC Infect. Dis. 9, 159. https://doi.org/10.1186/1471-2334-9-159

Richter, H.V., Cumming, G.S., 2008. First application of satellite telemetry to track African straw-coloured fruit bat migration. J. Zool. 275, 172–176. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00425.x

Rocha, R., López-Baucells, A., Farneda, F.Z., Groenenberg, M., Bobrowiec, P.E.D., Cabeza, M., Palmeirim, J.M., Meyer, C.F.J., 2017. Consequences of a large-scale fragmentation experiment for Neotropical bats: disentangling the relative importance of local and landscape-scale effects. Landsc. Ecol. 32, 31–45. https://doi.org/10.1007/s10980-016-0425-3

Rohan, H., McKay, G., 2020. The Ebola outbreak in the Democratic Republic of the Congo: why there is no 'silver bullet.' Nat. Immunol. 21, 591–594. https://doi.org/10.1038/s41590-020-0675-8

Roughgarden, J., 2009. Is there a general theory of community ecology? Biol. Philos. 24, 521–529. https://doi.org/10.1007/s10539-009-9164-z

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. Emerg. Infect. Dis. 11, 283–290. https://doi.org/10.3201/eid1102.040533

Rugarabamu, S., Mboera, L., Rweyemamu, M., Mwanyika, G., Lutwama, J., Paweska, J., Misinzo, G., 2020. Forty-two years of responding to Ebola virus outbreaks in Sub-Saharan Africa: a review. BMJ Glob. Health 5, e001955. https://doi.org/10.1136/bmjgh-2019-001955

Saldaña-Vázquez, R.A., 2014. Intrinsic and extrinsic factors affecting dietary specialization in Neotropical frugivorous bats: Frugivory in Neotropical bats. Mammal Rev. 44, 215–224. https://doi.org/10.1111/mam.12024

Schloesing, E., Caron, A., Chambon, R., Courbin, N., Labadie, M., De Nys, H.M., Bourgarel, M., Nina, R., Mouiti Mbadinga, F., Ngoubili, W., Sandiala, D., Cappelle, J., in prep. Foraging and mating behaviours of Hypsignathus monstrosus at the bat-human interface in central African forest.

Schmidt, J.P., Park, A.W., Kramer, A.M., Han, B.A., Alexander, L.W., Drake, J.M., 2017. Spatiotemporal Fluctuations and Triggers of Ebola Virus Spillover. Emerg. Infect. Dis. 23, 415–422. https://doi.org/10.3201/eid2303.160101

Shanahan, M., So, S., Gompton, S.G., Gorlett, R., 2001. Fig-eating by vertebrate frugivores: a global review. Biol. Rev. 76, 529–572. https://doi.org/10.1017/S1464793101005760

Sikes, R.S., Gannon, W.L., 2011. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. J. Mammal. 92, 235–253. https://doi.org/10.1644/10-MAMM-F-355.1

Sikes, R.S., the Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists, 2016. 2016 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education: J. Mammal. 97, 663–688. https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw078

Soininen, J., McDonald, R., Hillebrand, H., 2007. The distance decay of similarity in ecological communities. Ecography 30, 3–12. https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2007.04817.x

Straube, F.C., Bianconi, G.V., 2002. Sobre a grandeza e a unidade utilizada para estimar esforço de captura com utilização de redes-de-neblina. Chiropt. Neotropical 8, 150–152.

Tikhonov, G., Duan, L., Abrego, N., Newell, G., White, M., Dunson, D., Ovaskainen, O., 2020a. Computationally efficient joint species distribution modeling of big spatial data. Ecology 101, e02929. https://doi.org/10.1002/ecy.2929

Tikhonov, G., Opedal, Ø.H., Abrego, N., Lehikoinen, A., Jonge, M.M.J. de, Oksanen, J., Ovaskainen, O., 2020b. Joint species distribution modelling with the r-package Hmsc. Methods Ecol. Evol. 11, 442–447. https://doi.org/10.1111/2041-210X.13345

Tjur, T., 2009. Coefficients of Determination in Logistic Regression Models—A New Proposal: The Coefficient of Discrimination. Am. Stat. 63, 366–372. https://doi.org/10.1198/tast.2009.08210

Trevelin, L.C., Novaes, R.L.M., Colas-Rosas, P.F., Benathar, T.C.M., Peres, C.A., 2017. Enhancing sampling design in mist-net bat surveys by accounting for sample size optimization. PLoS ONE 12, e0174067. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174067

Vaglio, M.A. del, Nicolau, H., Bosso, L., Russo, D., 2011. A first assessment of feeding habits in the fruit bat Rousettus aegyptiacus on Cyprus island. Hystrix Ital. J. Mammal. 22, 281–289. https://doi.org/10.4404/hystrix-22.2-4587

Voigt, C.C., Schneeberger, K., Voigt-Heucke, S.L., Lewanzik, D., 2011. Rain increases the energy cost of bat flight. Biol. Lett. 7, 793–795. https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0313

Waghiiwimbom, M.D., Eric-Moise, B.F., Jules, A.P., Aimé, T.K.J., Tamesse, J.L., 2020. Diversity and community structure of bats (Chiroptera) in the Centre Region of Cameroon. Afr. J. Ecol. 58, 211–226. https://doi.org/10.1111/aje.12692

Warton, D.I., Blanchet, F.G., O'Hara, R.B., Ovaskainen, O., Taskinen, S., Walker, S.C., Hui, F.K.C., 2015. So Many Variables: Joint Modeling in Community Ecology. Trends Ecol. Evol. 30, 766–779. https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.09.007

Wordley, C.F.R., Sankaran, M., Mudappa, D., Altringham, J.D., 2018. Heard but not seen: Comparing bat assemblages and study methods in a mosaic landscape in the Western Ghats of India. Ecol. Evol. 8, 3883–3894. https://doi.org/10.1002/ece3.3942

Yamakoshi, G., 1998. Dietary responses to fruit scarcity of wild chimpanzees at Bossou, Guinea: Possible implications for ecological importance of tool use. Am. J. Phys. Anthropol. 106, 283–295. https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199807)106:3<283::AID-AJPA2>3.0.CO;2-O

4.10 Supporting information

Supporting information 4.1: Additional results related to variance partitioning of the model and to species-to-species associations.

Supporting information 4.1

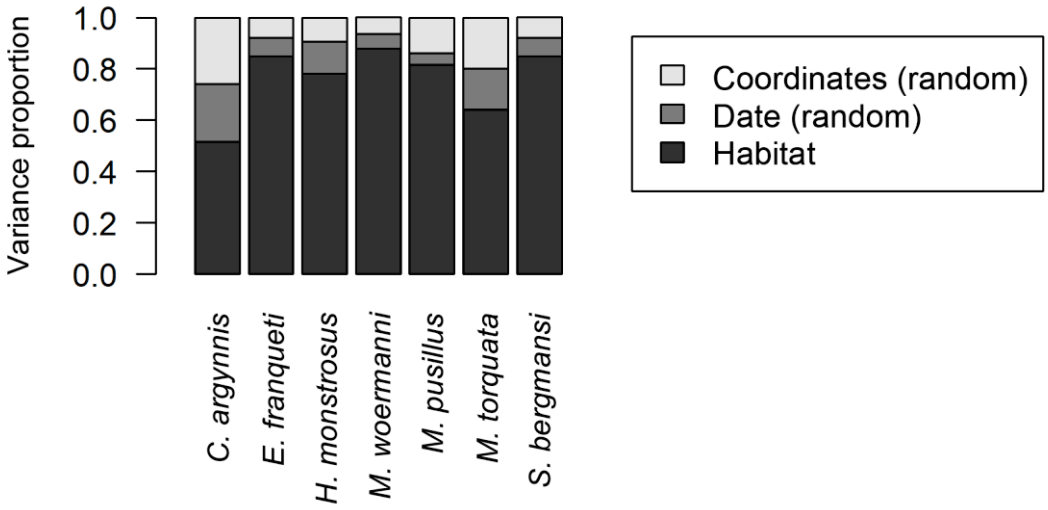


Figure S4.1.1. Variance partitioning among the fixed and random effects included in the HMSC model (further details are given in the Methods). The results show average variance proportions over the seven bat species (*Casinycteris argynnis, Epomops franqueti, Hypsignathus monstrosus, Megalogossus woermani, Micropteropus pusillus, Myonycteris torquata,* and *Scotonycterys bergmansi*).

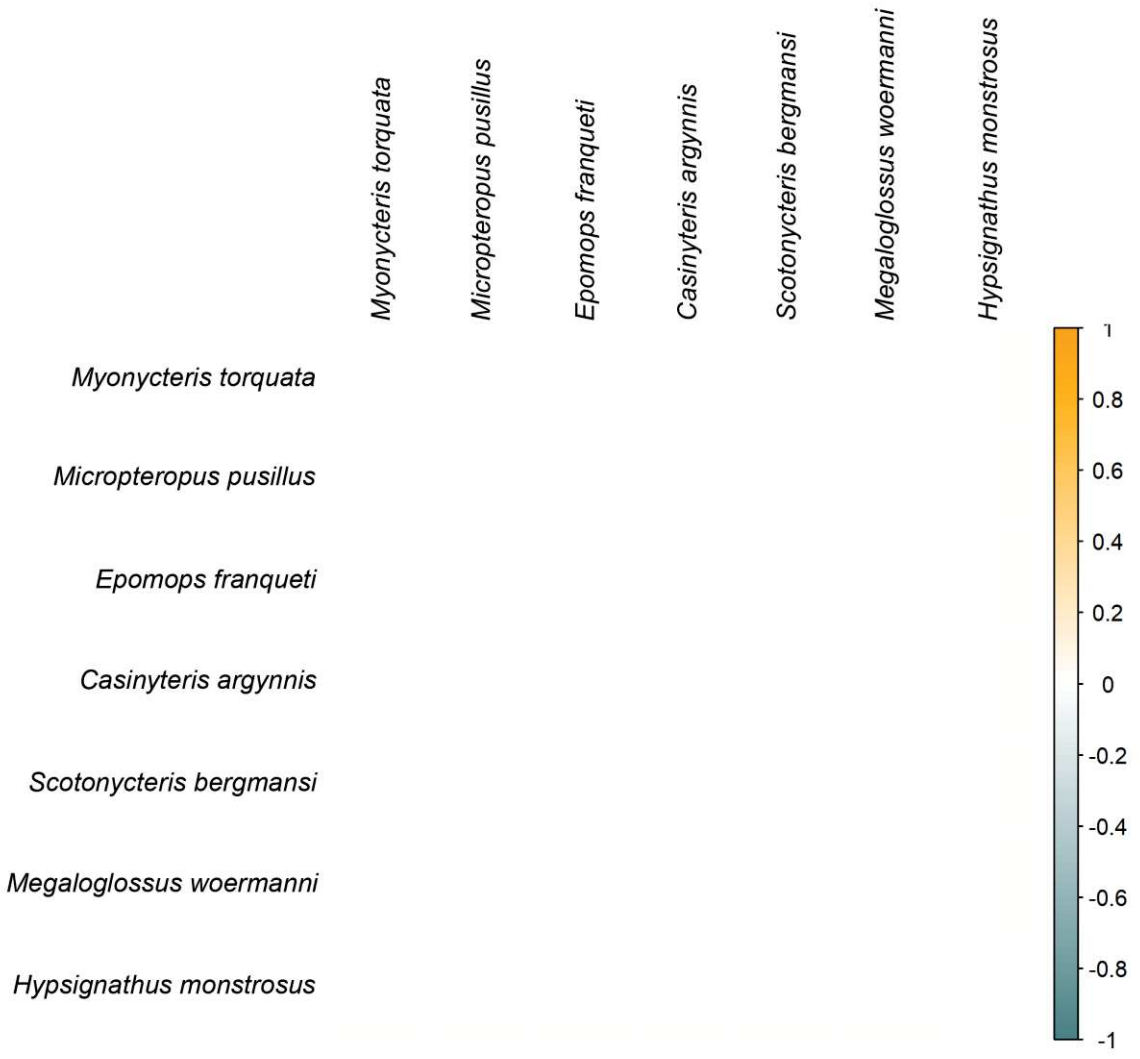


Figure S4.1.2. Residual species-to-species associations as a function of temporal random effect with at least 70% posterior probability. All cases are shown in white, which represent no species association.

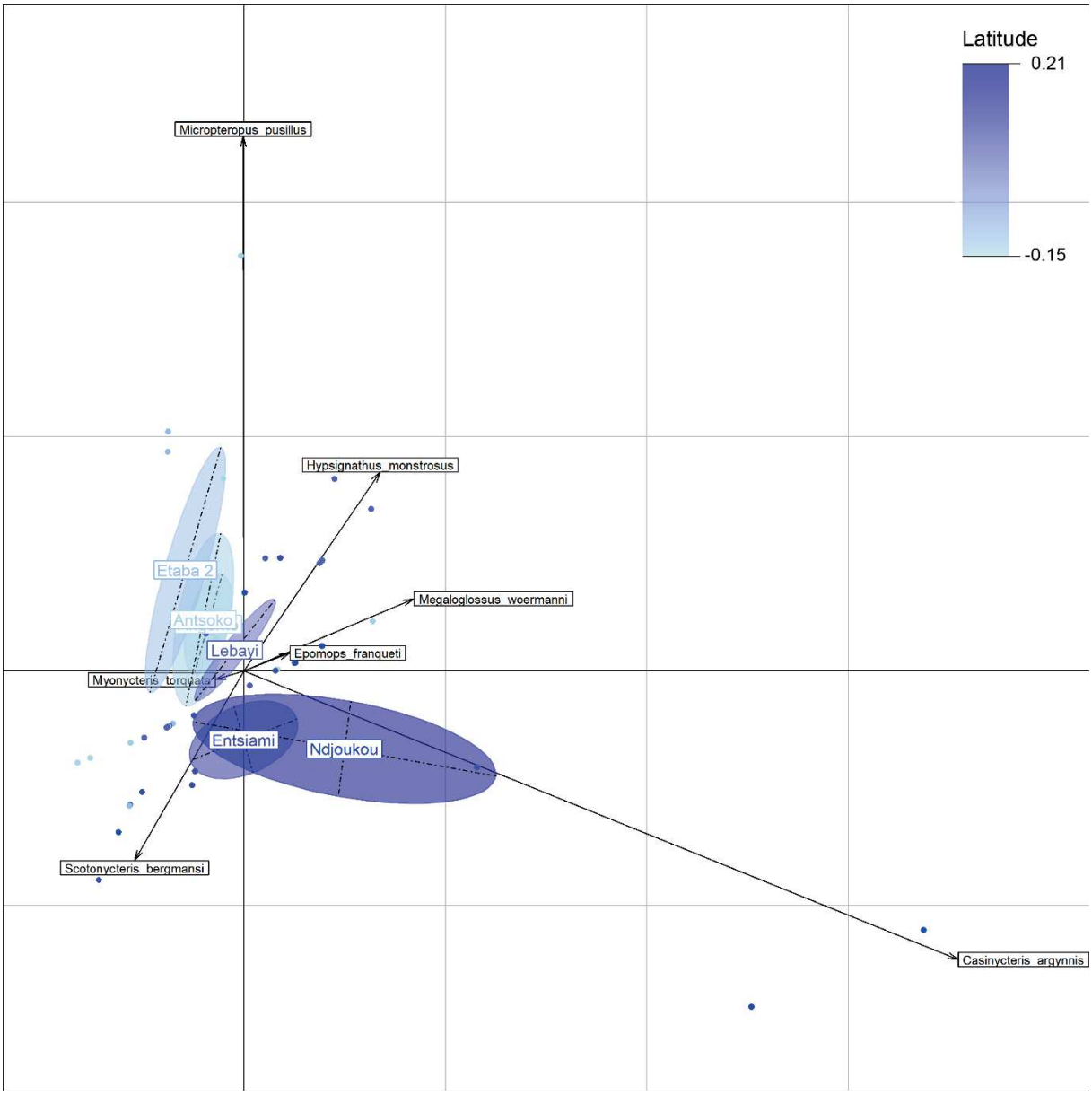


Figure S4.1.3. An ordination diagram from a decentred correspondence analysis (DCA) of the matrix of the presence-absence data for the seven bat per sampling unit (i.e. one nighttime visit to one study plot). DCA was performed with the R package 'ade4' using the 'dudi.dec' function to take into account different degree of sampling effort among sampling units (Dolédec et al., 1995). The eigenvalues of the first two axes of DCA were 0.002 and 0.001, representing 30.11% and 20.20 % of the total variance, respectively. Point marker represents sampling units. Solid ellipses resume the cloud of the sampling units classified as six distinct areas where bats were sampled into a pair of village-forest plots. Labels related to each ellipse correspond to the village name located in the area (number of inhabitants in bracket): Njoukou (267), Entsiami (496), Lebayi (216), Angomo (93), Antsoko (100), Etaba 2 (37). Angomo and Antsoko were confounded. Ellipses were colored as a function of a latitudinal gradient based on the coordinate of villages (decimal degrees; see also **Figure 4.1** in the main text). Ellipses were represented with an inertia coefficient of 0.5. More species labels were further from the origin, more their discriminate the variability between sampling units. Proximity between a species label and a solid ellipse probably indicates species association to the corresponding area.

Reference

Dolédec, S., Chessel, D., Olivier, J.M., 1995. L'analyse des correspondances décentrée : application aux peuplements ichtyologiques du Haut-Rhône. Bull. Fr. Pêche Piscic. 29–40. https://doi.org/10.1051/kmae:1995003

5. Discussion

5.1 Principales contributions

Cette Thèse s'est construite autour d'une volonté d'améliorer les connaissances sur l'utilisation de l'espace des chauves-souris frugivores dans le contexte d'émergence de maladies virales zoonotiques. L'**article 1** s'est focalisé sur les activités de recherche alimentaire de la roussette de Lyle (*Pteropus Lylei*), une espèce réservoir du virus Nipah en Asie. La population étudiée était déjà connue pour se nourrir préférentiellement dans les zones résidentielles d'un environnement fragmenté modérément à fortement anthropisé au Cambodge (Choden et al., 2019). L'**article 2** s'est focalisé sur les activités de recherche alimentaire et de reproduction de la chauve-souris à tête de marteau (*Hyspignathus monstrosus*), une espèce impliquée dans la dynamique du virus Ebola en Afrique. *H. monstrosus* a été étudiée dans une région forestière en République du Congo faiblement anthropisé, caractérisée par la dominance de la forêt équatoriale et la présence de quelques petits villages entourés de terres agricoles (c. à d., végétation secondaire et champs) – par ailleurs épicentre d'épidémies humaines d'Ebola en 2001–2005 (Leroy et al., 2009). Le patron de sélection d'habitats d'alimentation a été précisé pour *H. monstrosus* à l'échelle de la population. Plusieurs comportements individuels de recherche alimentaire ont été explorés chez les deux espèces à l'échelle de la nuit, plus particulièrement (*i*) la distance des aires d'alimentation au lieu central (gîte diurne, ou site d'accouplement appelés « leks ») selon le type d'habitat de ces aires, (*ii*) l'utilisation spatio-temporelle des aires d'alimentation selon le type d'habitat (c. à d., nombre et durée de visites ou d'aires visitées), (*iii*) le comportement de revisite de ces aires selon le type d'habitat et l'expérience des individus. Chez *H. monstrosus*, l'effet du temps passé dans le lek durant la nuit sur les comportements (*i*) et (*ii*) a également été pris en compte. L'**article 3** s'est focalisé sur l'étude de l'utilisation conjointe des habitats durant la nuit par les espèces d'une communauté de chauves-souris frugivores dans la région étudiée en Afrique, et plus particulièrement sur l'effet de l'habitat « village » sur l'occurrence de ces espèces.

Cette Thèse apporte des informations sur le rôle de l'utilisation des habitats par les chauves-souris frugivores dans l'existence d'interfaces avec les humains, qui seront plus

particulièrement discutées dans une perspective épidémiologique (**5.2**). Par ailleurs, la contribution à la compréhension des stratégies individuelles de recherche alimentaire chez les chauves-souris frugivores dans différents environnements sera soulignée par la mise en parallèle des espèces *P. lylei* et *H. monstrosus,* notamment discutant de leurs comportements à travers des théories d'écologie. Dans un contexte de changements environnementaux liés aux activités humaines, préciser ces connaissances est une étape indispensable à l'identification des interactions entre les individus dans des environnements en transformation, ces interactions étant elles-mêmes susceptibles de modifier les dynamiques de transmission de pathogènes interspécifiques ou intraspécifiques (**5.3**). Une attention particulière sera également portée à la contribution de cette Thèse à la connaissance du système de lek chez *H. monstrosus,* puisque l'aire spatiale du lek qui regroupe un nombre important de chauves-souris est également susceptible d'être une zone d'interface avec l'homme ou d'autres espèces animales (**5.4**). Par ailleurs, les implications globales de ce travail en épidémiologie seront soulignées afin de permettre leur valorisation, en particulier pour le projet en cours « Ebo-sursy » qui a pour objectif général de renforcer les capacités de surveillance de la maladie à virus Ebola (**5.5**). Enfin, les perspectives de recherches futures sur l'écologie des chauves-souris frugivores seront exposées, en lien avec les questions initialement prévues pour cette Thèse qui n'ont pas été explorées suite à de l'arrêt précoce de la récolte des données, fin février 2020 (pandémie de la Covid-19 ; **5.6**).

5.2 Caractérisation de l'interface entre les chauves-souris frugivores et les humains

5.2.1 Villages et terres agricoles : îlots attractifs multi-spécifiques dans la forêt équatoriale

5.2.1.1 Via la sélection d'habitats d'alimentation par la chauve-souris à tête de marteau

Chez la chauve-souris à tête de marteau, la probabilité qu'un individu sélectionne une unité de ressource (c. à d., un pixel dans l'environnement spatial) était plus élevée dans les terres agricoles et proches des cours d'eau. En d'autres termes, ces habitats préférés par la population sont susceptibles de concentrer davantage d'individus comparativement à la forêt.

La densité d'individus dans ces environnements pourrait faire l'objet d'une estimation complémentaire à partir de la probabilité relative de sélection déjà calculée, de la proportion des habitats disponibles et de l'effectif total de la population d'*H. monstrosus* qui reste néanmoins inconnu sur la zone d'étude (Allen et al., 2008).

Des prospections de terrain ont été menées afin d'identifier les ressources clés de ces « îlots » de végétation d'origine anthropique qui attirent *H. monstrosus*. La dominance du parasolier (*Musanga cecropioides*) a été montrée dans les successions végétales secondaires qui poussent après l'arrêt des pratiques agricoles. Des observations visuelles de restes de fruits mangés accompagnés de nombreuses fèces, ainsi que de chauves-souris en vol transportant un fruit de parasolier attestent de l'importance de cette ressource pour *H. monstrosus*. Le parasolier présente une désynchronisation intraspécifique de fructification, ce qui induit une disponibilité en fruit toute l'année (Kagoro-Rugunda and Kayanja, 2011; Olaleru et al., 2020; Yamakoshi, 1998). Yamakoshi (1998) a également rapporté que certains pieds d'arbre fructifient en continu toute l'année. Le parasolier est également présent dans la forêt mature, mais en densité moindre puisqu'il est typiquement héliophile et pionnier. Cet arbre constitue donc une ressource abondante et prévisible pour *H. monstrosus* dans les terres agricoles. Par ailleurs, les observations de fèces et de fruits grignotés aux localisations visitées par *H. monstrosus* (identifiés via le suivi GPS) ont permis de suspecter une consommation de fruits cultivés par l'homme (p. ex., avocatier *Persea americana*, palmier à huile *Elaeis spp*., safoutier *Dacryodes edulis*). Ces différents résultats permettent de caractériser les terres agricoles comme une zone d'interface : un espace physique dans lequel les individus d'*H. monstrosus*, ainsi que les humains et espèces animales domestiques, superposent leur occupation de l'espace et potentiellement interagissent.

5.2.1.2 Via l'utilisation conjointe de l'habitat par les espèces de chauves-souris frugivores

L'étude de l'utilisation conjointe des habitats par les espèces de chauves-souris frugivores a révélé que la probabilité d'occurrence est plus élevée dans les villages et leurs alentours comparativement à la forêt pour la chauve-souris à tête de marteau (*H. monstrosus*), la chauve-souris à épaulettes de Franquet (*Epomops franqueti*), la chauve-souris de Woermann (*Megaloglossus woermanni*) et le Microptère de Peters (*Micropteropus pussilus*). En d'autres termes, ces espèces sont davantage attirées par les villages et les terres agricoles. Cette étude

souligne que d'autres espèces de chauves-souris frugivores (plus particulièrement *E. franqueti*, *M. woermanni* et *M. pusillus*) fréquentent également l'interface caractérisé par les villages et les terres agricoles. Ces résultats sont cohérents avec les connaissances existantes sur la distribution de chaque espèce selon un niveau de modification anthropique plus élevé. Le travail d'Olivero et al. (2020) a montré qu'à l'échelle de leur distribution, *E. franqueti* est favorisée par les terres agricoles, tandis que *M. woermanni* et *M. pusillus* sont favorisées par les paysages de forêt perturbés. *H. monstrosus* est rapporté dans des habitats de forêt primaire aux zones urbaines (Bradbury, 1977; Niamien et al., 2015; Olson et al., 2019). Par ailleurs, la chauve-souris frugivore à collier (*Myonycteris torquata*), la roussette à palais court (*Casinycteris argynnis*) et la chauve-souris frugivore de Bergmans (*Scotonycteris bergmansi*), qui montrent une réponse neutre au village, sont davantage associées aux forêts à l'échelle de leur distribution (Aellen and Brosset, 1968; Bergmans, 1990; IUCN, 2020; Monadjem et al., 2010; Waghiiwimbom et al., 2020). Cette étude a également montré que des processus régionaux pourraient avoir une influence sur la composition de la communauté de chauves-souris frugivores, puisque l'occurrence des espèces associées aux milieux ouverts a tendance à être plus importante dans les sites d'échantillonnages plus proches des frontières déboisées de la forêt au Sud et à l'Est du site d'étude. L'occupation de cet espace par les chauves-souris frugivores laisse entrevoir une utilisation très diverse des ressources alimentaires. Peu d'indices ont néanmoins été relevés lors des prospections de terrain puisque ces dernières étaient centrées sur *H. monstrosus*. *M. woermanni* a toutefois été observée se nourrissant sur les inflorescences de bananiers plantés dans les villages et aux alentours, comportement qui est également rapporté en Afrique de l'Ouest dans un paysage davantage fragmenté (Weber et al., 2009).

5.2.1.3 Choix de méthodes pour informer sur l'interface entre les chauves-souris frugivores et les humains

Ce travail a montré que la probabilité d'occurrence de l'espèce *H. monstrosus* et la probabilité relative de sélection par un individu sont plus élevées pour les villages et les terres agricoles. Cette mise en parallèle souligne que les modifications anthropiques de la zone étudiée induisent les mêmes tendances sur différents paramètres de distribution de cette espèce. Afin de caractériser l'interface entre les chauves-souris frugivores et les humains, l'utilisation de

méthodes de captures directes pourrait être avantageuse. Un premier avantage est de prendre en compte plusieurs espèces simultanément, notamment celles dont la faible masse corporelle ne permet pas un suivi par télémétrie satellitaire. Par ailleurs, les coûts matériels sont limités puisque seuls sont nécessaires les dispositifs de capture. Il existe néanmoins de multiples biais liés à l'utilisation de méthodes de capture pour étudier les communautés de chauves-souris. De manière générale, la probabilité de détecter une espèce animale lorsqu'elle est présente peut être très variable selon sa biologie et la configuration des dispositifs de capture (Hammond et al., 2021; Hofmeester et al., 2019). Par exemple, les différences morphologiques ou comportementales entre les espèces peuvent induire que certaines détectent et évitent plus ou moins les dispositifs (Wilson et al., 2015; Young et al., 2019). Ces spécificités peuvent varier en fonction de la taille des mailles des dispositifs utilisés (Gulette et al., 2019; Hickford and Schiel, 2008) ou selon leur emplacement dans la strate verticale (Rex et al., 2011). Par ailleurs, un emplacement aléatoire des filets laisse présager un succès de capture faible qui ne permet pas d'exploiter les données, tandis que la concentration des filets dans des lieux spécifiques (p. ex., voie de passage, arbre fruitier, cours d'eau) peut également induire des biais dans la probabilité de détection de chaque espèce. La méthode utilisée pour les analyses de cette Thèse (Joint Species Distribution Modelling : Ovaskainen & Abrego, 2020) permet de tenir compte d'une détection imparfaite des individus qui serait liée à un effort d'échantillonnage insuffisant, en incluant l'effort d'échantillonnage en co-variable. Elle propose également de renseigner la localisation spatiale de chaque unité d'échantillonnage comme une variable aléatoire. Cette approche permet de quantifier la variation parmi des visites répétées et de définir une estimation de l'incertitude de détection dans la mesure où l'occupation d'une unité d'échantillonnage est supposée inchangée entre les différentes visites. Néanmoins, la méthode utilisée ne permet pas de séparer explicitement la probabilité de présence d'une espèce de sa probabilité de détection, ce qui devrait faire l'objet de futurs développements.

5.2.2 Mécanismes évolutifs qui sous-tendent l'utilisation des ressources anthropiques

5.2.2.1 Aptitudes variées selon les espèces

L'attrait des espèces de chauves-souris frugivores pour les terres agricoles soulevé dans les paragraphes précédents pose question sur les mécanismes qui permettent aux Pteropodidae de tirer profit de ressources alimentaires induites par différents degrés de modifications anthropiques. La population de *H. monstrosus* est davantage susceptible de sélectionner les terres agricoles malgré la dominance de l'habitat forestier moins transformé. Bien que *P. lylei* évolue dans un environnement davantage anthropisé, la même tendance à préférer un habitat anthropisé a été montré par Choden et al. (2019). Les autres études ayant utilisé une méthode de sélection d'habitats pour identifier les habitats d'alimentation préférés par les espèces ont montré des résultats contrastés. La Roussette d'Égypte (*Rousettus aegyptiacus*) sélectionne davantage des plantations, les vergers et les zones proches des rivières dans un environnement méditerranéen avec une végétation naturelle peu favorable à l'alimentation des chauves-souris (Lučan et al., 2016). La Roussette paillée africaine (*Eidolon helvum*) en Afrique de l'Ouest sélectionne davantage des couverts végétalisés durant la saison humide, mais préfère les zones bâties durant la saison sèche (Fahr et al., 2015). Les espèces endémiques des Philippines, la roussette à couronne dorée (*Acerodon jubatus*) et la roussette de Malaisie (*Pteropus vampyrus lanensis*) sélectionnent préférentiellement les forêts préservées et les zones proches des rivières dans un environnement hétérogène (c. à d., forêts préservées ou perturbées et zones habitées ; Mildenstein et al., 2005). Bien que les contextes environnementaux de ces études soient différents, ces espèces ont tendance à montrer des aptitudes variées à bénéficier des ressources anthropiques. Des différences interspécifiques de phénotype (Felice et al., 2019; Michaud et al., 2020), de physiologie (Hiratsuka and Uehara, 2007; Machovsky-Capuska et al., 2016) ou de comportements (Kent and Sherry, 2020) pourraient expliquer que les espèces ont des capacités différentes à exploiter ou à être compétitives pour certaines ressources.

5.2.2.2 Spécialisation inter-individuelle ou flexibilité individuelle ?

L'originalité de cette Thèse est que la région d'étude d'*H. monstrosus* est une forêt équatoriale au sein de laquelle les terres agricoles représentent seulement 2% de la surface. Ces résultats montent qu'une espèce peut préférer des ressources alimentaires induites par la présence humaine (c. à d., végétation secondaire spontanée ou cultivée par l'homme) lorsque l'habitat « originel » de cette espèce est majoritaire et lorsque les transformations environnementales sont localisées. Ces résultats posent question sur les mécanismes évolutifs qui sous-tendent l'utilisation précoce de ces habitats chez les mâles matures *H. monstrosus*. Cette utilisation pourrait être issue d'une spécialisation inter-individuelle, par exemple liée à des différences de phénotype ou de personnalité entre les individus, qui entraine différentes aptitudes à utiliser des ressources et des environnements variés, ou à tolérer les risques de prédation. Par exemple, une morphologie des ailes plus large et ronde chez une espèce de chauve-souris insectivore (*Pteronotus mesoamericanus*) est associée à la consommation d'une plus grande diversité d'arthropodes comparée à une morphologie plus étroite et pointue (Magalhães de Oliveira et al., 2020). Chez la mésange charbonnière, les individus explorateurs ont tendance à trouver un plus grand nombre de nouveaux sites d'alimentation (Herborn et al., 2010). Chez les crabes de boue (*Panopeus herbstii*), les individus audacieux occupent les zones subtidales des récifs, où l'opportunité d'obtenir de la nourriture est meilleure, tandis que les individus timides ont tendance à occuper la zone intertidale qui est moins exposée aux prédateurs (Griffen et al., 2012). Par ailleurs, une flexibilité individuelle pourrait s'être développée afin de répondre à un environnement changeant ou à des conditions de compétition fluctuantes dans le temps (Gulka and Davoren, 2019; Milligan et al., 2017; Pintor et al., 2014). Les données individuelles chez *H. monstrosus* suggèrent que ces deux interprétations ne sont pas mutuellement exclusives, puisque tous les individus utilisent au moins une fois les terres agricoles, et deux individus ne les quittent pas durant toute la durée de leur suivi (c. à d., trois et six nuits). Par ailleurs, l'espèce est suspectée de suivre la fluctuation des ressources alimentaires par des migrations saisonnières (Olson et al., 2019), ce qui soutient la nécessité d'une certaine flexibilité individuelle.

5.2.3 Vers un hot spot épidémiologique ?

La discussion des paragraphes précédents (en particulier **5.2.1**) suggère que la configuration environnementale, et notamment l'existence d'îlots de végétation attractive, pourrait avoir un impact sur les interactions entre les individus à des échelles interspécifiques et intraspécifiques. Par exemple, une concentration d'individus d'*H. monstrosus* dans cet espace pourrait augmenter la probabilité qu'un individu soit en contact avec plusieurs autres individus. Une augmentation des contacts interspécifiques directs (c. à d., entre individus) ou indirects (c. à. d., via des fluides corporels déposés dans l'environnement) pourrait être suspectée entre les quatre espèces de chauves-souris frugivores dont la présence est favorisée par le village, et entre ces espèces et d'autres espèces de la faune sauvage attirées par les mêmes ressources fruitières (p. ex., primates, rongeurs, cervidés). La grande faune sauvage serait néanmoins écartée de ce réseau, puisque ces espèces évitent généralement la proximité des villages à cause de la pression de chasse (p. ex., grands singes ; Koerner et al., 2017). L'existence de ces zones pourrait également augmenter l'occurrence de contacts directs ou indirects entre les chauves-souris frugivores et les humains.

Des analyses épidémiologiques pourraient être menées afin de tester si cet environnement correspond à un « hot spot » épidémiologique : des aires qui attirent un nombre important d'espèces ou d'individus, qui peuvent altérer de manière significative les patrons de contacts et amplifier la transmission de pathogènes chez une espèce (Benavides et al., 2012), ou entre plusieurs espèces (Lessler et al., 2017). Le « hot spot » renvoie donc à des environnements où la transmission effective d'un pathogène et/ou sa prévalence sont plus élevées comparés à d'autres types d'environnements (Lessler et al., 2017; Paull et al., 2012). Cette hypothèse pourrait être testée en observant si les individus d'une ou de plusieurs espèces de chauves-souris frugivores qui fréquentent les villages partagent davantage de pathogènes en commun comparés à des individus exclusivement forestiers. De manière générale, l'identification des zones d'interface souligne une échelle locale où des pathogènes pourraient être transmis, ce qui est une première étape pour préciser les risques d'émergence d'une épidémie (Magouras et al., 2020).

5.3 Stratégies individuelles de recherche alimentaire dans différents types d'environnements modifiés par l'homme

5.3.1 Comparaison des comportements individuels entre la roussette de Lyle et la chauve-souris à tête de marteau

5.3.1.1 Rôle contrasté du lieu central dans la sélection d'aires d'alimentation

Les résultats de cette Thèse ont montré que les individus *P. lylei* s'alimentent généralement jusqu'à 15 km du gîte diurne et *H. monstrosus* jusqu'à 10 km du lek, indiquant un rayon dans lequel les individus d'une population circulent régulièrement. Les individus *P. lylei* visitent les zones résidentielles en moyenne plus éloignées du gîte diurne. Les zones résidentielles étant supposées être de meilleure qualité, cet habitat préféré est susceptible de satisfaire les besoins énergétiques des chauves-souris malgré l'effort à fournir pour les atteindre. En effet, selon les théories développées autour de l'approvisionnement optimal, les individus qui s'éloignent de leur lieu central doivent compenser en consommant une nourriture de valeur énergétique d'autant plus élevée que la distance est grande (Cezilly and Benhamou, 1996). L'épuisement des ressources dans les habitats optimaux à proximité du lieu central est également constaté chez de nombreuses populations animales, où les individus utilisent alors des ressources de meilleure qualité plus éloignées (chez le castor du Canada *Castor canadensis* : Gallant et al., 2004; chez le cheval féral *Equus caballus* : Rozen-Rechels et al., 2015; chez l'éléphant d'Afrique *Loxodonta africana* : Valls-Fox et al., 2018). Un résultat inverse a néanmoins été trouvé pour les individus de *H. monstrosus* qui visitent les terres agricoles (c. à d., l'habitat préféré) plus proches du lek comparées à la forêt. Plusieurs hypothèses pourraient expliquer cette différence de résultat. Malgré la forte densité de population au lek, une absence d'épuisement des ressources et une faible compétition inter-individuelle pourraient inciter les mâles à rester à proximité du lek afin de limiter les dépenses énergétiques de déplacement. En accord avec cette hypothèse, Calderón-Capote et al. (2020) ont trouvé que, chez l'espèce *Eidolon helvum,* les distances atteintes depuis le gîte diurne ne différaient pas selon différentes densités de colonies, ce qui suggère que la quantité de nourriture disponible n'est pas toujours une limite pour certaines populations de chauves-souris frugivores. Ensuite, l'utilisation d'aires d'alimentation forestières plus éloignées du lek pourrait simplement être

liée à la configuration spatiale de la région d'étude, où l'habitat forestier devient très majoritairement disponible au fur et à mesure que l'on s'éloigne du lek (en particulier au-delà de 5 km). Par ailleurs, contrairement aux individus de *P. lylei* qui utilisent de manière quasi-quotidienne leur lieu central (c. à d., un seul gîte diurne), les individus de *H. monstrosus* visitent le lek de manière facultative et sont peu contraints dans le choix de leur gîte diurne du fait de la prédominance de la forêt, ce qui pourrait expliquer un moindre effet du lieu central. Ces différences de résultats entre *P. lylei* et *H. monstrosus* suggèrent que les patrons d'occupation de l'espace des chauves-souris frugivores depuis un lieu central sont multifactoriels, en particulier dépendants de la configuration de l'espace et des interactions interspécifiques, voire intraspécifiques, non prises en compte dans le cadre de ce travail.

5.3.1.2 Deux stratégies de visite des aires d'alimentation

P. lylei et *H. monstrosus* sélectionnent préférentiellement des habitats anthropisés pour s'alimenter à l'échelle de la population. Néanmoins, les comportements individuels qui sous-tendent ces patrons diffèrent selon les deux espèces. En effet, les individus *P. lylei* visitent davantage d'aires dans l'habitat préférentiel sans y passer plus de temps, tandis que les individus *H. monstrosus* passent plus de temps dans les aires de l'habitat préférentiel sans visiter davantage de sites. Pour *P. lylei*, le paysage fragmenté induit que les ressources dans les zones résidentielles pourraient être moins denses et davantage distantes les unes des autres. Cette structure spatiale pourrait inciter les individus à multiplier les visites dans des aires distinctes. Pour *H. monstrosus*, l'habitat préféré est localisé et continu, avec des ressources potentiellement abondantes toute l'année (c. à d., dominance de l'espèce végétale *M. cecropioides*), ce qui pourrait limiter la nécessité de multiplier la visite d'aires distinctes. Des études de terrain chez différentes espèces ont montré que les patrons de déplacements des individus s'ajustent en fonction de l'hétérogénéité du paysage et de la répartition spatiale des ressources (chez le renne : Mason & Fortin, 2017; chez le goéland pontique : Skórka et al., 2009). Par exemple chez le cerf élaphe, la distance parcourue pour s'alimenter dépend de la taille moyenne des parcelles de forêt déboisées dans le domaine vital d'un individu (Frair et al., 2005). Il est également probable que les individus de *P. lylei* et *H. monstrosus* issus d'autres populations que celles étudiées ajustent la répartition de leurs activités dans le temps et dans l'espace en fonction de la configuration du paysage et de la distribution des ressources. Ainsi,

plus les ressources alimentaires utiles aux chauves-souris frugivores seraient fragmentées dans l'espace, plus les individus auraient tendance à visiter davantage d'aires d'alimentation. A l'inverse, plus les ressources utiles seraient concentrées, plus les individus auraient intérêt à rester au même endroit durant la nuit où à y revenir au cours de nuits successives. L'absence de connaissances exhaustives sur la distribution des ressources alimentaires dans les deux contextes d'étude, ainsi que la méconnaissance des critères utilisés par les espèces pour évaluer la qualité de leurs ressources limitent actuellement la possibilité de tester cette hypothèse.

5.3.1.3 Stratégie commune de revisite des aires d'alimentation en lien avec l'expérience passée

Les individus des deux espèces *P. lylei* et *H. monstrosus* ont une probabilité plus élevée de revisiter une aire d'alimentation au cours des nuits successives lorsqu'elles y ont passé beaucoup de temps lors de leur dernière visite. Par ailleurs, pour *P. lylei* où le retour quotidien au gîte diurne est une règle générale, la probabilité de revisiter une aire augmente plus cette dernière est proche du gîte. Ces résultats rejoignent ceux de Goldshtein et al. (2020) qui ont montré, chez une espèce de chauve-souris nectarivore qui se nourrit sur des cactus isolés, que les individus revisitaient les cactus les plus profitables, c'est-à-dire avec davantage de nectar et proches de leur lieu central. Par ailleurs, un modèle mathématique développé dans le cadre de cette même étude suggère que cette stratégie, dans des conditions de compétition interspécifique, permet d'augmenter la prise alimentaire comparée à une sélection aléatoire des aires. Une limite des résultats de cette Thèse est que l'absence de mesures *in situ* de la qualité des aires d'alimentation ne permet pas de savoir si les individus étudiés revisitent les mêmes aires exclusivement selon des critères de qualité, ou si la familiarité au site les incite à revisiter ces endroits même si de meilleures alternatives existaient. Toutefois, ces résultats confortent l'hypothèse encore peu explorée que le comportement de revisite des aires d'alimentation par les chauves-souris frugivores est répandu chez de nombreuses espèces, et que les chauves-souris utilisent probablement des informations basées sur leur expérience individuelle pour choisir de revisiter ces aires.

5.3.2 Perspectives d'approfondissement des processus écologiques qui influencent les comportements individuels

Cette Thèse a mis en évidence différents patrons de déplacements individuels dans le cadre de la recherche alimentaire chez deux espèces de chauves-souris frugivores qui évoluent dans des environnements distincts par leur degré de modification anthropique et de fragmentation. Cette comparaison a soulevé plusieurs questions, par exemple celle de savoir si les divergences observées entre les deux espèces sont liées à leurs spécificités écologiques (p. ex., différentes capacités de mobilité ou de perception de l'espace) ou à la configuration du paysage. Répliquer l'étude réalisée sur *H. monstrosus* dans un environnement davantage fragmenté pourrait être envisagé afin d'observer si les individus utilisent des stratégies de recherche alimentaire qui se rapprochent des patrons observés pour *P. lylei*. L'Afrique de l'Ouest, où l'espèce est également présente, serait une région d'étude idéale puisque d'importantes déforestations ont eu lieu ces dernières décennies (Gilruth et al., 1990; Ruf et al., 2015).

En lien étroit avec les théories d'écologie comportementale, la considération des mécanismes clés qui gouvernent les processus de choix des individus (p. ex., physiologie interne, critères environnementaux, capacités d'orientation et de mémoire spatiale ; Tang & Bennett, 2010) est indispensable pour permettre une meilleure interprétation des patrons d'utilisation de l'espace. Par exemple, il serait pertinent de mieux identifier les critères que les individus utilisent pour discriminer la qualité des aires d'alimentation. De nombreuses espèces parmi les mammifères, les oiseaux ou les poissons discriminent des quantités de manière visuelle ou olfactive (Bogale et al., 2011; Cox and Montrose, 2016; Plotnik et al., 2019; Potrich et al., 2015). Les aptitudes à comparer différentes quantités dans l'espace et le temps sont variables selon les espèces (Abramson et al., 2011; Garland et al., 2012; Gómez-Laplaza et al., 2017). De manière générale, les chauves-souris frugivores utilisent leur sens olfactif et sont capables de discriminer entre des fruits de différentes maturités (Elangovan et al., 2006; Korine and Kalko, 2005). Des tests comportementaux seraient néanmoins nécessaires pour préciser leurs aptitudes de discrimination et de mémorisation d'indices de qualité. Il serait également utile de clarifier les règles autour des théories d'approvisionnement optimal que les individus suivent, telles que les règles de départ d'une aire d'alimentation (McNamara,

1982; McNamara and Houston, 1985), la nécessité d'équilibrer les besoins nutritionnels (Rapport, 1980; Whelan et al., 1998) ou la prospection de nouvelles ressources (Bateson, 2003). Ensuite, il serait intéressant de déterminer si les espèces ont des perceptions différentes de la configuration des patchs de ressources, et quelles en sont les conséquences sur leurs déplacements (Etzenhouser et al., 1998). Enfin, bien que les chauves-souris frugivores soient décrites comme des chasseuses essentiellement solitaires (Egert-Berg et al., 2018), Ratcliffe and ter Hofstede (2005) ont montré, chez la chauve-souris à queue courte (*Carollia perspicillata*), que l'utilisation d'informations sociales telles que les odeurs rapportées par les congénères au gîte diurne peut indiquer la disponibilité de nouvelles ressources de nourriture. Des recherches plus approfondies sur l'influence du groupe social semblent donc nécessaires pour mieux identifier les interactions entre les individus dans le cadre des activités d'alimentation.

5.3.3 Utilisation des comportements individuels pour une meilleure compréhension des interactions entre individus dans un contexte épidémiologique

La quantification des différents comportements de recherche alimentaire mis en évidence par cette Thèse (p. ex., nombre, durée) pourrait être utilisée pour modéliser des réseaux de contacts entre individus à des échelles intraspécifique et interspécifique. Un réseau de contacts est défini par l'identification des connexions entre des individus autour d'espaces partagés, où des opportunités d'interactions sont possibles (Manlove et al., 2018). Les données de cette Thèse sur la localisation spatiale d'individus au sein d'aires d'alimentation et sur la durée d'utilisation de ces aires sont typiquement celles nécessaires à la modélisation de tels réseaux. Une telle modélisation des réseaux de contacts entre individus dans les environnements étudiés serait possible, à condition de faire des hypothèses sur certains paramètres écologiques non identifiés dans le cadre de ce travail (p. ex., capacité d'accueil d'individus par aires d'alimentation). En parallèle, faire des hypothèses sur les futures transformations environnementales qui vont affecter les régions étudiées, ainsi que modéliser des réseaux de contacts entre individus dans ces contextes fictifs permettrait de mieux comprendre l'influence des modifications anthropiques sur les occasions d'interactions intraspécifiques et interspécifiques. Par exemple, en République du Congo, la région étudiée

est incluse dans l'unité d'exploitation forestière « Mbomo – Kéllé » où, depuis 2008, l'exploitation de la forêt par une société malaisienne (Congo Dejia Wood Industry) transforme progressivement la forêt primaire en forêt secondaire. Le traitement forestier est de type « forêt jardinée » : les arbres d'intérêts sont sélectionnés individuellement puis coupés. Ces transformations sont susceptibles d'augmenter l'occurrence d'arbres pionniers dans la forêt (p. ex., *Musanga cecropioides*) et de diminuer l'occurrence de certaines essences d'intérêt commercial (p. ex., *Milicia excelsa*, *Paraberlinia bifoliolata*, *Lophira alata*), ce qui pourrait avoir des conséquences importantes sur l'utilisation de l'espace des chauves-souris qui sont susceptibles d'utiliser ces différentes ressources.

Couplée à des données d'épidémiologie, la modélisation de réseaux de contacts est un outil fréquemment utilisé pour expliquer des dynamiques épidémiologiques, voire l'occurrence d'épidémies. Par exemple, chez le Vampire commun (*Desmodus rotundus*) qui se nourrit du sang d'animaux d'élevage, Rocha & Dias (2020) ont modélisé un réseau de contacts concluant pour prédire l'occurrence d'épidémies de rage chez le bétail dans une région du Brésil. Le réseau de contacts représentait les liens entre les différents gîtes diurnes des chauves-souris, et entre ces gîtes diurnes et les fermes avoisinantes. Sa construction était basée sur des données d'écologie incluant le rayon maximal atteint par les Vampires communs depuis leur gîte diurne. Par ailleurs, les auteurs ont inclus dans les paramètres du modèles le comportement typique de prédation des animaux d'élevage selon leur docilité, ainsi que celui de retourner prédater le même individu au cours de nuits successives. Ce type de modélisation pourrait également être envisagé chez les espèces de chauves-souris étudiées dans le cadre de cette Thèse, dans la limite où des données d'épidémiologie suffisamment précises seraient disponibles pour alimenter le modèle (voir aussi Erreur ! Source du renvoi introuvable.).

5.4 Cas particulier du système de lek chez la chauve-souris à tête de marteau

5.4.1 Contribution à une meilleure connaissance du système de lek

5.4.1.1 Distribution des sous-populations de mâles centrés sur les leks

Les mâles *H. monstrosus* étudiés ont une probabilité plus importante de visiter le site d'accouplement et d'y passer plus de temps si leur gîte diurne individuel se trouve dans un

rayon de 10 km. Bien que l'arrêt de la récolte des données GPS par téléchargement à distance atteste que certains mâles ont probablement quitté la zone d'étude, la majeure partie d'entre eux est fidèle au même lek, puisqu'aucune visite d'un autre site n'a été constatée malgré la présence du site le plus proche à 18 km. La même tendance est rapportée dans une région forestière au Gabon par Bradbury (1977) qui mentionne l'observation de mâles occupant successivement les mêmes places de chant au cours de la période de reproduction. Les prospections de Bradbury (1977) avaient par ailleurs révélé des distances de 5 à 18 km avec les leks voisins les plus proches. Les résultats de cette Thèse apportent des informations complémentaires sur la distribution des leks dans le paysage, ainsi que sur l'organisation de sous-populations de mâles autour des leks durant la période d'appariement. Les femelles et les juvéniles, quant à eux, utilisent plus probablement des espaces qui incluent plusieurs sites de leks (Bradbury, 1977; Olson et al., 2019).

5.4.1.2 Utilisation des terres agricoles pour compenser les coûts énergétiques de la reproduction

Les individus qui passent beaucoup de temps au lek durant la nuit diminuent le nombre d'aires visitées dans la forêt pour s'alimenter, tout en maintenant un nombre équivalent dans les terres agricoles. Les comportements de parades sont en effet couteux en énergie (Vehrencamp et al., 1989), ce qui incite les individus à adopter des stratégies pour maximiser l'énergie gagnée lors de la recherche alimentaire. Par exemple, chez le Tétras des armoises (*Centrocercus urophasianus*) et le Manakin casse-noisette (*Manacus manacus*), les individus qui paradent au lek *se* nourrissent plus proche du lek (Cestari and Pizo, 2013; Vehrencamp et al., 1989) ou dans des habitats de meilleure qualité (p. ex, quantité plus importante de ressources : Cestari & Pizo, 2013) comparés à d'autres espèces ou individus qui n'utilisent pas de lek. Pour le cas étudié durant cette Thèse, les individus qui passent le plus de temps au lek utilisent des aires des terres agricoles en moyenne situées à quelques centaines de mètres plus proches du lek comparativement aux individus qui utilisent moins le lek. A l'inverse, ils s'éloignent en moyenne de quelques kilomètres supplémentaires du lek pour atteindre des aires dans la forêt, en maintenant probablement la visite de celles à proximité des cours d'eau. Globalement, les individus ne sélectionnent donc pas tous leurs sites proches du lek. Toutefois, la réduction du nombre d'aires visitées pourrait entrainer une diminution globale

de la distance parcourue pour l'alimentation. De manière complémentaire, l'utilisation spécifique des ressources des terres agricoles pourrait être la meilleure stratégie pour compenser l'énergie dépensée au lek. Cette réflexion pose également la question de savoir si la préférence de recherche alimentaire dans les terres agricoles et la proximité des cours d'eau jouent un rôle dans l'établissement et le maintien des sites de leks dans le paysage.

5.4.1.3 Hypothèses sur l'histoire évolutive du lek

Différentes théories se sont succédées pour expliquer l'existence de modes d'appariement autour d'un système de lek chez les espèces animales (Jiguet and Bretagnolle, 2006). Ces théories sont basées sur l'existence de dimorphismes sexuels comportementaux, où les mâles et/ou les femelles favorisent le rassemblement des individus. Parmi ces théories, celles du hot spot induit par les mâles prédit que les mâles s'agrègent là où la densité de femelles est plus élevée afin de maximiser les probabilités de rencontre (Bradbury et al., 1986). La théorie de la préférence des femelles prédit que ces dernières préfèrent les agrégations de mâles, par exemple pour limiter les coûts liés à la recherche de partenaires ou les risques de prédation (Beehler and Foster, 1988; Gibson et al., 1990). La théorie du hot spot induit par les femelles prédit que les femelles se rendent là où la densité de mâles est plus importante, puis l'agrégation des mâles survient par des mécanismes indépendants des préférences des femelles, par exemple par l'attraction de mâles moins compétitifs (Arak, 1982; Beehler and Foster, 1988). Enfin, la théorie des trous noirs prédit que les leks seraient une conséquence de la forte mobilité de femelles et que l'agrégation de mâles serait favorisée sur leurs voies de passage (Stillman et al., 1993; Westcott, 1997).

Dans la région étudiée au Gabon, Bradbury (1977) a rapporté l'existence de dix sites de leks, tous situés proches de cours d'eau et la plupart non loin de villages. Les prospections menées sur le terrain de cette étude en République du Congo ont rapporté l'existence de trois leks, situés à proximité de villages, dont deux étaient traversés par de petits cours d'eau. Les résultats de cette thèse montrent à la fois que les aires proches des cours d'eau et des terres agricoles autour des villages sont les habitats préférés pour l'alimentation des mâles. Les préférences des femelles pourraient être analogues à celle des mâles (chez l'outarde canepetière *Tetrax tetrax* : Silva et al., 2014 ; chez le grand tétra *Tetrao urogallus* : Storch, 1997), bien que des dimorphismes de sélection d'habitats soient régulièrement observés chez

les espèces qui utilisent des leks (chez l'outarde oubara *Chlamydotis undulata* : Hingrat et al., 2008). Cette réflexion suggère que la formation de leks chez *H. monstrosus* pourrait suivre une théorie du hot spot : les leks se forment là où la densité d'individus du sexe opposé est la plus élevée, ce qui maximise les probabilités d'appariement. Toutefois, il n'est pas possible en l'état actuel des connaissances de préciser si la formation des leks chez *H. monstrosus* serait davantage à l'initiative des mâles ou des femelles. Un moyen de le vérifier serait de réaliser une étude de télémétrie satellitaire sur les femelles afin de préciser si une densité plus importante est constatée dans les environnements soumis aux mêmes variables qui favorisent la présence de leks. Ce type d'étude nécessiterait un choix de balise GPS adapté au poids des femelles.

5.4.2 Pratiques humaines et sites de leks : une interface saisonnière

La présence de sites de leks proches des villages peut être une source importante d'augmentation des interfaces entre les chauves-souris et les humains. Plus particulièrement, la probabilité de contacts directs peut être augmentée durant la période d'appariement des chauves-souris si des activités de chasse sont dirigées vers le lek. Dans la région d'étude en République du Congo, les sites de leks sont occupés par de nombreuses chauves-souris deux fois par an, pendant la grande saison sèche de juin à août, ainsi que pendant la petite saison sèche entre décembre et février. Ces sites sont connus des habitants locaux. Certaines personnes y chassent occasionnellement les chauves-souris qui sont disponibles « en quantité industrielle » ou « en cascade » selon les expressions utilisées par les personnes interviewées. Des enquêtes auprès des villages de la région ont néanmoins révélé que certains villages pratiquent la chasse des chauves-souris et d'autres non. Par conséquant, les traditions locales sont indispensables à prendre en compte pour mieux estimer les contacts potentiels entre les chauves-souris et les hommes à partir de cette interface.

5.5 Implications globales en épidémiologie

5.5.1 Synthèse de l'identification des interfaces chauves-souris frugivores – humains dans la région d'étude en République du Congo

Les villages et les terres agricoles étudiés en République du Congo ont été identifiés comme des zones d'interfaces entre les chauves-souris frugivores et les humains, dans le sens où il existe un recouvrement entre l'espace utilisé par les chauves-souris pour leur alimentation et celui occupé par les humains pour leurs activités (**Figure 5.1**). L'exploitation traditionnelle de l'or dans les cours d'eau forestiers (c. à d., orpaillage) qui est pratiquée par certains habitants pourrait également rapprocher les humains de *H. monstrosus* qui apprécie la proximité avec

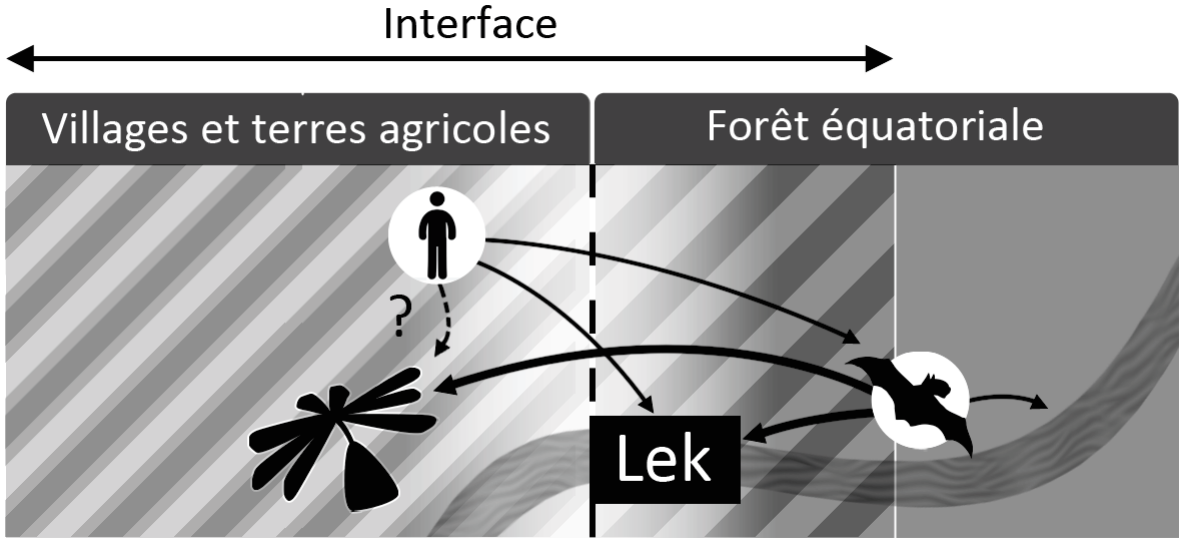


Figure 5.1. Interface entre les humains, représentés par la « silhouette humaine », et la chauve-souris à tête de marteau (*Hypsignathus monstrosus)*, représentée par la « silhouette chauve-souris », dans la région étudiée en République du Congo. Les villages et terres agricoles, ainsi que la forêt équatoriale, sont les habitats typiques de la région étudiée. Le lek est le site d'accouplement utilisé par les individus d'*H. monstrosus* dans le cadre de la reproduction, traversé par un cours d'eau sur cette figure. Les ressources alimentaires qui attirent les chauves-souris dans les villages et les terres agricoles sont représentées par le fruit du parasolier (*Musanga cecropioides*). L'épaisseur des flèches représente l'intensité du lien entre les différents éléments. La flèche en pointillé indique des connaissances limitées sur les fruits consommés à la fois par les humains et la chauve-souris à tête de marteau. Les rencontres entre les chauves-souris et les humains sont plus susceptibles d'avoir lieu à proximité des cours d'eau, vu la préférence de la chauves-souris à s'alimenter dans cet environnement et les pratiques humaines d'orpaillage.

les cours d'eau pour s'alimenter. Par ailleurs, les habitats modifiés par l'homme pourraient favoriser l'installation ou le maintien de sites de reproduction chez l'espèce *H. monstrosus*. Les sites de leks, caractérisés par une forte densité d'individus sur plusieurs hectares, sont en eux-mêmes une zone d'interface avec d'autres espèces. Leur proximité avec les villages pourrait favoriser la visite des humains pour la chasse des chauves-souris. En effet, l'observation personnelle des pratiques humaines locales a mis en évidence des cas réguliers de contacts directs entre les chauves-souris et les humains via les activités de chasse (visant notamment *H. monstrosus* du fait de sa grande taille).

5.5.2 Autres éléments à prendre en compte pour préciser les risques d'émergence d'épidémies

5.5.2.1 Préciser les voies de transmissions via l'étude des pratiques humaines

Le partage simultané d'un espace par différents individus ou espèces n'informe pas directement sur la nature des interactions entre ces organismes, ni sur la transmission effective d'agents pathogènes (Alexander et al., 2018; Thurman et al., 2019). En effet, si l'existence de zones d'interfaces entre les chauves-souris frugivores et les humains ou autres espèces animales est un indicateur de contacts potentiels, l'identification de la nature et de la fréquence de ces contacts reste à élucider. De multiples facteurs sont à prendre en compte afin d'identifier plus précisément les situations récurrentes de contacts entre les chauves-souris et les espèces hôtes relais qui seraient susceptibles d'amplifier la réplication du virus et/ou de le transmettre à l'homme, mais également les situations qui pourraient favoriser une transmission directe du virus à l'homme.

Pour la région étudiée, ancien épicentre d'épidémies d'Ebola (Leroy et al., 2009), ainsi que pour d'autres régions similaires (c., à d. présence importante de forêt et faible densité humaine) qui ont également connu des épidémies (Gatherer, 2018), la transmission zoonotique à l'humain est souvent associée au contact avec des primates ou des chauves-souris infectées (Judson et al., 2016; Rouquet et al., 2005), sans toutefois être clairement identifiée (Judson et al., 2016; Shears and Garavan, 2020). Notamment, des transmissions par voie indirecte sont suspectées, mais non-confirmées, incluant la consommation de fruits préalablement contaminés par un animal infecté (Baudel et al., 2019).

Dans le cadre des recherches autour des risques de transmission du virus Nipah au Bangladesh, il a par exemple été identifié que les chauves-souris se nourrissaient dans les dispositifs utilisés par les humains pour récolter du jus de palme (Salah Uddin Khan et al., 2010). Des mesures préventives ont ensuite pu être proposées pour empêcher les chauves-souris de boire dans les dispositifs de récolte (Khan et al., 2012). A l'inverse, au Cambodge, des pratiques moins à risque pourraient expliquer une occurrence moins importante des épidémies comparativement au Bangladesh (Cappelle et al., 2020). Des pratiques humaines qui favoriseraient les transmissions indirectes, bien que théoriquement possibles, n'ont pas été observées sur le terrain puisque l'utilisation des fruits cultivés par les chauves-souris frugivores est apparue comme minoritaire comparée à l'utilisation de la végétation secondaire spontanée. Un état des lieux approfondi et une implication des communautés humaines dans une réflexion participative, qui dépasse le cadre de ce travail, seraient nécessaires pour mieux comprendre les pratiques humaines et leur rôle dans les contacts potentiels avec des chauves-souris (p. ex., chasse, utilisation des fruits cultivés mais aussi consommés dans la forêt).

5.5.2.2 Préciser les dynamiques épidémiologiques

Au-delà de l'identification des contacts, la transmission de pathogènes est également dépendante de nombreux facteurs épidémiologiques, tels que la prévalence du pathogène dans la population, l'intensité de l'infection d'un individu hôte (p. ex., charge virale), les processus d'excrétion et la survie du pathogène dans le milieu extérieur, le passage de la barrière inter-espèces, la réponse immunitaire, l'espèce cible et la réplication du pathogène (Plowright et al., 2017). Ces caractéristiques épidémiologiques sont elles-mêmes hautement variables dans l'espace et dans le temps, selon les facteurs environnementaux ou physiologiques qui influent sur les organismes à différentes échelles biologiques. La dynamique couplée de la transmission de pathogènes entre les humains et certaines espèces animales selon la variabilité environnementale est une étape clé de l'émergence d'épidémies (Alexander et al., 2012). Toutefois, identifier cette dynamique est un challenge important au vu des multiples facteurs à prendre en compte.

En l'état actuel des connaissances, les facteurs clés qui interviennent dans l'émergence d'épidémies du virus Ebola ne sont pas encore bien connus. En effet, les épidémies humaines sont des évènements rares (Feldmann and Geisbert, 2011) qui surviennent dans des contextes

variés (Rugarabamu et al., 2020) où l'origine de la transmission au cas index n'est, de plus, pas toujours clairement identifiée (Judson et al., 2016). La dynamique du virus Ebola au sein de ses hôtes réservoirs suspectés (dont les chauves-souris) est particulièrement méconnue, notamment en raison de la faible prévalence de ce virus dans les populations échantillonnées (De Nys et al., 2018). A partir des occurrences d'épidémies humaines, plusieurs modélisations ont néanmoins permis de soulever un lien entre le risque d'épidémie et la diversité d'espèces de chauves-souris (Shapiro et al., 2020), la déforestation récente (Olivero et al., 2020), la saisonnalité (Buceta and Johnson, 2017; Lee-Cruz et al., 2021; Schmidt et al., 2017), la densité humaine faible ou élevée (Olivero et al., 2020; Walsh and Haseeb, 2015). La valeur prédictive de ces modèles reste néanmoins limitée puisqu'il est nécessaire de faire des hypothèses sur le rôle de facteurs très divers et variables selon les échelles spatiales considérées (Lee-Cruz et al., 2021). Par ailleurs, l'existence de résurgence virale plusieurs années après une épidémie humaine d'Ebola chez des sujets supposés guéris complexifie la prévention des risques de futures épidémies (Keita et al., 2021). Une démarche interdisciplinaire qui intègre écologie, épidémiologie et sciences sociales reste indispensable pour faire progresser simultanément les connaissances sur les différents facteurs nécessaires à une meilleure compréhension des dynamiques virales et à la prévention de l'émergence d'épidémies.

5.5.3 Utilisation des données d'écologie spatiale des chauves-souris frugivores pour des modèles épidémiologiques

L'épidémiologie, en tant que discipline scientifique, a connu un essor important suite à l'augmentation des préoccupations de santé publique et au développement d'approches de type « One Heath » (Cunningham et al., 2017; Destoumieux-Garzón et al., 2018). Domaine en constante évolution, elle regroupe actuellement de nombreux champs disciplinaires en relation avec la santé des populations humaines et animales. Cette pluridisciplinarité est liée à la nécessité de prendre en compte des d'informations d'origines diverses, incluant des données socio-économiques, épidémiologiques, ainsi que relatives à l'écologie des espèces hôtes (Plowright et al., 2017). Le développement des outils informatiques permet désormais l'intégration de ces informations dans des modélisations appliquées à l'épidémiologie. Les modèles épidémiologiques peuvent être définis comme des modèles mathématiques ou des représentations logiques de la transmission de maladies et des processus associés (Garner and

Hamilton, 2011). Au sens large, les modélisations épidémiologiques peuvent, par exemple, inclure des modèles de dynamique des populations qui décrivent un phénomène biologique, des modèles de risques d'introduction d'une maladie dans une population ou des modèles analytiques pour identifier les associations entre l'occurrence d'une maladie et des facteurs de risques. Plus spécifiquement, les modélisations peuvent intégrer des données spatiales variées issues de l'utilisation de l'espace des animaux à différentes échelles (p. ex., densité de sites dortoirs : Lunn et al., 2021; White et al., 2018), permettant d'affiner la compréhension de la dynamique des pathogènes et des risques d'épidémies.

Les modélisations épidémiologiques actuelles en lien avec les épidémies d'origine zoonotique intègrent rarement une dimension spatiale (Plowright et al., 2017; White et al., 2018). Par exemple, beaucoup de méthodologies actuelles considèrent la probabilité de transmission d'un agent infectieux entre deux hôtes comme une valeur unique (Plowright et al., 2017). Cela est en partie dû à la difficulté d'identifier les facteurs pertinents à prendre en compte pour introduire l'effet d'une hétérogénéité spatiale dans la modélisation (White et al., 2018). Par ailleurs, pour certaines espèces hôtes dont l'utilisation de l'espace et le rôle dans les dynamiques épidémiologies sont méconnues, l'absence de données écologiques à fine échelle peut limiter l'utilisation de modèles spatiaux. Les données mises en avant par cette Thèse peuvent théoriquement être utilisées dans tout type de modélisation épidémiologique qui nécessite des données relatives à l'écologie spatiale des chauves-souris frugivores, plus particulièrement à une échelle régionale et locale. Par exemple, les patrons mis en évidence à l'échelle individuelle seraient adaptés pour simuler des patrons de contacts entre les individus à l'échelle de l'utilisation des aires d'alimentation ou des sites de reproduction dans différents types d'environnements hétérogènes, tels qu'évoqués en **5.3.3**. Ce type de modélisation est d'ailleurs prévu dans le cadre du projet Ebo-sursy (Lee-Cruz et al., in prep.). Les nouvelles connaissances mises en avant par cette Thèse sur l'écologie des chauves-souris et l'identification des zones d'interfaces pourraient également être discutées dans une approche intégrative de modélisation (Scoones et al., 2017). Basées sur la rencontre entre différents acteurs (p. ex., épidémiologistes, écologues, sociologues, populations locales), ces discussions auraient pour but de faire émerger des facteurs qui auraient été mis de côté jusqu'à présent, mais qui pourraient jouer un rôle clé dans l'émergence d'épidémies.

5.6 Perspectives d'études complémentaires

5.6.1 Suivi longitudinal

Ce travail de Thèse comportait initialement des hypothèses sur l'effet des variations saisonnières sur le comportement de recherche alimentaire d'*H. monstrosus* et sur la composition des communautés de chauves-souris frugivores Africaines, qui n'ont pas été explorées suite à de l'arrêt précoce de la récolte des données fin février 2020 (pandémie de la Covid-19). Bien que la charge virale du virus Ebola est naturellement faible chez les chauves-souris, une hypothèse actuellement discutée par la communauté scientifique est que la stimulation de l'infection pourrait être déclenchée par des facteurs environnementaux saisonniers (Groseth et al., 2007). De manière générale, les changements saisonniers entrainent des variations dans la distribution des ressources alimentaires des chauves-souris frugivores (Cumming and Bernard, 1997; Happold and Happold, 1990; Marques et al., 2012; Richter and Cumming, 2005), ce qui influence la phénologie des espèces et les dynamiques de transmission de pathogènes. Par exemple, les mises-bas biannuelles chez la roussette d'Égypte (*Rousettus aegyptiacus*) pourraient être un élément important dans le maintien des Filoviridae dans ces populations (Hayman, 2015). Une période de raréfaction des ressources alimentaires pourrait également entrainer des contacts interspécifiques ou intraspécifiques plus importants à certaines périodes de l'année, ainsi qu'induire des opportunités de transmission limitées ou spécifiques à certaines conditions environnementales. En supposant que les chauves-souris soient réservoir du virus Ebola, il est donc important d'examiner dans quelles mesures la réplication du virus et sa transmission aux hôtes receveurs peuvent être liées aux variations environnementales saisonnières.

Concernant les comportements de recherche alimentaire chez *H. monstrosus* durant la période de formation des leks, il était prévu de faire une comparaison entre deux saisons distinctes (c. à d., petite et grande saisons sèches). L'étude réalisée en janvier 2020 correspondait plutôt à une période où les ressources fruitières dans la forêt sont abondantes (d'après un suivi phénologique d'espèces végétales correspondant au même biome géographique ; Adamescu et al., 2018; Gautier-Hion et al., 1985). Une hypothèse était qu'une sélection encore plus importante des ressources anthropiques soit observée lors de l'autre

période où les ressources fruitières dans la forêt mature sont rares, avec peut-être davantage d'exploitation d'espèces végétales cultivées par l'homme. La communauté de chauves-souris frugivores devait également être étudiée de manière longitudinale en échantillonnant des individus au cours des différentes saisons au travers de sept missions, dont quatre seulement ont pu être réalisées. Les périodes échantillonnées sont la grande saison de pluies et la petite saison sèche, qui correspondent théoriquement à une abondance élevée à modérée de ressources alimentaires dans la forêt. Une hypothèse était d'observer des migrations d'espèces par l'absence ou la rareté de certains taxons lors de la période où les ressources fruitières sont rares. De façon complémentaire, une utilisation encore plus importante des ressources anthropiques, disponibles toute l'année, aurait pu se traduire par une augmentation de l'occurrence de certaines espèces dans cet habitat.

5.6.2 Analyses de diète

Ce travail s'est intéressé de manière préliminaire aux ressources alimentaires consommées par l'espèce *H. monstrosus*. Au-delà de l'identification des habitats sélectionnés par les chauves-souris frugivores qui a été réalisée au cours de ce travail, la plus-value d'une étude du régime alimentaire serait d'identifier et de quantifier les ressources utilisées par les individus dans le cadre de l'alimentation, et donc leurs interactions plus précises avec l'environnement. La plupart des études sur le régime alimentaire des chauves-souris frugivores fournissent des listes d'espèces végétales consommées (Ayensu, 1974; Mahmood-Ul-Hassan et al., 2010; Marshall, 1985; Nakamoto et al., 2015) et très peu ont quantifié la proportion des différentes ressources et leur variation au cours des saisons (Amponsah-Mensah et al., 2019). Le manque d'études sur le régime alimentaire limite l'identification des ressources clés qui expliquent les patrons d'occupation de l'espace observé à différents niveaux d'organisation biologique et, par la même occasion, l'identification de voies spécifiques de transmission de pathogènes des chauves-souris à d'autres espèces animales et aux humains (p. ex., consommation de fruits cultivés par l'homme). Les méthodes d'étude du régime alimentaire se basent généralement sur la collecte de fèces et sur l'identification visuelle ou génétique des restes d'espèces végétales consommées (Aziz et al., 2017; Quéméré et al., 2013). Une base de données de référence des espèces végétales locales est également nécessaire pour orienter les identifications (Aziz et al., 2017). En complément, un suivi de la

phénologie végétale locale est idéal pour donner une idée de la disponibilité des ressources alimentaires dans le temps. Par exemple, par ce type de méthodologie, Amponsah-Mensah et al. (2019) ont identifié 30 espèces végétales consommées par la chauve-souris gambienne à épaulettes (*Epomophorus gambianus*), une espèce de Pteropodidae généraliste, en Afrique de l'Ouest dans une région hétérogène anthropisée. La diète suivait la disponibilité des ressources saisonnières, ce qui atteste d'un comportement alimentaire opportuniste. Par ailleurs, *E. gambianus* avait une préférence pour la consommation de figues (*Ficus spp*.) et consommait également des espèces végétales cultivées par l'homme.

Au cours de chaque opportunité de capture de chauves-souris en République du Congo dans le cadre de cette Thèse, des fèces de chauves-souris ont été récoltées de manière opportuniste pour faire l'objet d'une étude ultérieure du régime alimentaire (plus particulièrement pour *H. monstrosus* et *E. franqueti*, non inclue dans ce travail). De manière complémentaire, des inventaires ont été réalisés aux points GPS d'alimentation des individus *H. monstrosus* suivis pour apporter des premiers éléments sur les espèces végétales avec une forte suspicion de consommation, attestée notamment par la présence de restes de fruits grignotés ou de fèces. Parmi ces espèces, certaines sont cultivées par l'homme (p. ex., le palmier à huile *Elaeis spp.*) ou poussent spontanément (p. ex., le parasolier *Musanga cecropioides*). Par ailleurs, un inventaire des arbres fruitiers de la région d'étude, à la fois au niveau des terres agricoles et de la forêt mature, a été initié indépendamment des données de localisation des chauves-souris. Néanmoins, l'utilisation du matériel recueilli à partir des fèces récoltées sur le terrain serait essentiel pour préciser et compléter de manière quantitative ces données préliminaires sur le régime alimentaire des chauves-souris.

5.6.3 Contacts interspécifiques

Cette Thèse comportait initialement un article sur l'étude des contacts interspécifiques autour de ressources clés utilisées par les chauves-souris frugivores. En effet, les pieds d'arbres fruitiers peuvent être considéré comme le cœur de réseaux de contacts entre différentes espèces qui se nourrissent de fruits (Miguel et al., 2018; Prasad et al., 2010). Gautier-Hion & Michaloud (1989) décrivent dans une région forestière au Gabon le régime alimentaire de plusieurs espèces de mammifères et oiseaux frugivores à partir de contenus stomacaux, ainsi que et la phénologie des espèces végétales associées. Ce travail permet de souligner des

ressources clés et leur utilisation par une communauté d'espèces de frugivores, sans toutefois quantifier l'occurrence des espèces autour d'un même arbre fruitier, limitant ainsi l'estimation des contacts interspécifiques.

Dans le cadre de cette Thèse, les espèces végétales du genre *Ficus* avaient été sélectionnées pour étudier la co-occurrence d'espèces frugivores autour des ressources en fruit. Le genre *Ficus* est en effet décrit comme une ressource clé pour différentes espèces frugivores (Gautier-Hion and Michaloud, 1989). Les pieds d'arbres de *Ficus spp*. suivent généralement une certaine saisonnalité, tout en fructifiant de manière asynchrone et plusieurs fois dans l'année (Gautier-Hion and Michaloud, 1989; Lambert and Marshall, 1991). Ces caractéristiques positionnent cette espèce comme une ressource clé, notamment durant les périodes où la disponibilité des ressources en fruit est globalement faible. La principale hypothèse était que les pieds d'arbres en fruit constituent un nœud autour duquel différentes espèces frugivores sont en contact. Une prédiction était que les pieds d'arbres en fructification attiraient une diversité spécifique et une occurrence des espèces plus importante que durant les périodes hors fructification. Un suivi de 14 pieds de *Ficus spp.*, via l'installation de caméra-pièges, avait été mis en place, comprenant une période de fructification et de non-fructification. Deux caméra-pièges, l'une au niveau du bas du tronc et l'autre en hauteur, avaient été installées dans chaque arbre afin de prendre en compte à la fois les espèces terrestres arboricoles et aériennes. La crise sanitaire de la Covid-19 a considérément retardé la récupération physique des caméra-pièges. L'analyse des données associées ne fait donc pas partie de ce travail mais devrait faire l'objet d'un traitement futur, afin de préciser si le type d'analyse initialement prévu est finalement adapté aux données récoltées.

5.7 Conclusion

L'émergence ou la réémergence de maladies zoonotiques est une préoccupation publique majeure, dont les conséquences sociales et économiques ont récemment marqué la mémoire collective suite à de la pandémie de la Covid-19 qui a débutée en 2019. Cette crise sanitaire mondiale a également pointé du doigt la difficulté de prévenir l'émergence de nouvelles maladies humaines qui proviennent de la faune sauvage. Le virus Ebola cause une maladie grave chez l'homme pour laquelle les facteurs responsables des épidémies ne sont pas encore bien identifiés. En particulier, l'utilisation de l'espace par les chauves-souris frugivores,

réservoir suspecté du virus, est très méconnue en Afrique centrale et de l'Ouest où se déclarent la plupart des épidémies d'Ebola. Avant ce travail de Thèse, il n'existait pas encore d'étude dédiée à l'écologie des espèces de chauves-souris frugivores dans les localités touchées par les épidémies. En particulier, l'utilisation des habitats par différentes espèces à une échelle locale, ainsi que l'influence des humains sur les stratégies utilisées par les individus pour répondre quotidiennement à leurs besoins restaient inexplorées.

Cette Thèse s'est inscrite dans une volonté d'améliorer les connaissances sur l'écologie spatiale des chauves-souris dans une région caractéristique de l'émergence d'épidémies d'Ebola. Des données inédites sur la communauté d'espèces de chauves-souris frugivores et des données GPS sur la chauve-souris à tête de marteau (*Hypsignathus monstrosus*) ont été collectées d'août 2019 à février 2020 en République du Congo, dans une région anciennement touchée par la maladie. L'analyse de données GPS déjà existantes sur la roussette de Lyle (*Pteropus lylei*), une espèce réservoir du virus Nipah, a également complété ce travail afin de discuter plus largement des stratégies individuelles de recherche alimentaire chez les chauves-souris frugivores attirées par les ressources anthropiques. L'analyse du patron de sélection d'habitats chez *H. monstrosus* a révélé que la population préférait se nourrir dans les terres agricoles qui entourent les villages, probablement en raison d'une disponibilité en fruits abondante et durable dans le temps. L'analyse des comportements individuels chez les deux espèces suivies par GPS a suggéré que, (*i*) la localisation des aires d'alimentation est liée à un compromis entre la distance à parcourir depuis des lieux centraux et la distribution des habitats de différentes qualités dans le paysage, (*ii*) les chauves-souris visitent et passent une certaine durée dans des sites d'alimentation selon des théories qui leur permettraient d'optimiser leurs gains énergétiques, (*iii*) les individus revisitent des aires d'alimentation au cours de nuits successives selon des critères de familiarité au site et/ou de qualité. Ces résultats témoignent de stratégies communes, tout en laissant également présager une flexibilité à utiliser différents environnements transformés par l'homme par l'ajustement des comportements individuels. Plus particulièrement en République du Congo, ce travail a également souligné la capacité de la communauté d'espèces de chauves-souris frugivores à tirer profit de ressources alimentaires favorisées par les activités humaines, créant des zones d'interfaces avec les hommes dans des espaces localisés au cœur de leur habitat forestier d'origine. L'existence et la persistance de sites de reproduction de *H. monstrosus* proches des

villages posent également question sur l'histoire de coévolution entre l'être humain et les chauves-souris frugivores au cœur de la forêt équatoriale. L'ensemble de ces observations suggère que ces zones d'interfaces entre les chauves-souris frugivores et les humains ne sont pas seulement le fruit de changements récents. Les activités humaines pourraient avoir exercé une influence sur l'histoire évolutive des chauves-souris frugivores et même sur la prédisposition de certaines espèces à s'adapter à de plus larges changements anthropiques. L'accélération actuelle des modifications environnementales par l'homme est susceptible d'établir de nouvelles règles dans cette histoire de coévolution, telle que le montre actuellement la présence en ville d'espèces d'animaux sauvages auparavant cantonnés dans des espaces moins transformés. Un futur défi sera de continuer à identifier à quel point les transformations environnementales par l'homme influencent les espèces animales à différentes échelles d'organisation biologique, et quels sont les liens avec l'augmentation des maladies émergentes et réémergentes zoonotiques. Dans cette perspective, les données de cette Thèse pourront être couplées à d'autres informations épidémiologiques, sociologiques et environnementales afin de contribuer à une meilleure connaissance de la dynamique du virus Ebola et des mécanismes de transmission entre la faune sauvage et l'homme.

Annexe

Une différence de méthodologie dans l'exploration des comportements individuels de recherche alimentaire entre la chauve-souris à tête de marteau (*Hypsignathus monstrosus*) et la roussette de Lyle (*Pteropus lylei*) nécessite quelques précisions. Pour *P. lylei*, la visite et la durée de visite d'une aire d'alimentation sont traitées comme des entités uniques (c. à d., comportement de recherche alimentaire), tandis que pour *H. monstrosus,* si une même aire est visitée plusieurs fois durant la nuit, elle n'est comptabilisée qu'une seule fois (c. à d., aire d'alimentation) et la durée passée au sein de l'aire est cumulée. La revisite d'une aire la nuit même pour l'ensemble des individus sur la période d'étude concerne 11% des visites pour *P. lylei*, contre 44% pour *H. monstrosus*. Le choix d'utiliser la visite comme entité unique pour *P. lylei* était justifié pour tester si la durée des visites était décroissante au fur et à mesure de la nuit, notamment afin d'identifier des comportements de prospection. Le nombre de visites d'aires d'alimentation – ainsi que la durée de visite – pour *P. Lylei* durant la nuit reste toutefois proche du nombre total d'aires visitées – ainsi que de la durée cumulée de visites dans une aire. Chez *H. monstrosus*, l'exploration des données a montré que les comportements de retour sur une aire déjà visitée la nuit même étaient plus nombreux. Cette spécificité pourrait être due au fait que les habitats sont continus dans le paysage, ce qui permet une alternance des visites entre des aires spatialement proches. L'aire d'alimentation comme entité unique a été conservée pour *H. monstrosus* puisqu'elle représente plus concrètement le nombre d'endroits visités durant la nuit, ce qui est une information plus pertinente dans un cadre épidémiologique. Bien que l'utilisation de méthodologies différentes ne permette pas de comparer les valeurs numériques entre les espèces, la comparaison des tendances reste possible. Le nombre de comportements de recherche alimentaire, le nombre d'aires d'alimentation visitées, la durée d'un comportement de recherche alimentaire, la durée cumulée de visite d'une aire d'alimentation durant la nuit ont été calculés pour chaque espèce afin de fournir un comparatif (**Table A1**).

Table A1. Synthèse des comportements de recherche alimentaire (moyenne ± SD) durant la nuit chez la roussette de Lyle (*Pteropus Lylei*) et la chauve-souris à tête de marteau (*Hypsignathus monstrosus*).

		Nombre	Nombre	Durée	Durée		
Espèce	**Individu**	**Nombre de nuits de suivi GPS**	**Nombre de comportements de recherche alimentaire durant une nuit**	**Nombre d'aires d'alimentation visitées durant une nuit**	**Durée d'un comportement de recherche alimentaire durant une nuit (min)**	**Durée totale passée dans une aire d'alimentation durant une nuit (min)**	**Nombre total d'aires visitées au cours de l'étude**	**Pourcentage de comportements de recherche alimentaire qui sont une revisite intra-nuit d'une aire d'alimentation (%)**
P. lylei	Bat06	11	6.9 ± 0.1	6.5 ± 1.9	80 ± 32	85 ± 31	39	6
	Bat07	3	4.3 ± 0.5	3.7 ± 2.5	231 ± 255	243 ± 245	8	14
	Bat08	8	6.6 ± 0.3	6.4 ± 2.7	84 ± 75	117 ± 163	36	3
	Bat10	6	5.5 ± 0.2	5.3 ± 2.3	90 ± 35	93 ± 35	22	4
	Bat11	11	4.0 ± 0.1	2.8 ± 1.4	157 ± 133	183 ± 121	10	30
	Bat12	11	4.9 ± 0.1	4.5 ± 2.9	152 ± 141	160 ± 139	37	8
	Bat13	9	4.1 ± 0.1	3.1 ± 0.9	82 ± 71	97 ± 66	10	24
	Bat14	12	2.0 ± 0.1	1.7 ± 1.0	294 ± 135	326 ± 114	7	15
H. monstrosus	bat7240	11	9.6 ± 2.0	6.3 ± 1.7	53 ± 15	85 ± 28	24	34
	bat7243	11	3.6 ± 0.8	2.4 ± 0.5	149 ± 36	228 ± 52	4	33
	bat7250	10	5.2 ± 1.7	2.0 ± 0.9	73 ± 26	215 ± 111	7	62
	bat7253	12	5.4 ± 2.4	1.8 ± 1.0	127 ± 94	397 ± 239	6	67
	bat7254b	10	6.0 ± 2.3	4.1 ± 2.0	94 ± 32	145 ± 56	13	32
	bat7440	6	2.2 ± 0.4	2.0 ± 0.0	318 ± 41	338 ± 10	2	9
	bat7446	10	6.2 ± 2.3	2.5 ± 1.8	60 ± 12	194 ± 82	10	60
	bat7447	10	5.7 ± 2.6	1.3 ± 0.7	136 ± 86	539 ± 162	4	77
	bat7455b	11	2.1 ± 1.8	1.9 ± 1.4	520 ± 263	525 ± 256	6	10
	bat7463	11	4.0 ± 1.4	2.8 ± 0.6	177 ± 66	234 ± 56	6	30
	bat7464	11	9.4 ± 2.9	5.0 ± 1.1	45 ± 20	79 ± 20	10	47
	bat7467	12	9.2 ± 2.6	5.1 ± 1.3	58 ± 23	102 ± 36	11	45
	bat7470	10	3.4 ± 2.4	2.0 ± 1.3	343 ± 267	487 ± 271	6	41
	bat7472	5	7.4 ± 0.9	5.2 ± 0.8	39 ± 5	56 ± 10	7	30
	bat7473	9	3.1 ± 2.3	2.7 ± 2.1	170 ± 109	189 ± 102	10	13
	bat7483	8	7.0 ± 2.1	4.1 ± 1.1	86 ± 43	141 ± 60	10	41

Le « pourcentage de comportements de recherche alimentaire qui sont une revisite intra-nuit d'une aire d'alimentation » est le rapport entre le nombre de comportements de recherche alimentaire effectués dans une aire d'alimentation déjà visitée la nuit même, et le nombre total de comportements de recherche alimentaire durant la nuit. Un pourcentage de zéro indique que la chauve-souris n'a revisité aucune aire d'alimentation la nuit même. Un pourcentage élevé indique que la chauves-souris a revisité beaucoup d'aires d'alimentation déjà visitées la nuit même.

Bibliographie

Aarts, G., Fieberg, J., Matthiopoulos, J., 2012. Comparative interpretation of count, presence–absence and point methods for species distribution models. Methods Ecol. Evol. 3, 177–187. https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00141.x

Abrahams, M.V., 1986. Patch choice under perceptual constraints: a cause for departures from an ideal free distribution. Behav. Ecol. Sociobiol. 19, 409–415. https://doi.org/10.1007/BF00300543

Abramson, J.Z., Hernández-Lloreda, V., Call, J., Colmenares, F., 2011. Relative quantity judgments in South American sea lions (Otaria flavescens). Anim. Cogn. 14, 695–706. https://doi.org/10.1007/s10071-011-0404-7

Acharya, P.R., Racey, P.A., Sotthibandhu, S., Bumrungsri, S., 2015a. Feeding behaviour of the dawn bat (Eonycteris spelaea) promotes cross pollination of economically important plants in Southeast Asia. J. Pollinat. Ecol. 15, 44–50. https://doi.org/10.26786/1920-7603(2015)5

Acharya, P.R., Racey, P.A., Sotthibandhu, S., Bumrungsri, S., 2015b. Home-Range and Foraging Areas of the Dawn Bat Eonycteris spelaea in Agricultural Areas of Thailand. Acta Chiropterologica 17, 307–319. https://doi.org/10.3161/15081109ACC2015.17.2.006

Adamescu, G.S., Plumptre, A.J., Abernethy, K.A., Polansky, L., Bush, E.R., Chapman, C.A., Shoo, L.P., Fayolle, A., Janmaat, K.R.L., Robbins, M.M., Ndangalasi, H.J., Cordeiro, N.J., Gilby, I.C., Wittig, R.M., Breuer, T., Hockemba, M.B.-N., Sanz, C.M., Morgan, D.B., Pusey, A.E., Mugerwa, B., Gilagiza, B., Tutin, C., Ewango, C.E.N., Sheil, D., Dimoto, E., Baya, F., Bujo, F., Ssali, F., Dikangadissi, J.-T., Jeffery, K., Valenta, K., White, L., Masozera, M., Wilson, M.L., Bitariho, R., Ndolo Ebika, S.T., Gourlet-Fleury, S., Mulindahabi, F., Beale, C.M., 2018. Annual cycles are the most common reproductive strategy in African tropical tree communities. Biotropica 50, 418–430. https://doi.org/10.1111/btp.12561

Aebischer, N.J., Robertson, P.A., Kenward, R.E., 1993. Compositional Analysis of Habitat Use From Animal Radio-Tracking Data. Ecology 74, 1313–1325. https://doi.org/10.2307/1940062

Aellen, V., Brosset, A., 1968. Chiroptères du sud du Congo (Brazzaville). Rev. Suisse Zool. 75, 435–458. https://doi.org/10.5962/bhl.part.97040

Agrawal, A.A., Ackerly, D.D., Adler, F., Arnold, A.E., Cáceres, C., Doak, D.F., Post, E., Hudson, P.J., Maron, J., Mooney, K.A., Power, M., Schemske, D., Stachowicz, J., Strauss, S., Turner, M.G., Werner, E., 2007. Filling key gaps in population and community ecology. Front. Ecol. Environ. 5, 145–152. https://doi.org/10.1890/1540-9295(2007)5[145:FKGIPA]2.0.CO;2

Alcock, J., 2013. Animal behavior: An evolutionary approach, 10th ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Alexander, K.A., Carlson, C.J., Lewis, B.L., Getz, W.M., Marathe, M.V., Eubank, S.G., Sanderson, C.E., Blackburn, J.K., 2018. The Ecology of Pathogen Spillover and Disease Emergence at the Human-Wildlife-Environment Interface, in: Hurst, C.J. (Ed.), The Connections Between Ecology and Infectious Disease, Advances in Environmental Microbiology.

Springer International Publishing, Cham, pp. 267–298. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92373-4_8

Alexander, K.A., Lewis, B.L., Marathe, M., Eubank, S., Blackburn, J.K., 2012. Modeling of Wildlife-Associated Zoonoses: Applications and Caveats. Vector Borne Zoonotic Dis. 12, 1005–1018. https://doi.org/10.1089/vbz.2012.0987

Alexander, K.A., Sanderson, C.E., Marathe, M., Lewis, B.L., Rivers, C.M., Shaman, J., Drake, J.M., Lofgren, E., Dato, V.M., Eisenberg, M.C., Eubank, S., 2015. What Factors Might Have Led to the Emergence of Ebola in West Africa? PLoS Negl. Trop. Dis. 9, e0003652. https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0003652

Allen, J.R., Mcinenly, L.E., Merrill, E.H., Boyce, M.S., 2008. Using Resource Selection Functions to Improve Estimation of Elk Population Numbers. J. Wildl. Manag. 72, 1798–1804. https://doi.org/10.2193/2007-311

Almeida, F.C., Simmons, N.B., Giannini, N.P., 2020. A Species-Level Phylogeny of Old World Fruit Bats with a New Higher-Level Classification of the Family Pteropodidae. Am. Mus. Novit. 2020, 3950. https://doi.org/10.1206/3950.1

Amponsah-Mensah, K., Cunningham, A.A., Wood, J.L.N., Ntiamoa-Baidu, Y., 2019. Seasonal variation in food availability and relative importance of dietary items in the Gambian epauletted fruit bat (Epomophorus gambianus). Ecol. Evol. 9, 5683–5693. https://doi.org/10.1002/ece3.5150

Andersson, M., 1978. Optimal foraging area: Size and allocation of search effort. Theor. Popul. Biol. 13, 397–409. https://doi.org/10.1016/0040-5809(78)90054-0

Andrianaivoarivelo, R.A., Ramilijaona, O.R., Racey, P.A., Razafindrakoto, N., Jenkins, R.K.B., 2011. Feeding ecology, habitat use and reproduction of Rousettus madagascariensis Grandidier, 1928 (Chiroptera: Pteropodidae) in eastern Madagascar. Mammalia 75, 69–78. https://doi.org/10.1515/mamm.2010.071

Angelici, F.M., Wariboko, S.M., Luiselli, L., Politano, E., 2000. A long-term ecological survey of bats (Mammalia, Chiroptera) in the Eastern Niger Delta (Nigeria). Ital. J. Zool. 67, 169–174. https://doi.org/10.1080/11250000009356311

Arak, A., 1982. Sneaky breeders, in: Barnard, C.J. (Ed.), Producers and Scroungers: Strategies of Exploitation and Parasitism. Croom Helm, Beckenham, pp. 154–194.

Austin, R., De Pascalis, F., Arnould, J., Haakonsson, J., Votier, S., Ebanks-Petrie, G., Austin, T., Morgan, G., Bennett, G., Green, J., 2019. A sex-influenced flexible foraging strategy in a tropical seabird, the magnificent frigatebird. Mar. Ecol. Prog. Ser. 611, 203–214. https://doi.org/10.3354/meps12859

Avila-Cabadilla, L.D., Sanchez-Azofeifa, G.A., Stoner, K.E., Alvarez-Añorve, M.Y., Quesada, M., Portillo-Quintero, C.A., 2012. Local and Landscape Factors Determining Occurrence of Phyllostomid Bats in Tropical Secondary Forests. PLoS ONE 7, e35228. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035228

Avila-Cabadilla, L.D., Stoner, K.E., Henry, M., Añorve, M.Y.A., 2009. Composition, structure and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. For. Ecol. Manag. 258, 986–996. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.12.011

Ávila-Gómez, E.S., Moreno, C.E., García-Morales, R., Zuria, I., Sánchez-Rojas, G., Briones-Salas, M., 2015. Deforestation Thresholds for Phyllostomid Bat Populations in Tropical Landscapes in the Huasteca Region, Mexico. Trop. Conserv. Sci. 8, 646–661. https://doi.org/10.1177/194008291500800305

Ayensu, E.S., 1974. Plant and Bat Interactions in West Africa. Ann. Mo. Bot. Gard. 61, 702–727. https://doi.org/10.2307/2395025

Aziz, S.A., Clements, G.R., Peng, L.Y., Campos-Arceiz, A., McConkey, K.R., Forget, P.-M., Gan, H.M., 2017. Elucidating the diet of the island flying fox (Pteropus hypomelanus) in Peninsular Malaysia through Illumina Next-Generation Sequencing. PeerJ 5, e3176. https://doi.org/10.7717/peerj.3176

Baert, J.M., Stienen, E.W.M., Verbruggen, F., Weghe, N.V. de, Lens, L., Müller, W., 2021. Context-dependent specialisation drives temporal dynamics in intra- and inter-individual variation in foraging behaviour within a generalist bird population. Oikos 130, 1272–1283. https://doi.org/10.1111/oik.08067

Baker, M.L., Schountz, T., Wang, L.-F., 2013. Antiviral Immune Responses of Bats: A Review. Zoonoses Public Health 60, 104–116. https://doi.org/10.1111/j.1863-2378.2012.01528.x

Baker, R.J., Hood, C.S., Honeycutt, R.L., 1989. Phylogenetic Relationships and Classification of the Higher Categories of the New World Bat Family Phyllostomidae. Syst. Zool. 38, 228. https://doi.org/10.2307/2992284

Balluffi-Fry, J., Leroux, S.J., Wiersma, Y.F., Heckford, T.R., Rizzuto, M., Richmond, I.C., Vander Wal, E., 2020. Quantity–quality trade-offs revealed using a multiscale test of herbivore resource selection on elemental landscapes. Ecol. Evol. 10, 13847–13859. https://doi.org/10.1002/ece3.6975

Banack, S.A., 1998. Diet selection and resource use by flying foxes (genus Pteropus). Ecology 79, 1949–1967.

Banerjee, A., Baker, M.L., Kulcsar, K., Misra, V., Plowright, R., Mossman, K., 2020. Novel Insights Into Immune Systems of Bats. Front. Immunol. 11. https://doi.org/10.3389/fimmu.2020.00026

Bateson, M., 2003. Interval Timing and Optimal Foraging, in: Meck, W. (Ed.), Functional and Neural Mechanisms of Interval Timing. CRC Press, pp. 113–141. https://doi.org/10.1201/9780203009574

Baudel, H., Nys, H.D., Ngole, E.M., Peeters, M., Desclaux, A., 2019. Understanding Ebola virus and other zoonotic transmission risks through human–bat contacts: Exploratory study on knowledge, attitudes and practices in Southern Cameroon. Zoonoses Public Health 66, 288–295. https://doi.org/10.1111/zph.12563

Becker, D.J., Streicker, D.G., Altizer, S., 2015. Linking anthropogenic resources to wildlife–pathogen dynamics: a review and meta-analysis. Ecol. Lett. 18, 483–495. https://doi.org/10.1111/ele.12428

Beehler, B.M., Foster, M.S., 1988. Hotshots, Hotspots, and Female Preference in the Organization of Lek Mating Systems. Am. Nat. 131, 203–219. https://doi.org/10.1086/284786

Belay, E.D., Kile, J.C., Hall, A.J., Barton-Behravesh, C., Parsons, M.B., Salyer, S., Walke, H., 2017. Zoonotic Disease Programs for Enhancing Global Health Security. Emerg. Infect. Dis. 23, S65–S70. https://doi.org/10.3201/eid2313.170544

Bellini, W.J., Harcourt, B.H., Bowden, N., Rota, P.A., 2005. Nipah virus: An emergent paramyxovirus causing severe encephalitis in humans. J. Neurovirol. 11, 481–487. https://doi.org/10.1080/13550280500187435

Belovsky, G.E., 1986. Generalist Herbivore Foraging and Its Role in Competitive Interactions. Am. Zool. 26, 51–69. https://doi.org/10.1093/icb/26.1.51

Benavides, J., Walsh, P.D., Meyers, L.A., Raymond, M., Caillaud, D., 2012. Transmission of Infectious Diseases En Route to Habitat Hotspots. PLoS ONE 7, e31290. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031290

Bennison, A., Bearhop, S., Bodey, T.W., Votier, S.C., Grecian, W.J., Wakefield, E.D., Hamer, K.C., Jessopp, M., 2018. Search and foraging behaviors from movement data: A comparison of methods. Ecol. Evol. 8, 13–24. https://doi.org/10.1002/ece3.3593

Berger-Tal, O., Bar-David, S., 2015. Recursive movement patterns: review and synthesis across species. Ecosphere 6, 149. https://doi.org/10.1890/ES15-00106.1

Bergmans, W., 1990. Taxonomy and biogeography of African fruit bats (Mammalia, Megachiroptera). 3. The genera Scotonycteris Matschie, 1894, Casinycteris Thomas, 1910, Pteropus Brisson, 1762, and Eidolon Rafinesque, 1815. Beaufortia 40, 111–177.

Bobrowiec, P.E.D., Gribel, R., 2010. Effects of different secondary vegetation types on bat community composition in Central Amazonia, Brazil. Anim. Conserv. 13, 204–216. https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2009.00322.x

Bogale, B.A., Kamata, N., Mioko, K., Sugita, S., 2011. Quantity discrimination in jungle crows, Corvus macrorhynchos. Anim. Behav. 82, 635–641. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.05.025

Bohlender, E.E., Pérez-Torres, J., Borray-Escalante, N.A., Stevens, R.D., 2018. Dietary variation during reproduction in Seba's short-tailed fruit bat. J. Mammal. 99, 440–449. https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx189

Bonaccorso, F.J., Winkelmann, J.R., Byrnes, D.G.P., 2005. Home Range, Territoriality, and Flight Time Budgets in the Black-Bellied Fruit Bat, Melonycteris melanops (Pteropodidae). J. Mammal. 86, 931–936. https://doi.org/10.1644/1545-1542(2005)86[931:HRTAFT]2.0.CO;2

Bonaccorso, F.J., Winkelmann, J.R., Dumont, E.R., Thibault, K., 2002. Home Range of Dobsonia minor (Pteropodidae): A Solitary, Foliage–roosting Fruit Bat in Papua New Guinea. Biotropica 34, 127–135. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00248.x

Boyce, M.S., Vernier, P.R., Nielsen, S.E., Schmiegelow, F.K.A., 2002. Evaluating resource selection functions. Ecol. Model. 157, 281–300. https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00200-4

Bradbury, J., Gibson, R., Tsai, I.M., 1986. Hotspots and the dispersion of leks. Anim. Behav. 34, 1694–1709. https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80257-3

Bradbury, J.W., 1977. Lek Mating Behavior in the Hammer-headed Bat. Z. Für Tierpsychol. 45, 225–255. https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1977.tb02120.x

Brock, P.M., Fornace, K.M., Grigg, M.J., Anstey, N.M., William, T., Cox, J., Drakeley, C.J., Ferguson, H.M., Kao, R.R., 2019. Predictive analysis across spatial scales links zoonotic malaria to deforestation. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 286, 20182351. https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2351

Buceta, J., Johnson, K., 2017. Modeling the Ebola zoonotic dynamics: Interplay between enviroclimatic factors and bat ecology. PLoS ONE 12, e0179559. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179559

Buderman, F.E., Gingery, T.M., Diefenbach, D.R., Gigliotti, L.C., Begley-Miller, D., McDill, M.M., Wallingford, B.D., Rosenberry, C.S., Drohan, P.J., 2021. Caution is warranted when using animal space-use and movement to infer behavioral states. Mov. Ecol. 9, 30. https://doi.org/10.1186/s40462-021-00264-8

Byng, J.W., Racey, P.A., Swaine, M.D., 2010. The ecological impacts of a migratory bat aggregation on its seasonal roost in Kasanka National Park, Zambia. Afr. J. Ecol. 48, 29–36. https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2009.01074.x

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. R. Soc. Open Sci. 7, 200274. https://doi.org/10.1098/rsos.200274

Cappelle, J., Hoem, T., Hul, V., Furey, N., Nguon, K., Prigent, S., Dupon, L., Ken, S., Neung, C., Hok, V., Pring, L., Lim, T., Bumrungsri, S., Duboz, R., Buchy, P., Ly, S., Duong, V., Tarantola, A., Binot, A., Dussart, P., 2020. Nipah virus circulation at human–bat interfaces, Cambodia. Bull. World Health Organ. 98, 539–547. https://doi.org/10.2471/BLT.20.254227

Caron, A., Angel Barasona, J., Miguel, E., Michaux, J., De Garine-Wichatitsky, M., 2021. Characterisation of Wildlife-Livestock Interfaces: The Need for Interdisciplinary Approaches and a Dedicated Thematic Field, in: Vicente, J., Vercauteren, K.C., Gortázar, C. (Eds.), Diseases at the Wildlife - Livestock Interface: Research and Perspectives in a Changing World. Springer International Publishing, Cham, pp. 339–367. https://doi.org/10.1007/978-3-030-65365-1_11

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, 549. https://doi.org/10.3390/v10100549

Caron, A., Cappelle, J., Cumming, G.S., de Garine-Wichatitsky, M., Gaidet, N., 2015. Bridge hosts, a missing link for disease ecology in multi-host systems. Vet. Res. 46, 83. https://doi.org/10.1186/s13567-015-0217-9

Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M., Palmer, T.M., 2015. Accelerated modern human–induced species losses: Entering the sixth mass extinction. Sci. Adv. 1, e1400253. https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253

Centeno-Cuadros, A., Hulva, P., Romportl, D., Santoro, S., St, T., Shohami, D., Evin, A., Tsoar, A., Benda, P., Hor, I., 2017. Habitat use, but not gene flow, is influenced by human activities in two ecotypes of Egyptian fruit bat (Rousettus aegyptiacus). Mol. Ecol. 26, 6224–6237.

Cestari, C., Pizo, M.A., 2013. Context-dependence in seed removal by lekking and non-lekking frugivorous birds in Brazilian Atlantic forest. Wilson J. Ornithol. 125, 546–551. https://doi.org/10.1676/12-184.1

Cezilly, F., Benhamou, S., 1996. Les stratégies optimales d'approvisionnement. Rev. Ecol. Terre Vie 51, 43–86.

Charnov, E.L., 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. Theor. Popul. Biol. 9, 129–136. https://doi.org/10.1016/0040-5809(76)90040-X

Chase, J.M., 2007. Drought mediates the importance of stochastic community assembly. Proc. Natl. Acad. Sci. 104, 17430–17434. https://doi.org/10.1073/pnas.0704350104

Chen, J.-N., Liu, N.-F., Yan, C., An, B., 2011. Plasticity in nest site selection of Black Redstart (Phoenicurus ochruros): a response to human disturbance. J. Ornithol. 152, 603–608. https://doi.org/10.1007/s10336-010-0622-9

Chen, W., Zhang, Z., Buesching, C.D., Newman, C., Macdonald, D.W., Xie, Z., Sun, S., Zhou, Y., 2017. Discrimination behavior mediates foraging quality versus quantity trade-offs: nut choice in wild rodents. Behav. Ecol. 28, 607–616. https://doi.org/10.1093/beheco/arw180

Choden, K., Ravon, S., Epstein, J.H., Hoem, T., Furey, N., Gely, M., Jolivot, A., Hul, V., Neung, C., Tran, A., Cappelle, J., 2019. Pteropus lylei primarily forages in residential areas in Kandal, Cambodia. Ecol. Evol. 9, 4181–4191. https://doi.org/10.1002/ece3.5046

Chopra, N.K., Ni, H., Lim, V., 2019. Past Present and Future Status of HIV-AIDS Pandemic Problem in World. Microbiol. Infect. Dis. 3, 1–6. https://doi.org/10.33425/2639-9458.1050

Clutton-Brock, T., 2009. Sexual selection in females. Anim. Behav. 77, 3–11. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.08.026

Colwell, M.A., 2010. Shorebird Ecology, Conservation, and Management. University of California Press, Oakland, CA.

Colwell, R.K., 1973. Competition and Coexistence in a Simple Tropical Community. Am. Nat. 107, 737–760. https://doi.org/10.1086/282872

Cortes, K.M., Gillam, E.H., 2020. Assessing the use of rivers as migratory corridors for temperate bats. J. Mammal. 101, 448–454. https://doi.org/10.1093/jmammal/gyz211

Costa, D.P., Kuhn, C.E., Weise, M.J., Shaffer, S.A., Arnould, J.P.Y., 2004. When does physiology limit the foraging behaviour of freely diving mammals? Int. Congr. Ser., Animals and Environments. Proceedings of the Third International Conference of Comparative Physiology and Biochemistry 1275, 359–366. https://doi.org/10.1016/j.ics.2004.08.058

Cox, L., Montrose, V., 2016. Quantity Discrimination in Domestic Rats, Rattus norvegicus. Animals 6, 46. https://doi.org/10.3390/ani6080046

Crews, D., Moore, M., 1986. Evolution of mechanisms controlling mating behavior. Science 231, 121–125. https://doi.org/10.1126/science.3941893

Cumming, G.S., Bernard, R.T.F., 1997. Rainfall, food abundance and timing of parturition in African bats. Oecologia 111, 309–317. https://doi.org/10.1007/s004420050240

Cunningham, A.A., Daszak, P., Wood, J.L.N., 2017. One Health, emerging infectious diseases and wildlife: two decades of progress? Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 372, 20160167. https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0167

Cupertino, M., Resende, M., Mayer, N., Carvalho, L., Siqueira-Batista, R., 2020. Emerging and re-emerging human infectious diseases: A systematic review of the role of wild animals with a focus on public health impact. Asian Pac. J. Trop. Med. 13, 99–106. https://doi.org/10.4103/1995-7645.277535

Danchin, É., Giraldeau, L.-A., Cézilly, F., 2005. Écologie comportementale, Dunod. ed, Sciences SUP.

Davis, K.F., Yu, K., Rulli, M.C., Pichdara, L., D'Odorico, P., 2015. Accelerated deforestation driven by large-scale land acquisitions in Cambodia. Nat. Geosci. 8, 772–775. https://doi.org/10.1038/ngeo2540

De Jong, C., Field, H., Tagtag, A., Hughes, T., Dechmann, D., Jayme, S., Epstein, J., Smith, C., Santos, I., Catbagan, D., Lim, M., Benigno, C., Daszak, P., Newman, S., 2013. Foraging Behaviour and Landscape Utilisation by the Endangered Golden-Crowned Flying Fox (Acerodon jubatus), The Philippines. PLoS ONE 8, e79665. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079665

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., Delaporte, E., Ahuka-Mundeke, S., Tamfum, J.-J.M., Mpoudi-Ngole, E., Ayouba, 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. Emerg. Infect. Dis. 24, 2228–2240. https://doi.org/10.3201/eid2412.180740

Destoumieux-Garzón, D., Mavingui, P., Boetsch, G., Boissier, J., Darriet, F., Duboz, P., Fritsch, C., Giraudoux, P., Le Roux, F., Morand, S., Paillard, C., Pontier, D., Sueur, C., Voituron, Y., 2018. The One Health Concept: 10 Years Old and a Long Road Ahead. Front. Vet. Sci. 5. https://doi.org/10.3389/fvets.2018.00014

Devictor, V., Julliard, R., Jiguet, F., 2008. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. Oikos 117, 507–514. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16215.x

DeWalt, S.J., Maliakal, S.K., Denslow, J.S., 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. For. Ecol. Manag. 182, 139–151. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00029-X

Djossa, B., Adomou, A., Sinsin, B., 2011. Communautés végétales et diversité des chiroptères dans les forêts de Niaouli et de Lokoli au Sud du Bénin. Int. J. Biol. Chem. Sci. 4, 2146–2159. https://doi.org/10.4314/ijbcs.v4i6.64977

Do Linh San, E., Nqinana, A., Madikiza, Z.J., Somers, M.J., 2020. Diet of the marsh mongoose around a non-permanent reservoir: response of a generalist opportunist forager to the absence of crabs. Afr. Zool. 55, 240–244. https://doi.org/10.1080/15627020.2020.1768145

Donaldson, M.R., Hinch, S.G., Suski, C.D., Fisk, A.T., Heupel, M.R., Cooke, S.J., 2014. Making connections in aquatic ecosystems with acoustic telemetry monitoring. Front. Ecol. Environ. 12, 565–573. https://doi.org/10.1890/130283

Donazar, J.A., Hiraldo, F., Bustamante, J., 1993. Factors Influencing Nest Site Selection, Breeding Density and Breeding Success in the Bearded Vulture (Gypaetus barbatus). J. Appl. Ecol. 30, 504. https://doi.org/10.2307/2404190

Dougherty, E.R., Seidel, D.P., Carlson, C.J., Spiegel, O., Getz, W.M., 2018. Going through the motions: incorporating movement analyses into disease research. Ecol. Lett. 21, 588–604. https://doi.org/10.1111/ele.12917

Dunlap, A.S., Nielsen, M.E., Dornhaus, A., Papaj, D.R., 2016. Foraging Bumble Bees Weigh the Reliability of Personal and Social Information. Curr. Biol. 26, 1195–1199. https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.03.009

Edelhoff, H., Signer, J., Balkenhol, N., 2016. Path segmentation for beginners: an overview of current methods for detecting changes in animal movement patterns. Mov. Ecol. 4, 21. https://doi.org/10.1186/s40462-016-0086-5

Egert-Berg, K., Hurme, E.R., Greif, S., Goldstein, A., Harten, L., Herrera M., L.G., Flores-Martínez, J.J., Valdés, A.T., Johnston, D.S., Eitan, O., Borissov, I., Shipley, J.R., Medellin, R.A., Wilkinson, G.S., Goerlitz, H.R., Yovel, Y., 2018. Resource Ephemerality Drives Social Foraging in Bats. Curr. Biol. 28, 3667–3673. https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.09.064

Eklöf, J., Rydell, J., 2017. Roosts, in: Bats. Springer International Publishing, Cham, pp. 113–132. https://doi.org/10.1007/978-3-319-66538-2_8

Elangovan, V., Priya, E.Y.S., Marimuthu, G., 2006. Olfactory discrimination ability of the short-nosed fruit bat Cynopterus sphinx. Acta Chiropterologica 8, 247–253. https://doi.org/10.3161/1733-5329(2006)8[247:ODAOTS]2.0.CO;2

Etzenhouser, M.J., Owens, M.K., Spalinger, D.E., Murden, S.B., 1998. Foraging behavior of browsing ruminants in a heterogeneous landscape. Landsc. Ecol. 13, 55–64. https://doi.org/10.1023/A:1007947405749

Evens, R., Beenaerts, N., Neyens, T., Witters, N., Smeets, K., Artois, T., 2018. Proximity of breeding and foraging areas affects foraging effort of a crepuscular, insectivorous bird. Sci. Rep. 8, 3008. https://doi.org/10.1038/s41598-018-21321-0

Fagan, W.F., Lewis, M.A., Auger-Méthé, M., Avgar, T., Benhamou, S., Breed, G., LaDage, L., Schlägel, U.E., Tang, W., Papastamatiou, Y.P., Forester, J., Mueller, T., 2013. Spatial memory and animal movement. Ecol. Lett. 16, 1316–1329. https://doi.org/10.1111/ele.12165

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, e0138985. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138985

Fahr, J., Ebigbo, N.M., 2003. A Conservation Assessment of the Bats of the Simandou Range, Guinea, with the First Record of Myotis welwitschii (Gray, 1866) from West Africa. Acta Chiropterologica 5, 125–142. https://doi.org/10.3161/001.005.0116

Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U., Székely, T., 2007. Sex, Size and Gender Roles. Oxford University Press. https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199208784.001.0001

Fauth, J.E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits, W.J., Van Buskirk, J., McCollum, S.A., 1996. Simplifying the Jargon of Community Ecology: A Conceptual Approach. Am. Nat. 147, 282–286. https://doi.org/10.1086/285850

Feldmann, H., Geisbert, T.W., 2011. Ebola haemorrhagic fever. The Lancet 377, 849–862. https://doi.org/10.1016/S0140-6736(10)60667-8

Felice, R.N., Tobias, J.A., Pigot, A.L., Goswami, A., 2019. Dietary niche and the evolution of cranial morphology in birds. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 286, 20182677. https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2677

Fiedler, W., 2009. New technologies for monitoring bird migration and behaviour. Ringing Migr. 24, 175–179. https://doi.org/10.1080/03078698.2009.9674389

Fletcher, R., Fortin, M.-J., 2018. Introduction to Spatial Ecology and Its Relevance for Conservation, in: Spatial Ecology and Conservation Modeling. Springer International Publishing, Cham, pp. 1–13. https://doi.org/10.1007/978-3-030-01989-1_1

Frair, J.L., Merrill, E.H., Visscher, D.R., Fortin, D., Beyer, H.L., Morales, J.M., 2005. Scales of movement by elk (Cervus elaphus) in response to heterogeneity in forage resources and predation risk. Landsc. Ecol. 20, 273–287. https://doi.org/10.1007/s10980-005-2075-8

Frank, H.K., Frishkoff, L.O., Mendenhall, C.D., Daily, G.C., Hadly, E.A., 2017. Phylogeny, Traits, and Biodiversity of a Neotropical Bat Assemblage: Close Relatives Show Similar Responses to Local Deforestation. Am. Nat. 190, 200–212. https://doi.org/10.1086/692534

Freeman, H., Shapira, R., 1975. Determining the minimum-area encasing rectangle for an arbitrary closed curve. Commun. ACM 18, 409–413. https://doi.org/10.1145/360881.360919

Fretwell, P.T., LaRue, M.A., Morin, P., Kooyman, G.L., Wienecke, B., Ratcliffe, N., Fox, A.J., Fleming, A.H., Porter, C., Trathan, P.N., 2012. An Emperor Penguin Population Estimate: The First Global, Synoptic Survey of a Species from Space. PLoS ONE 7, e33751. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0033751

Frick, W.F., Kingston, T., Flanders, J., 2020. A review of the major threats and challenges to global bat conservation. Ann. N. Y. Acad. Sci. 1469, 5–25. https://doi.org/10.1111/nyas.14045

Furey, N.M., Racey, P.A., 2016. Conservation Ecology of Cave Bats, in: Voigt, C.C., Kingston, T. (Eds.), Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World. Springer International Publishing, Cham, pp. 463–500. https://doi.org/10.1007/978-3-319-25220-9_15

Gallant, D., Bérubé, C.H., Tremblay, E., Vasseur, L., 2004. An extensive study of the foraging ecology of beavers (Castor canadensis) in relation to habitat quality. Can. J. Zool. 82, 922–933. https://doi.org/10.1139/z04-067

Ganesh, A., Mukilan, M., Marimuthu, G., Rajan, K.E., 2016. A Novel Food Preference in the Greater Short-Nosed Fruit Bat, Cynopterus sphinx : Mother-Pup Interaction a Strategy

for Learning. Acta Chiropterologica 18, 193–198. https://doi.org/10.3161/15081109ACC2016.18.1.009

Garland, A., Low, J., Burns, K.C., 2012. Large quantity discrimination by North Island robins (Petroica longipes). Anim. Cogn. 15, 1129–1140. https://doi.org/10.1007/s10071-012-0537-3

Garner, M.G., Hamilton, S.A., 2011. Principles of epidemiological modelling: -EN- -FR- les principes de la modélisation épidémiologique -ES- Principios de modelización epidemiológica. Rev. Sci. Tech. OIE 30, 407–416. https://doi.org/10.20506/rst.30.2.2045

Garske, T., Cori, A., Ariyarajah, A., Blake, I.M., Dorigatti, I., Eckmanns, T., Fraser, C., Hinsley, W., Jombart, T., Mills, H.L., Nedjati-Gilani, G., Newton, E., Nouvellet, P., Perkins, D., Riley, S., Schumacher, D., Shah, A., Van Kerkhove, M.D., Dye, C., Ferguson, N.M., Donnelly, C.A., 2017. Heterogeneities in the case fatality ratio in the West African Ebola outbreak 2013–2016. Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 372, 20160308. https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0308

Gatherer, D., 2018. Ebola returns to its Congo Basin heartland. J. Gen. Virol. 99, 861–863. https://doi.org/10.1099/jgv.0.001096

Gautestad, A.O., 2011. Memory matters: Influence from a cognitive map on animal space use. J. Theor. Biol. 287, 26–36. https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2011.07.010

Gautier-Hion, A., Duplantier, J.-M., Emmons, L., Feer, F., Heckestweiler, P., Moungazi, A., Quris, R., Sourd, C., 1985. Coadaptation entre rythmes de fructification et frugivorie en forêt tropicale humide du Gabon : mythe ou réalité. Rev. Ecol. Terre Vie 40, 405–434.

Gautier-Hion, A., Michaloud, G., 1989. Are Figs Always Keystone Resources for Tropical Frugivorous Vertebrates? A Test in Gabon. Ecology 70, 1826–1833. https://doi.org/10.2307/1938115

Gentles, A.D., Guth, S., Rozins, C., Brook, C.E., 2020. A review of mechanistic models of viral dynamics in bat reservoirs for zoonotic disease. Pathog. Glob. Health 114, 407–425. https://doi.org/10.1080/20477724.2020.1833161

Geri, F., Amici, V., Rocchini, D., 2010. Human activity impact on the heterogeneity of a Mediterranean landscape. Appl. Geogr. 30, 370–379. https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2009.10.006

Geva-Sagiv, M., Las, L., Yovel, Y., Ulanovsky, N., 2015. Spatial cognition in bats and rats: from sensory acquisition to multiscale maps and navigation. Nat. Rev. Neurosci. 16, 94–108. https://doi.org/10.1038/nrn3888

Gibson, R.M., Taylor, C.E., Jefferson, D.R., 1990. Lek formation by female choice: a simulation study. Behav. Ecol. 1, 36–42. https://doi.org/10.1093/beheco/1.1.36

Giles, J.R., Eby, P., Parry, H., Peel, A.J., Plowright, R.K., Westcott, D.A., McCallum, H., 2018. Environmental drivers of spatiotemporal foraging intensity in fruit bats and implications for Hendra virus ecology. Sci. Rep. 8, 9555. https://doi.org/10.1038/s41598-018-27859-3

Gillooly, J.F., Baylis, J.R., 1999. Reproductive success and the energetic cost of parental care in male smallmouth bass. J. Fish Biol. 54, 573–584. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb00636.x

Gilruth, P.T., Hutchinson, C.F., Bury, B., 1990. Assessing Deforestation in the Guinea Highlands of West Africa Using Remote Sensing. Photogramm. Eng. 56, 1375–1382.

Giraldeau, L., Kramer, D., Deslandes, I., Lair, H., 1994. The effect of competitors and distance on central place foraging eastern chipmunks, Tamias striatus. Anim. Behav. 47, 621–632.

Giraldeau, L.-A., Kramer, D.L., 1982. The marginal value theorem: A quantitative test using load size variation in a central place forager, the Eastern chipmunk, Tamias striatus. Anim. Behav. 30, 1036–1042. https://doi.org/10.1016/S0003-3472(82)80193-0

Gobin, B., Heinze, J., Strätz, M., Roces, F., 2003. The energetic cost of reproductive conflicts in the ant Pachycondyla obscuricornis. J. Insect Physiol. 49, 747–752. https://doi.org/10.1016/S0022-1910(03)00111-2

Goldshtein, A., Handel, M., Eitan, O., Bonstein, A., Shaler, T., Collet, S., Greif, S., Medellín, R.A., Emek, Y., Korman, A., Yovel, Y., 2020. Reinforcement Learning Enables Resource Partitioning in Foraging Bats. Curr. Biol. 30, 1–7. https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.07.079

Gómez-Laplaza, L.M., Caicoya, Á.L., Gerlai, R., 2017. Quantity discrimination in angelfish (Pterophyllum scalare) is maintained after a 30-s retention interval in the large but not in the small number range. Anim. Cogn. 20, 829–840. https://doi.org/10.1007/s10071-017-1104-8

Goodall, V.L., Ferreira, S.M., Funston, P.J., Maruping-Mzileni, N., 2019. Uncovering hidden states in African lion movement data using hidden Markov models. Wildl. Res. 46, 296–303. https://doi.org/10.1071/WR18004

Gottdenker, N.L., Streicker, D.G., Faust, C.L., Carroll, C.R., 2014. Anthropogenic Land Use Change and Infectious Diseases: A Review of the Evidence. EcoHealth 11, 619–632. https://doi.org/10.1007/s10393-014-0941-z

Griffen, B.D., Toscano, B.J., Gatto, J., 2012. The role of individual behavior type in mediating indirect interactions. Ecology 93, 1935–1943. https://doi.org/10.1890/11-2153.1

Grinnell, J., 1917. The Niche-Relationships of the California Thrasher. The Auk 34, 427–433. https://doi.org/10.2307/4072271

Groseth, A., Feldmann, H., Strong, J.E., 2007. The ecology of Ebola virus. Trends Microbiol. 15, 408–416. https://doi.org/10.1016/j.tim.2007.08.001

Gulette, A.L., Anderson, J.T., Brown, D.J., 2019. Influence of Hoop-Net Trap Diameter on Capture Success and Size Distribution of Comparatively Large and Small Freshwater Turtles. Northeast. Nat. 26, 129–136. https://doi.org/10.1656/045.026.0111

Gulka, J., Davoren, G.K., 2019. High individual flexibility in the foraging behavior of a marine predator, the common murre. Mar. Biol. 166, 83. https://doi.org/10.1007/s00227-019-3530-4

Guo, F., Bonebrake, T.C., Gibson, L., 2019. Land-Use Change Alters Host and Vector Communities and May Elevate Disease Risk. EcoHealth 16, 647–658. https://doi.org/10.1007/s10393-018-1336-3

Haase, C.G., Fletcher, R.J., Slone, D.H., Reid, J.P., Butler, S.M., 2020. Traveling to thermal refuges during stressful temperatures leads to foraging constraints in a central-place forager. J. Mammal. 101, 271–280. https://doi.org/10.1093/jmammal/gyz197

Hall, L.S., Krausman, P.R., Morrison, M.L., 1997. The Habitat Concept and a Plea for Standard Terminology. Wildl. Soc. Bull. 1973-2006 25, 173–182.

Hammond, T.T., Curtis, M.J., Jacobs, L.E., Tobler, M.W., Swaisgood, R.R., Shier, D.M., 2021. Behavior and detection method influence detection probability of a translocated, endangered amphibian. Anim. Conserv. 24, 401–411. https://doi.org/10.1111/acv.12645

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 Negl. Trop. Dis. 10, e0004815. https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0004815

Happold, D.C.D., Happold, M., 1990. Reproductive strategies of bats in Africa. J. Zool. 222, 557–583. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1990.tb06014.x

Harborne, A., Mumby, P., Kennedy, E., Ferrari, R., 2011. Biotic and multi-scale abiotic controls of habitat quality: their effect on coral-reef fishes. Mar. Ecol. Prog. Ser. 437, 201–214. https://doi.org/10.3354/meps09280

Hayman, D.T.S., 2015. Biannual birth pulses allow filoviruses to persist in bat populations. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 282, 20142591. https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2591

Hayward, A.D., Mar, K.U., Lahdenperä, M., Lummaa, V., 2014. Early reproductive investment, senescence and lifetime reproductive success in female Asian elephants. J. Evol. Biol. 27, 772–783. https://doi.org/10.1111/jeb.12350

Hebblewhite, M., Haydon, D.T., 2010. Distinguishing technology from biology: a critical review of the use of GPS telemetry data in ecology. Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 365, 2303–2312. https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0087

Hending, D., Randrianarison, H., Holderied, M., McCabe, G., Cotton, S., n.d. The kapok tree (Ceiba pentandra (L.) Gaertn, Malvaceae) as a food source for native vertebrate species during times of resource scarcity and its potential for reforestation in Madagascar. Austral Ecol. https://doi.org/10.1111/aec.13076

Hengjan, Y., Saputra, V., Mirsageri, M., Pramono, D., Kasmono, S., Basri, C., Ando, T., Ohmori, Y., Agungpriyono, S., Hondo, E., 2018. Nighttime behavioral study of flying foxes on the southern coast of West Java, Indonesia. J. Vet. Med. Sci. 80, 1146–1152. https://doi.org/10.1292/jvms.17-0665

Herborn, K.A., Macleod, R., Miles, W.T.S., Schofield, A.N.B., Alexander, L., Arnold, K.E., 2010. Personality in captivity reflects personality in the wild. Anim. Behav. 79, 835–843. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.12.026

Hickford, M.J.H., Schiel, D.R., 2008. Experimental gill-netting of reef fish: Species-specific responses modify capture probability across mesh sizes. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 358, 163–169. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.02.007

Higginson, A.D., Houston, A.I., 2015. The influence of the food–predation trade-off on the foraging behaviour of central-place foragers. Behav. Ecol. Sociobiol. 69, 551–561. https://doi.org/10.1007/s00265-014-1866-9

Hingrat, Y., Jalme, M.S., Chalah, T., Orhant, N., Lacroix, F., 2008. Environmental and social constraints on breeding site selection. Does the exploded-lek and hotspot model apply to the Houbara bustard Chlamydotis undulata undulata? J. Avian Biol. 39, 393–404. https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2008.03994.x

Hiratsuka, Y., Uehara, T., 2007. Feeding rates and absorption efficiencies of four species of sea urchins (genus Echinometra) fed a prepared diet. Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol., Includes papers presented in the session "Water Transport" at the Society of Experimental Biology's Annual Meeting at the University of Kent, Canterbury, UK, April 2nd–7th 2006 148, 223–229. https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2007.04.009

Hofmeester, T.R., Cromsigt, J.P.G.M., Odden, J., Andrén, H., Kindberg, J., Linnell, J.D.C., 2019. Framing pictures: A conceptual framework to identify and correct for biases in detection probability of camera traps enabling multi-species comparison. Ecol. Evol. 9, 2320–2336. https://doi.org/10.1002/ece3.4878

Holyoak, M., Casagrandi, R., Nathan, R., Revilla, E., Spiegel, O., 2008. Trends and missing parts in the study of movement ecology. Proc. Natl. Acad. Sci. 105, 19060–19065. https://doi.org/10.1073/pnas.0800483105

Horne, B.V., 1983. Density as a Misleading Indicator of Habitat Quality. J. Wildl. Manag. 47, 893–901. https://doi.org/10.2307/3808148

Hutchinson, G.E., MacArthur, R.H., 1959. A Theoretical Ecological Model of Size Distributions Among Species of Animals. Am. Nat. 93, 117–125. https://doi.org/10.1086/282063

Islam, M.S., Sazzad, H.M.S., Satter, S.M., Sultana, S., Hossain, M.J., Hasan, M., Rahman, M., Campbell, S., Cannon, D.L., Ströher, U., Daszak, P., Luby, S.P., Gurley, E.S., 2016. Nipah Virus Transmission from Bats to Humans Associated with Drinking Traditional Liquor Made from Date Palm Sap, Bangladesh, 2011–2014. Emerg. Infect. Dis. 22, 664–670. https://doi.org/10.3201/eid2204.151747

IUCN, 2020. Scotonycteris zenkeri: Obitte, B.: The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T84464403A192236400. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-1.RLTS.T84464403A192236400.en

Jiguet, F., Bretagnolle, V., 2006. Manipulating Lek Size and Composition Using Decoys: An Experimental Investigation of Lek Evolution Models. Am. Nat. 168, 758–768. https://doi.org/10.1086/508808

Johnson, C.K., Hitchens, P.L., Pandit, P.S., Rushmore, J., Evans, T.S., Young, C.C.W., Doyle, M.M., 2020. Global shifts in mammalian population trends reveal key predictors of virus spillover risk. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 287, 20192736. https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2736

Johnson, D.H., 1980. The Comparison of Usage and Availability Measurements for Evaluating Resource Preference. Ecology 61, 65–71.

Johnson, M.D., 2007. Measuring Habitat Quality: A Review. The Condor 109, 489–504. https://doi.org/10.1650/8347.1

Jones, B.A., Grace, D., Kock, R., Alonso, S., Rushton, J., Said, M.Y., McKeever, D., Mutua, F., Young, J., McDermott, J., Pfeiffer, D.U., 2013. Zoonosis emergence linked to agricultural intensification and environmental change. Proc. Natl. Acad. Sci. 110, 8399–8404. https://doi.org/10.1073/pnas.1208059110

Judson, S.D., Fischer, R., Judson, A., Munster, V.J., 2016. Ecological Contexts of Index Cases and Spillover Events of Different Ebolaviruses. PLoS Pathog. 12, e1005780. https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1005780

Jung, K., Threlfall, C.G., 2018. Trait-dependent tolerance of bats to urbanization: a global meta-analysis. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 285, 20181222. https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1222

Juste B., J., Perez Del Val, J., 1995. Altitudinal variation in the subcanopy fruit bat guild in Bioko Island, Equatorial Guinea, Central Africa. J. Trop. Ecol. 11, 141–146. https://doi.org/10.1017/S0266467400008506

Kagoro-Rugunda, G., Kayanja, F.I.B., 2011. Ficus sp. and Musanga leo-errerae: coexistent keystone fruits for chimpanzees in Kalinzu forest: Ficus and Musanga, coexisting key fruits for chimpanzees. Afr. J. Ecol. 49, 389–396. https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2011.01292.x

Kaluza, B.F., Wallace, H., Heard, T.A., Klein, A.-M., Leonhardt, S.D., 2016. Urban gardens promote bee foraging over natural habitats and plantations. Ecol. Evol. 6, 1304–1316. https://doi.org/10.1002/ece3.1941

Karuppudurai, T., Sripathi, K., 2018. Foraging and roosting ecology of the Lesser Dog-faced Fruit Bat Cynopterus brachyotis (Mammalia: Chiroptera: Pteropodidae) in southern India. J. Threat. Taxa 10, 12163. https://doi.org/10.11609/jott.3850.10.9.12163-12172

Karuppudurai, T., Sripathi, K., Gopukumar, N., Elangovan, V., Arivarignan, G., 2008. Transition of nonharem male to harem male status in the short-nosed fruit bat Cynopterus sphinx. Mamm. Biol. 73, 138–146. https://doi.org/10.1016/j.mambio.2007.02.006

Keita, A.K., Koundouno, F.R., Faye, M., Düx, A., Hinzmann, J., Diallo, H., Ayouba, A., Le Marcis, F., Soropogui, B., Ifono, K., Diagne, M.M., Sow, M.S., Bore, J.A., Calvignac-Spencer, S., Vidal, N., Camara, J., Keita, M.B., Renevey, A., Diallo, A., Soumah, A.K., Millimono, S.L., Mari-Saez, A., Diop, M., Doré, A., Soumah, F.Y., Kourouma, Kaka, Vielle, N.J., Loucoubar, C., Camara, I., Kourouma, Karifa, Annibaldis, G., Bah, A., Thielebein, A., Pahlmann, M., Pullan, S.T., Carroll, M.W., Quick, J., Formenty, P., Legand, A., Pietro, K., Wiley, M.R., Tordo, N., Peyrefitte, C., McCrone, J.T., Rambaut, A., Sidibé, Y., Barry, M.D., Kourouma, M., Saouromou, C.D., Condé, M., Baldé, M., Povogui, M., Keita, S., Diakite, M., Bah, M.S., Sidibe, A., Diakite, D., Sako, F.B., Traore, F.A., Ki-Zerbo, G.A., Lemey, P., Günther, S., Kafetzopoulou, L.E., Sall, A.A., Delaporte, E., Duraffour, S., Faye, O., Leendertz, F.H., Peeters, M., Toure, A., Magassouba, N.F., 2021. Resurgence of Ebola virus in 2021 in Guinea suggests a new paradigm for outbreaks. Nature 597, 539–543. https://doi.org/10.1038/s41586-021-03901-9

Kendal, R.L., Coolen, I., Laland, K.N., 2004. The role of conformity in foraging when personal and social information conflict. Behav. Ecol. 15, 269–277. https://doi.org/10.1093/beheco/arh008

Kent, C.M., Sherry, T.W., 2020. Behavioral niche partitioning reexamined: Do behavioral differences predict dietary differences in warblers? Ecology 101, e03077. https://doi.org/10.1002/ecy.3077

Kerches-Rogeri, P., Niebuhr, B.B., Muylaert, R.L., Mello, M.A.R., 2020. Individual specialization in the use of space by frugivorous bats. J. Anim. Ecol. 89, 2584–2595. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13339

Kernohan, B.J., Gitzen, R.A., Millspaugh, J.J., 2001. Analysis of Animal Space Use and Movements, in: Radio Tracking and Animal Populations. Elsevier, pp. 125–166. https://doi.org/10.1016/B978-012497781-5/50006-2

Khan, S.U., Gurley, E.S., Hossain, M.J., Nahar, N., Sharker, M.A.Y., Luby, S.P., 2012. A Randomized Controlled Trial of Interventions to Impede Date Palm Sap Contamination by Bats to Prevent Nipah Virus Transmission in Bangladesh. PLoS ONE 7, e42689. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042689

Kim, A.A., Behel, S., Northbrook, S., Parekh, B.S., 2019. Tracking with recency assays to control the epidemic: real-time HIV surveillance and public health response. AIDS 33, 1527–1529. https://doi.org/10.1097/QAD.0000000000002239

Kingston, T., 2013. Response of Bat Diversity to Forest Disturbance in Southeast Asia: Insights from Long-Term Research in Malaysia, in: Adams, R.A., Pedersen, S.C. (Eds.), Bat Evolution, Ecology, and Conservation. Springer New York, New York, NY, pp. 169–185. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-7397-8_9

Klose, S.M., Smith, C.L., Denzel, A.J., Kalko, E.K.V., 2006. Reproduction elevates the corticosterone stress response in common fruit bats. J. Comp. Physiol. A 192, 341–350. https://doi.org/10.1007/s00359-005-0067-4

Koerner, S.E., Poulsen, J.R., Blanchard, E.J., Okouyi, J., Clark, C.J., 2017. Vertebrate community composition and diversity declines along a defaunation gradient radiating from rural villages in Gabon. J. Appl. Ecol. 54, 805–814. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12798

Korine, C., Kalko, E.K.V., 2005. Fruit detection and discrimination by small fruit-eating bats (Phyllostomidae): echolocation call design and olfaction. Behav. Ecol. Sociobiol. 59, 12–23. https://doi.org/10.1007/s00265-005-0003-1

Krebs, J.R., Kacelnik, A., Taylor, P., 1978. Test of optimal sampling by foraging great tits. Nature 275, 27–31. https://doi.org/10.1038/275027a0

Kunz, T.H., 1982. Ecology of bats. Plenum Press, New York, NJ.

Lambert, F.R., Marshall, A.G., 1991. Keystone Characteristics of Bird-Dispersed Ficus in a Malaysian Lowland Rain Forest. J. Ecol. 79, 793–809. https://doi.org/10.2307/2260668

Lane, D.J.W., Kingston, T., Lee, B.P.Y.-H., 2006. Dramatic decline in bat species richness in Singapore, with implications for Southeast Asia. Biol. Conserv. 131, 584–593. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.03.005

Laurindo, R.S., Novaes, R.L.M., Vizentin-Bugoni, J., Gregorin, R., 2019. The effects of habitat loss on bat-fruit networks. Biodivers. Conserv. 28, 589–601. https://doi.org/10.1007/s10531-018-1676-x

Lee, Y.-F., Kuo, Y.-M., Chang, H.-Y., Tsai, C.-F., Baba, S., 2017. Foraging dispersion of Ryukyu flying-foxes and relationships with fig abundance in East-Asian subtropical island forests. BMC Ecol. 17, 35. https://doi.org/10.1186/s12898-017-0146-8

Lee-Cruz, L., et al., in prep. Modelling Ebola virus transmission in the fruitbat Hypsignathus monstrosus, a potential reservoir.

Lee-Cruz, L., Lenormand, M., Cappelle, J., Caron, A., De Nys, H., Peeters, M., Bourgarel, M., Roger, F., Tran, A., 2021. Mapping of Ebola virus spillover: Suitability and seasonal variability at the landscape scale. PLoS Negl. Trop. Dis. 15, e0009683. https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0009683

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 Zoonotic Dis. 9, 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, 575–576. https://doi.org/10.1038/438575a

Lessler, J., Azman, A.S., McKay, H.S., Moore, S.M., 2017. What is a Hotspot Anyway? Am. J. Trop. Med. Hyg. 96, 1270–1273. https://doi.org/10.4269/ajtmh.16-0427

Letko, M., Seifert, S.N., Olival, K.J., Plowright, R.K., Munster, V.J., 2020. Bat-borne virus diversity, spillover and emergence. Nat. Rev. Microbiol. 18, 461–471. https://doi.org/10.1038/s41579-020-0394-z

Lewis, J.S., Farnsworth, M.L., Burdett, C.L., Theobald, D.M., Gray, M., Miller, R.S., 2017. Biotic and abiotic factors predicting the global distribution and population density of an invasive large mammal. Sci. Rep. 7, 44152. https://doi.org/10.1038/srep44152

Linden, V.M.G., Weier, S.M., Gaigher, I., Kuipers, H.J., Weterings, M.J.A., Taylor, P.J., 2014. Changes of Bat Activity, Species Richness, Diversity and Community Composition Over an Altitudinal Gradient in the Soutpansberg Range, South Africa. Acta Chiropterologica 16, 27–40. https://doi.org/10.3161/150811014X683246

Lindenfors, P., Tullberg, B., Biuw, M., 2002. Phylogenetic analyses of sexual selection and sexual size dimorphism in pinnipeds. Behav. Ecol. Sociobiol. 52, 188–193. https://doi.org/10.1007/s00265-002-0507-x

Lindenmayer, D.B., Fischer, J., 2006. Habitat Fragmentation and Landscape Change: An Ecological and Conservation Synthesis. Island Press, Washington, NJ.

Lowry, H., Lill, A., Wong, B.B.M., 2013. Behavioural responses of wildlife to urban environments: Behavioural responses to urban environments. Biol. Rev. 88, 537–549. https://doi.org/10.1111/brv.12012

Lučan, R.K., Bartonička, T., Jedlička, P., Řeřucha, Š., Šálek, M., Čížek, M., Nicolaou, H., Horáček, I., 2016. Spatial activity and feeding ecology of the endangered northern population of

the Egyptian fruit bat (Rousettus aegyptiacus). J. Mammal. 97, 815–822. https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw014

Lunn, T.J., Peel, A.J., McCallum, H., Eby, P., Kessler, M.K., Plowright, R.K., Restif, O., 2021. Spatial dynamics of pathogen transmission in communally roosting species: Impacts of changing habitats on bat-virus dynamics. J. Anim. Ecol. 90, 2609–2622. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13566

MacArthur, R.H., Pianka, E.R., 1966. On Optimal Use of a Patchy Environment. Am. Nat. 100, 603–609. https://doi.org/10.1086/282454

Machovsky-Capuska, G.E., Senior, A.M., Simpson, S.J., Raubenheimer, D., 2016. The Multidimensional Nutritional Niche. Trends Ecol. Evol. 31, 355–365. https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.009

Magalhães de Oliveira, H.F., Camargo, N.F., Hemprich-Bennett, D.R., Rodríguez-Herrera, B., Rossiter, S.J., Clare, E.L., 2020. Wing morphology predicts individual niche specialization in Pteronotus mesoamericanus (Mammalia: Chiroptera). PloS One 15, e0232601–e0232601. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0232601

Magouras, I., Brookes, V.J., Jori, F., Martin, A., Pfeiffer, D.U., Dürr, S., 2020. Emerging Zoonotic Diseases: Should We Rethink the Animal–Human Interface? Front. Vet. Sci. 7, 582743. https://doi.org/10.3389/fvets.2020.582743

Mahmood-Ul-Hassan, M., Gulraiz, T.L., Rana, S.A., Javid, A., 2010. The Diet of Indian Flying-Foxes (Pteropus giganteus) in Urban Habitats of Pakistan. Acta Chiropterologica 12, 341–347. https://doi.org/10.3161/150811010X537927

Malik, Y.S., Singh, R.K., Dhama, K. (Eds.), 2020. Animal-Origin Viral Zoonoses, Livestock Diseases and Management. Springer Singapore, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-15-2651-0

Manlove, K., Aiello, C., Sah, P., Cummins, B., Hudson, P.J., Cross, P.C., 2018. The ecology of movement and behaviour: a saturated tripartite network for describing animal contacts. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 285, 20180670. https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0670

Manly, B.F.J., McDonald, L.L., Thomas, D.L., McDonald, T.L., Erickson, W.P., 2002. Resource Selection by Animals, 2nd ed. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands.

Marimuthu, G., Rajan, K.E., Koilraj, A.J., Isaac, S.S., Balasingh, J., 1998. Observations on the Foraging Behavior of a Tent Roosting Megachiropteran Bat Cynopterus sphinx. Biotropica 30, 321–324. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1998.tb00066.x

Marques, J.T., Pereira, M.J.R., Palmeirim, J.M., 2012. Availability of Food for Frugivorous Bats in Lowland Amazonia: The Influence of Flooding and of River Banks. Acta Chiropterologica 14, 183–194. https://doi.org/10.3161/150811012X654862

Marshall, A.G., 1985. Old World phytophagous bats (Megachiroptera) and their food plants: a survey. Zool. J. Linn. Soc. 83, 351–369. https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1985.tb01181.x

Martin, J., Tolon, V., Moorter, B., Basille, M., Calenge, C., 2009. On the Use of Telemetry in Habitat Selection Studies, in: Barculo, D., Daniels, J. (Eds.), Telemetry: Research, Technology and Applications. Nova Publishers, pp. 37–55.

Mason, T.H.E., Fortin, D., 2017. Functional responses in animal movement explain spatial heterogeneity in animal-habitat relationships. J. Anim. Ecol. 86, 960–971. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12682

Mata, R., Wilke, A., Czienskowski, U., 2009. Cognitive Aging and Adaptive Foraging Behavior. J. Gerontol. Ser. B 64B, 474–481. https://doi.org/10.1093/geronb/gbp035

McKee, M., Stuckler, D., 2020. If the world fails to protect the economy, COVID-19 will damage health not just now but also in the future. Nat. Med. 26, 640–642. https://doi.org/10.1038/s41591-020-0863-y

McNair, J.N., 1982. Optimal Giving-Up Times and the Marginal Value Theorem. Am. Nat. 119, 511–529. https://doi.org/10.1086/283929

McNamara, J., 1982. Optimal patch use in a stochastic environment. Theor. Popul. Biol. 21, 269–288. https://doi.org/10.1016/0040-5809(82)90018-1

McNamara, J., Houston, A., 1985. A simple model of information use in the exploitation of patchily distributed food. Anim. Behav. 33, 553–560. https://doi.org/10.1016/S0003-3472(85)80078-6

Mendelson, T.C., Fitzpatrick, C.L., Hauber, M.E., Pence, C.H., Rodríguez, R.L., Safran, R.J., Stern, C.A., Stevens, J.R., 2016. Cognitive Phenotypes and the Evolution of Animal Decisions. Trends Ecol. Evol. 31, 850–859. https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.08.008

Merkle, J.A., Cherry, S.G., Fortin, D., 2015. Bison distribution under conflicting foraging strategies: site fidelity vs. energy maximization. Ecology 96, 1793–1801. https://doi.org/10.1890/14-0805.1

Michaud, M., Veron, G., Fabre, A.-C., 2020. Phenotypic integration in feliform carnivores: Covariation patterns and disparity in hypercarnivores versus generalists. Evolution 74, 2681–2702. https://doi.org/10.1111/evo.14112

Miguel, M.F., Jordano, P., Tabeni, S., Campos, C.M., 2018. Context-dependency and anthropogenic effects on individual plant-frugivore networks. Oikos 127, 1045–1059. https://doi.org/10.1111/oik.04978

Mildenstein, T.L., Stier, S.C., Nuevo-Diego, C.E., Mills, L.S., 2005. Habitat selection of endangered and endemic large flying-foxes in Subic Bay, Philippines. Biol. Conserv. 126, 93–102. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.05.001

Milligan, N.D., Radersma, R., Cole, E.F., Sheldon, B.C., 2017. To graze or gorge: consistency and flexibility of individual foraging tactics in tits. J. Anim. Ecol. 86, 826–836. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12651

Mishra, R., Dookia, S., Bhattacharya, P., 2020. Avenue Plantations as Biodiversity Havens: A Case Study of Population Status of the Indian Flying Fox, Pteropus giganteus Brunnich, 1782 and Implications for Its Conservation in the Urban Megacity, Delhi, India. Proc. Zool. Soc. 73, 127–136. https://doi.org/10.1007/s12595-019-00308-3

Mollentze, N., Streicker, D.G., 2020. Viral zoonotic risk is homogenous among taxonomic orders of mammalian and avian reservoir hosts. Proc. Natl. Acad. Sci. 117, 9423–9430. https://doi.org/10.1073/pnas.1919176117

Monadjem, A., Reside, A., 2008. The influence of riparian vegetation on the distribution and abundance of bats in an African savanna. Acta Chiropterologica 10, 339–348. https://doi.org/10.3161/150811008X414917

Monadjem, A., Taylor, P.J., Cotterill, F.P.D. (Woody), Schoeman, M.C., 2020. Family Pteropodidae, in: Bats of Southern and Central Africa, A Biogeographic and Taxonomic Synthesis, Second Edition. Wits University Press, pp. 73–160. https://doi.org/10.18772/22020085829.12

Monadjem, A., Taylor, P.J., Cotterill, F.P.D. (Woody), Schoeman, M.C., 2010. Bats of Southern and Central Africa. Wits University Press. https://doi.org/10.18772/22020085829

Moore, J.H., Sittimongkol, S., Campos-Arceiz, A., Sumpah, T., Eichhorn, M.P., 2016. Fruit gardens enhance mammal diversity and biomass in a Southeast Asian rainforest. Biol. Conserv. 194, 132–138. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.12.015

Morand, S., 2020. Emerging diseases, livestock expansion and biodiversity loss are positively related at global scale. Biol. Conserv. 248, 108707. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108707

Morand, S., Lajaunie, C., Satrawaha, R. (Eds.), 2017. Biodiversity Conservation in Southeast Asia: Challenges in a Changing Environment, 1st ed. Routledge. https://doi.org/10.4324/9781315313573

Morante-Filho, J.C., Faria, D., Mariano-Neto, E., Rhodes, J., 2015. Birds in Anthropogenic Landscapes: The Responses of Ecological Groups to Forest Loss in the Brazilian Atlantic Forest. PLoS ONE 10, e0128923. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128923

Mortelliti, A., Amori, G., Boitani, L., 2010. The role of habitat quality in fragmented landscapes: a conceptual overview and prospectus for future research. Oecologia 163, 535–547. https://doi.org/10.1007/s00442-010-1623-3

Mutere, F.A., 1967. The breeding biology of equatorial vertebrates: reproduction in the fruit bat, Eidolon helvum, at latitude 0°20'N. J. Zool. 153, 153–161. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1967.tb04058.x

Muylaert, R.L., Stevens, R.D., Ribeiro, M.C., 2016. Threshold effect of habitat loss on bat richness in cerrado-forest landscapes. Ecol. Appl. 26, 1854–1867. https://doi.org/10.1890/15-1757.1

Nakamoto, A., Kinjo, K., Izawa, M., 2015. Dietary Plasticity in the Ryukyu Flying Fox on a Subtropical Island at the Northern Range Limit of Pteropus. Acta Chiropterologica 17, 105–116. https://doi.org/10.3161/15081109ACC2015.17.1.009

Nebel, S., Jackson, D., Elner, R., 2005. Functional association of bill morphology and foraging behaviour in calidrid sandpipers. Anim Biol 55, 235–243. https://doi.org/10.1163/1570756054472818

Niamien, C.J.M., Kadjo, B., Kone, I., 2015. Données préliminaires sur la distribution spatio-temporelle des chauves-souris à tête de marteau, Hypsignathus monstrosus H. Allen, 1861 dans la commune du Plateau (Abidjan, Côte d'Ivoire). Afr. Sci. 11, 227–236.

Niamien, C.J.M, Yaokokoré-Béibro, H., Koné, I., N'goran, K., 2010. Données préliminaires sur l'écologie des chauves-souris frugivores de la commune du Plateau (Abidjan, Côte d'Ivoire). Sci. Nat. 7, 21–30. https://doi.org/10.4314/scinat.v7i1.59915

Nin Pratt, A., 2015. Agricultural Intensification in Africa: A Regional Analysis. SSRN Electron. J. https://doi.org/10.2139/ssrn.2591567

Olaleru, F., Onadeko, A.B., Ogunjemite, B.G., Egonmwan, R.I., Lambert, J.E., 2020. Diet and Nutritional Profile of the Mona Monkey (Cercopithecus mona, Schreber, 1774) in Okomu National Park, Nigeria: Preliminary Study. Afr. Primates 14, 1–10.

Oleksy, R., Racey, P.A., Jones, G., 2015. High-resolution GPS tracking reveals habitat selection and the potential for long-distance seed dispersal by Madagascan flying foxes Pteropus rufus. Glob. Ecol. Conserv. 3, 678–692. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2015.02.012

Olival, K.J., Hosseini, P.R., Zambrana-Torrelio, C., Ross, N., Bogich, T.L., Daszak, P., 2017. Host and viral traits predict zoonotic spillover from mammals. Nature 546, 646–650. https://doi.org/10.1038/nature22975

Olivero, J., Fa, J.E., Farfán, M.Á., Márquez, A.L., Real, R., Juste, F.J., Leendertz, S.A., Nasi, R., 2020. Human activities link fruit bat presence to Ebola virus disease outbreaks. Mammal Rev. 50, 1–10. https://doi.org/10.1111/mam.12173

Olivero, J., Fa, J.E., Real, R., Márquez, A.L., Farfán, M.A., Vargas, J.M., Gaveau, D., Salim, M.A., Park, D., Suter, J., King, S., Leendertz, S.A., Sheil, D., Nasi, R., 2017. Recent loss of closed forests is associated with Ebola virus disease outbreaks. Sci. Rep. 7, 14291. https://doi.org/10.1038/s41598-017-14727-9

Olson, S.H., Bounga, G., Ondzie, A., Bushmaker, T., Seifert, S.N., Kuisma, E., Taylor, D.W., Munster, V.J., Walzer, C., 2019. Lek-associated movement of a putative Ebolavirus reservoir, the hammer-headed fruit bat (Hypsignathus monstrosus), in northern Republic of Congo. PLoS ONE 14, e0223139. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223139

Olsson, O., Brown, J.S., Smith, H.G., 2002. Long- and short-term state-dependent foraging under predation risk: an indication of habitat quality. Anim. Behav. 63, 981–989. https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1985

O'malley, R., King, T., Turner, C.S., Tyler, S., Benares, J., Cummings, M., Raines, P., 2006. The Diversity and Distribution of the Fruit Bat Fauna (Mammalia, Chiroptera, Megachiroptera) of Danjugan Island, Cauayan, Negros Occidental, Philippines (with Notes on the Microchiroptera). Biodivers. Conserv. 15, 43–56. https://doi.org/10.1007/s10531-004-2931-x

O'Mara, M.T., Dechmann, D.K.N., Page, R.A., 2014. Frugivorous bats evaluate the quality of social information when choosing novel foods. Behav. Ecol. 25, 1233–1239. https://doi.org/10.1093/beheco/aru120

O'Shea, T.J., Vaughan, T.A., 1980. Ecological observations on an East African bat community. Mammalia 44, 485–496. https://doi.org/10.1515/mamm.1980.44.4.485

Ovaskainen, O., Abrego, N., 2020. Joint Species Distribution Modelling: With Applications in R, Ecology, Biodiversity and Conservation. Cambridge University Press, Cambridge. https://doi.org/10.1017/9781108591720

Owens, I.P.F., Hartley, I.R., 1998. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 265, 397–407. https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0308

Pardini, R., Nichols, L., Püttker, T., 2017. Biodiversity Response to Habitat Loss and Fragmentation, in: Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences. pp. 229–239. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809665-9.09824-4

Patrick, S.C., Bearhop, S., Grémillet, D., Lescroël, A., Grecian, W.J., Bodey, T.W., Hamer, K.C., Wakefield, E., Le Nuz, M., Votier, S.C., 2014. Individual differences in searching behaviour and spatial foraging consistency in a central place marine predator. Oikos 123, 33–40. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00406.x

Paul, A., 2002. Sexual Selection and Mate Choice. Int. J. Primatol. 28, 877–904. https://doi.org/10.1023/A:1015533100275

Paula, T.A.R., Walker, N.J., 2013. Reproductive Morphology and Physiology of the Male Capybara, in: Moreira, J.R., Ferraz, K.M.P.M.B., Herrera, E.A., Macdonald, D.W. (Eds.), Capybara. Springer New York, New York, NY, pp. 107–129. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4000-0_6

Paull, S.H., Song, S., McClure, K.M., Sackett, L.C., Kilpatrick, A.M., Johnson, P.T., 2012. From superspreaders to disease hotspots: linking transmission across hosts and space. Front. Ecol. Environ. 10, 75–82. https://doi.org/10.1890/110111

Pineda, E., Halffter, G., 2004. Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. Biol. Conserv. 117, 499–508. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.08.009

Pintor, L.M., McGhee, K.E., Roche, D.P., Bell, A.M., 2014. Individual variation in foraging behavior reveals a trade-off between flexibility and performance of a top predator. Behav. Ecol. Sociobiol. 68, 1711–1722. https://doi.org/10.1007/s00265-014-1779-7

Pioz, M., Loison, A., Gauthier, D., Gibert, P., Jullien, J.-M., Artois, M., Gilot-Fromont, E., 2008. Diseases and reproductive success in a wild mammal: example in the alpine chamois. Oecologia 155, 691–704. https://doi.org/10.1007/s00442-007-0942-5

Plotnik, J.M., Brubaker, D.L., Dale, R., Tiller, L.N., Mumby, H.S., Clayton, N.S., 2019. Elephants have a nose for quantity. Proc. Natl. Acad. Sci. 116, 12566–12571. https://doi.org/10.1073/pnas.1818284116

Plowright, R.K., Parrish, C.R., McCallum, H., Hudson, P.J., Ko, A.I., Graham, A.L., Lloyd-Smith, J.O., 2017. Pathways to zoonotic spillover. Nat. Rev. Microbiol. 15, 502–510. https://doi.org/10.1038/nrmicro.2017.45

Potrich, D., Sovrano, V.A., Stancher, G., Vallortigara, G., 2015. Quantity discrimination by zebrafish (Danio rerio). J. Comp. Psychol. 129, 388–393. https://doi.org/10.1037/com0000012

Pourrut, X., Kumulungui, B., Wittmann, T., Moussavou, G., Délicat, A., Yaba, P., Nkoghe, D., Gonzalez, J.-P., Leroy, E.M., 2005. The natural history of Ebola virus in Africa. Microbes Infect. 7, 1005–1014. https://doi.org/10.1016/j.micinf.2005.04.006

Prasad, S., Pittet, A., Sukumar, R., 2010. Who really ate the fruit? A novel approach to camera trapping for quantifying frugivory by ruminants. Ecol. Res. 25, 225–231. https://doi.org/10.1007/s11284-009-0650-1

Prosekov, A., Kuznetsov, A., Rada, A., Ivanova, S., 2020. Methods for Monitoring Large Terrestrial Animals in the Wild. Forests 11, 808. https://doi.org/10.3390/f11080808

Pyke, G.H., 1984. Optimal Foraging Theory: A Critical Review. Annu. Rev. Ecol. Syst. 15, 523–575. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.15.1.523

Pyke, G.H., 2019. Animal Movements – An Optimal Foraging Theory Approach, in: Encyclopedia of Animal Behavior. Elsevier, pp. 149–156. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.90160-2

Quéméré, E., Hibert, F., Miquel, C., Lhuillier, E., Rasolondraibe, E., Champeau, J., Rabarivola, C., Nusbaumer, L., Chatelain, C., Gautier, L., Ranirison, P., Crouau-Roy, B., Taberlet, P., Chikhi, L., 2013. A DNA Metabarcoding Study of a Primate Dietary Diversity and Plasticity across Its Entire Fragmented Range. PLoS ONE 8, e58971. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058971

Rapport, D.J., 1980. Optimal Foraging for Complementary Resources. Am. Nat. 116, 324–346. https://doi.org/10.1086/283631

Ratcliffe, J.M., ter Hofstede, H.M., 2005. Roosts as information centres: social learning of food preferences in bats. Biol. Lett. 1, 72–74. https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0252

Redon (de), L., Le Viol, I., Jiguet, F., Machon, N., Scher, O., Kerbiriou, C., 2015. Road network in an agrarian landscape: Potential habitat, corridor or barrier for small mammals? Acta Oecologica 62, 58–65. https://doi.org/10.1016/j.actao.2014.12.003

Rerucha, S., Jedlicka, P., Hrabina, J., Cizek, M., Mikel, B., Cip, O., Bartonicka, T., Helan, R., 2017. Miniaturized GPS position logger for tracking of small mammals, in: 2017 6th Mediterranean Conference on Embedded Computing (MECO). Presented at the 2017 6th Mediterranean Conference on Embedded Computing (MECO), IEEE, Bar, Montenegro, pp. 1–4. https://doi.org/10.1109/MECO.2017.7977242

Rex, K., Michener, R., Kunz, T.H., Voigt, C.C., 2011. Vertical stratification of Neotropical leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae) revealed by stable carbon isotopes. J. Trop. Ecol. 27, 211–222. https://doi.org/10.1017/S0266467411000022

Reznikova, Z., 2020. Spatial cognition in the context of foraging styles and information transfer in ants. Anim. Cogn. 23, 1143–1159. https://doi.org/10.1007/s10071-020-01423-x

Richter, H.V., Cumming, G.S., 2008. First application of satellite telemetry to track African straw-coloured fruit bat migration. J. Zool. 275, 172–176. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00425.x

Richter, H.V., Cumming, G.S., 2005. Food availability and annual migration of the straw-colored fruit bat (Eidolon helvum): Food availability and annual migrations. J. Zool. 268, 35–44. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2005.00020.x

Rocha, F., Dias, R.A., 2020. The common vampire bat Desmodus rotundus (Chiroptera: Phyllostomidae) and the transmission of the rabies virus to livestock: A contact network approach and recommendations for surveillance and control. Prev. Vet. Med. 174, 104809. https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2019.104809

Rocha, R., López-Baucells, A., Farneda, F.Z., Groenenberg, M., Bobrowiec, P.E.D., Cabeza, M., Palmeirim, J.M., Meyer, C.F.J., 2017. Consequences of a large-scale fragmentation experiment for Neotropical bats: disentangling the relative importance of local and landscape-scale effects. Landsc. Ecol. 32, 31–45. https://doi.org/10.1007/s10980-016-0425-3

Rodewald, A.D., Kearns, L.J., Shustack, D.P., 2011. Anthropogenic resource subsidies decouple predator–prey relationships. Ecol. Appl. 21, 936–943. https://doi.org/10.1890/10-0863.1

Rodhain, F., 2015. Bats and Viruses: complex relationships. Bull. Société Pathol. Exot. 108, 272–289. https://doi.org/10.1007/s13149-015-0448-z

Röell, A., 1978. Social Behaviour of the Jackdaw, Cor Yus Moned Ula, in Relation To Its Niche. Behaviour 64, 1–122. https://doi.org/10.1163/156853978X00459

Rollinson, D.P., Coleman, J.C., Downs, C.T., 2013. Seasonal differences in foraging dynamics, habitat use and home range size of Wahlberg's epauletted fruit bat in an urban environment. Afr. Zool. 48, 340–350. https://doi.org/10.1080/15627020.2013.11407601

Rosalino, L.M., Loureiro, F., Macdonald, D.W., Santon-Reis, M., 2005. Dietary shifts of the badger (Meles meles) in Mediterranean woodlands: an opportunistic forager with seasonal specialisms. Mamm. Biol. 70, 12–23. https://doi.org/10.1078/1616-5047-00172

Roughgarden, J., 2009. Is there a general theory of community ecology? Biol. Philos. 24, 521–529. https://doi.org/10.1007/s10539-009-9164-z

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. Emerg. Infect. Dis. 11, 283–290. https://doi.org/10.3201/eid1102.040533

Rowan, W., 1938. Light and seasonal reproduction in animals. Biol. Rev. 13, 374–401. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1938.tb00523.x

Rozen-Rechels, D., Beest, F.M. van, Richard, E., Uzal, A., Medill, S.A., McLoughlin, P.D., 2015. Density-dependent, central-place foraging in a grazing herbivore: competition and tradeoffs in time allocation near water. Oikos 124, 1142–1150. https://doi.org/10.1111/oik.02207

Ruf, F., Schroth, G., Doffangui, K., 2015. Climate change, cocoa migrations and deforestation in West Africa: What does the past tell us about the future? Sustain. Sci. 10, 101–111. https://doi.org/10.1007/s11625-014-0282-4

Rugarabamu, S., Mboera, L., Rweyemamu, M., Mwanyika, G., Lutwama, J., Paweska, J., Misinzo, G., 2020. Forty-two years of responding to Ebola virus outbreaks in Sub-Saharan Africa: a review. BMJ Glob. Health 5, e001955. https://doi.org/10.1136/bmjgh-2019-001955

Salah Uddin Khan, M., Hossain, J., Gurley, E.S., Nahar, N., Sultana, R., Luby, S.P., 2010. Use of Infrared Camera to Understand Bats' Access to Date Palm Sap: Implications for

Preventing Nipah Virus Transmission. EcoHealth 7, 517–525. https://doi.org/10.1007/s10393-010-0366-2

Saldaña-Vázquez, R.A., Sosa, V.J., Iñiguez-Dávalos, L.I., Schondube, J.E., 2013. The role of extrinsic and intrinsic factors in Neotropical fruit bat–plant interactions. J. Mammal. 94, 632–639. https://doi.org/10.1644/11-MAMM-A-370.1

Scharf, I., Peter, F., Martin, O.Y., 2013. Reproductive Trade-Offs and Direct Costs for Males in Arthropods. Evol. Biol. 40, 169–184. https://doi.org/10.1007/s11692-012-9213-4

Schmidt, J.P., Park, A.W., Kramer, A.M., Han, B.A., Alexander, L.W., Drake, J.M., 2017. Spatiotemporal Fluctuations and Triggers of Ebola Virus Spillover. Emerg. Infect. Dis. 23, 415–422. https://doi.org/10.3201/eid2303.160101

Schoener, T.W., 1971. Theory of Feeding Strategies. Annu. Rev. Ecol. Syst. 2, 369–404. https://doi.org/10.1146/annurev.es.02.110171.002101

Scoones, I., Jones, K., Lo Iacono, G., Redding, D.W., Wilkinson, A., Wood, J.L.N., 2017. Integrative modelling for One Health: pattern, process and participation. Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 372, 20160164. https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0164

Sebestyén, F., Miklós, M., Iván, K., Tökölyi, J., 2020. Age-dependent plasticity in reproductive investment, regeneration capacity and survival in a partially clonal animal (Hydra oligactis). J. Anim. Ecol. 89, 2246–2257. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13287

Sedlock, J.L., Ingle, N.R., Balete, D.S., 2011. Chapter 5: Enhanced Sampling of Bat Assemblages: A Field Test on Mount Banahaw, Luzon. Fieldiana Life Earth Sci. 2, 96–102. https://doi.org/10.3158/2158-5520-2.1.96

Semper-Pascual, A., Burton, C., Baumann, M., Decarre, J., Gavier-Pizarro, G., Gómez-Valencia, B., Macchi, L., Mastrangelo, M.E., Pötzschner, F., Zelaya, P.V., Kuemmerle, T., 2021. How do habitat amount and habitat fragmentation drive time-delayed responses of biodiversity to land-use change? Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 288, 20202466. https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2466

Shapiro, J.T., Sovie, A.R., Faller, C.R., Monadjem, A., Fletcher, R.J., McCleery, R.A., 2020. Ebola spillover correlates with bat diversity. Eur. J. Wildl. Res. 66, 12. https://doi.org/10.1007/s10344-019-1346-7

Shears, P., Garavan, C., 2020. The 2018/19 Ebola epidemic the Democratic Republic of the Congo (DRC): epidemiology, outbreak control, and conflict. Infect. Prev. Pract. 2, 100038. https://doi.org/10.1016/j.infpip.2020.100038

Shochat, E., Lerman, S., Fernández-Juricic, E., 2015. Birds in Urban Ecosystems: Population Dynamics, Community Structure, Biodiversity, and Conservation, in: Aitkenhead-Peterson, J., Volder, A. (Eds.), Agronomy Monographs. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America, Madison, WI, USA, pp. 75–86. https://doi.org/10.2134/agronmonogr55.c4

Silva, J.P., Estanque, B., Moreira, F., Palmeirim, J.M., 2014. Population density and use of grasslands by female Little Bustards during lek attendance, nesting and brood-rearing. J. Ornithol. 155, 53–63. https://doi.org/10.1007/s10336-013-0986-8

Skórka, P., Lenda, M., Martyka, R., Tworek, S., 2009. The use of metapopulation and optimal foraging theories to predict movement and foraging decisions of mobile animals in

heterogeneous landscapes. Landsc. Ecol. 24, 599–609. https://doi.org/10.1007/s10980-009-9333-0

Smith, C., Weinman, L., Gibbs, J., Winfree, R., 2019. Specialist foragers in forest bee communities are small, social or emerge early. J. Anim. Ecol. 88, 1158–1167. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13003

Staniland, I.J., Boyd, I.L., Reid, K., 2007. An energy–distance trade-off in a central-place forager, the Antarctic fur seal (Arctocephalus gazella). Mar. Biol. 152, 233–241. https://doi.org/10.1007/s00227-007-0698-9

Stillman, R.A., cutton-Brock, T.H., Sutherland, W.J., 1993. Black holes, mate retention, and the evolution of ungulate leks. Behav. Ecol. 4, 1–6. https://doi.org/10.1093/beheco/4.1.1

Storch, I., 1997. Male territoriality, female range use, and spatial organisation of capercaillie Tetrao urogallus leks. Wildl. Biol. 3, 149–161. https://doi.org/10.2981/wlb.1997.019

Struebig, M.J., Christy, L., Pio, D., Meijaard, E., 2010. Bats of Borneo: diversity, distributions and representation in protected areas. Biodivers. Conserv. 19, 449–469. https://doi.org/10.1007/s10531-008-9482-5

Swihart, R.K., Gehring, T.M., Kolozsvary, M.B., Nupp, T.E., 2003. Responses of 'resistant' vertebrates to habitat loss and fragmentation: the importance of niche breadth and range boundaries: Vertebrate responses to habitat loss and fragmentation. Divers. Distrib. 9, 1–18. https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2003.00158.x

Tang, W., Bennett, D.A., 2010. Agent-based Modeling of Animal Movement: A Review. Geogr. Compass 4, 682–700. https://doi.org/10.1111/j.1749-8198.2010.00337.x

Taylor, L.H., Latham, S.M., woolhouse, M.E.J., 2001. Risk factors for human disease emergence. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 356, 983–989. https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0888

Temmam, S., Vongphayloth, K., Salazar, E.B., Munier, S., Bonomi, M., Régnault, B., Douangboubpha, B., Karami, Y., Chretien, D., Sanamxay, D., Xayaphet, V., Paphaphanh, P., Lacoste, V., Somlor, S., Lakeomany, K., Phommavanh, N., Pérot, P., Donati, F., Bigot, T., Nilges, M., Rey, F., Werf, S. van der, Brey, P., Eloit, M., 2021. Coronaviruses with a SARS-CoV-2-like receptor-binding domain allowing ACE2-mediated entry into human cells isolated from bats of Indochinese peninsula (preprint). In Review. https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-871965/v1

Thomas, B., Holland, J.D., Minot, E.O., 2011. Wildlife tracking technology options and cost considerations. Wildl. Res. 38, 653–663. https://doi.org/10.1071/WR10211

Thomson, J.A., Börger, L., Christianen, M.J.A., Esteban, N., Laloë, J.-O., Hays, G.C., 2017. Implications of location accuracy and data volume for home range estimation and fine-scale movement analysis: comparing Argos and Fastloc-GPS tracking data. Mar. Biol. 164, 204. https://doi.org/10.1007/s00227-017-3225-7

Thurman, L.L., Barner, A.K., Garcia, T.S., Chestnut, T., 2019. Testing the link between species interactions and species co-occurrence in a trophic network. Ecography 42, 1658–1670. https://doi.org/10.1111/ecog.04360

Tikhonov, G., Opedal, Ø.H., Abrego, N., Lehikoinen, A., Jonge, M.M.J. de, Oksanen, J., Ovaskainen, O., 2020. Joint species distribution modelling with the r-package Hmsc. Methods Ecol. Evol. 11, 442–447. https://doi.org/10.1111/2041-210X.13345

Torres, D.A., Freitas, M.B., Matta, S.L.P. da, Novaes, R.D., Gonçalves, R.V., 2019. Is bone loss a physiological cost of reproduction in the Great fruit-eating bat Artibeus lituratus? PLoS ONE 14, e0213781. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213781

Uchii, K., Telschow, A., Minamoto, T., Yamanaka, H., Honjo, M.N., Matsui, K., Kawabata, Z., 2011. Transmission dynamics of an emerging infectious disease in wildlife through host reproductive cycles. ISME J. 5, 244–251. https://doi.org/10.1038/ismej.2010.123

Valls-Fox, H., De Garine-Wichatitsky, M., Fritz, H., Chamaillé-Jammes, S., 2018. Resource depletion versus landscape complementation: habitat selection by a multiple central place forager. Landsc. Ecol. 33, 127–140. https://doi.org/10.1007/s10980-017-0588-6

van den Bosch, M., Baert, J.M., Müller, W., Lens, L., Stienen, E.W.M., 2019. Specialization reduces foraging effort and improves breeding performance in a generalist bird. Behav. Ecol. 30, 792–800. https://doi.org/10.1093/beheco/arz016

Van Houtan, K.S., Pimm, S.L., Bierregaard, R.O., Lovejoy, T.E., Stouffer, P.C., 2006. Local extinctions in flocking birds in Amazonian forest fragments. Evol. Ecol. Res. 8, 129–148.

Vehrencamp, S.L., Bradbury, J.W., Gibson, R.M., 1989. The energetic cost of display in male sage grouse. Anim. Behav. 38, 885–896. https://doi.org/10.1016/S0003-3472(89)80120-4

Ventura, F., Granadeiro, J.P., Padget, O., Catry, P., 2020. Gadfly petrels use knowledge of the windscape, not memorized foraging patches, to optimize foraging trips on ocean-wide scales. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 287, 20191775. https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1775

Viana, M., Mancy, R., Biek, R., Cleaveland, S., Cross, P.C., Lloyd-Smith, J.O., Haydon, D.T., 2014. Assembling evidence for identifying reservoirs of infection. Trends Ecol. Evol. 29, 270–279. https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.03.002

Vlaming, V.L., 1972. Environmental control of teleost reproductive cycles: a brief review. J. Fish Biol. 4, 131–140. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1972.tb05661.x

Voigt, C.C., Kingston, T., 2016. Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World. Springer Open, Cham, CH.

Votier, S.C., Fayet, A.L., Bearhop, S., Bodey, T.W., Clark, B.L., Grecian, J., Guilford, T., Hamer, K.C., Jeglinski, J.W.E., Morgan, G., Wakefield, E., Patrick, S.C., 2017. Effects of age and reproductive status on individual foraging site fidelity in a long-lived marine predator. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 284, 20171068. https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1068

Waghiiwimbom, M.D., Eric-Moise, B.F., Jules, A.P., Aimé, T.K.J., Tamesse, J.L., 2020. Diversity and community structure of bats (Chiroptera) in the Centre Region of Cameroon. Afr. J. Ecol. 58, 211–226. https://doi.org/10.1111/aje.12692

Walsh, M.G., Haseeb, M., 2015. The landscape configuration of zoonotic transmission of Ebola virus disease in West and Central Africa: interaction between population density and vegetation cover. PeerJ 3, e735. https://doi.org/10.7717/peerj.735

Wang, H., Pipes, L., Nielsen, R., 2021. Synonymous mutations and the molecular evolution of SARS-CoV-2 origins. Virus Evol. 6, veaa098. https://doi.org/10.1093/ve/veaa098

Wang, X., Ciais, P., Wang, Y., Zhu, D., 2018. Divergent response of seasonally dry tropical vegetation to climatic variations in dry and wet seasons. Glob. Change Biol. 24, 4709–4717. https://doi.org/10.1111/gcb.14335

Warton, D.I., Blanchet, F.G., O'Hara, R.B., Ovaskainen, O., Taskinen, S., Walker, S.C., Hui, F.K.C., 2015. So Many Variables: Joint Modeling in Community Ecology. Trends Ecol. Evol. 30, 766–779. https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.09.007

Weaver, R.J., Koch, R.E., Hill, G.E., 2017. What maintains signal honesty in animal colour displays used in mate choice? Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 372, 20160343. https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0343

Weber, N., Duengkae, P., Fahr, J., Dechmann, D.K.N., Phengsakul, P., Khumbucha, W., Siriaroonrat, B., Wacharapluesadee, S., Maneeorn, P., Wikelski, M., Newman, S., 2015. High-resolution GPS tracking of Lyle's flying fox between temples and orchards in central Thailand: GPS Tracking of Flying Foxes. J. Wildl. Manag. 79, 957–968. https://doi.org/10.1002/jwmg.904

Weber, N., Kalko, E., Fahr, J., 2009. A First Assessment of Home Range and Foraging Behaviour of the African Long-Tongued Bat Megaloglossus woermanni (Chiroptera: Pteropodidae) in a Heterogeneous Landscape within the Lama Forest Reserve, Benin. Acta Chiropterologica 11, 317–329. https://doi.org/10.3161/150811009X485558

Welbergen, J.A., 2011. Fit females and fat polygynous males: seasonal body mass changes in the grey-headed flying fox. Oecologia 165, 629–637. https://doi.org/10.1007/s00442-010-1856-1

Westcott, D.A., 1997. Lek locations and patterns of female movement and distribution in a Neotropical frugivorous bird. Anim. Behav. 53, 235–247. https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0294

Whelan, C.J., Schmidt, K.A., Steele, B.B., Quinn, W.J., Dilger, S., 1998. Are Bird-Consumed Fruits Complementary Resources? Oikos 83, 195–205. https://doi.org/10.2307/3546561

White, L.A., Forester, J.D., Craft, M.E., 2018. Dynamic, spatial models of parasite transmission in wildlife: Their structure, applications and remaining challenges. J. Anim. Ecol. 87, 559–580. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12761

Wilgers, D.J., Hebets, E.A., 2011. Complex courtship displays facilitate male reproductive success and plasticity in signaling across variable environments. Curr. Zool. 57, 175–186. https://doi.org/10.1093/czoolo/57.2.175

Wilson, A.D.M., Brownscombe, J.W., Sullivan, B., Jain-Schlaepfer, S., Cooke, S.J., 2015. Does Angling Technique Selectively Target Fishes Based on Their Behavioural Type? PLoS ONE 10, e0135848. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135848

Winter, R., Mantilla-Contreras, J., Schmidt, S., 2020. Usage of buildings in the life cycle of two endangered Rhinolophus species in the Mediterranean region: implications for roost protection. Eur. J. Wildl. Res. 66, 38. https://doi.org/10.1007/s10344-020-01374-1

Wittemyer, G., Northrup, J.M., Bastille-Rousseau, G., 2019. Behavioural valuation of landscapes using movement data. Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 374, 20180046. https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0046

Woolhouse, M., Scott, F., Hudson, Z., Howey, R., Chase-Topping, M., 2012. Human viruses: discovery and emergence. Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 367, 2864–2871. https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0354

World Health Organization, 2021. WHO (COVID-19) Homepage [WWW Document]. URL https://covid19.who.int/ (accessed 11.2.21).

Yamakoshi, G., 1998. Dietary responses to fruit scarcity of wild chimpanzees at Bossou, Guinea: Possible implications for ecological importance of tool use. Am. J. Phys. Anthropol. 106, 283–295. https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199807)106:3<283::AID-AJPA2>3.0.CO;2-O

Yamamoto, T., Takahashi, A., Yoda, K., Katsumata, N., Watanabe, S., Sato, K., Trathan, P.N., 2008. The lunar cycle affects at-sea behaviour in a pelagic seabird, the streaked shearwater, Calonectris leucomelas. Anim. Behav. 76, 1647–1652. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.07.019

Ylitalo, A.-K., Heikkinen, J., Kojola, I., 2021. Analysis of central place foraging behaviour of wolves using hidden Markov models. Ethology 127, 145–157. https://doi.org/10.1111/eth.13106

Yokoi, S., Ansai, S., Kinoshita, M., Naruse, K., Kamei, Y., Young, L.J., Okuyama, T., Takeuchi, H., 2016. Mate-guarding behavior enhances male reproductive success via familiarization with mating partners in medaka fish. Front. Zool. 13, 21. https://doi.org/10.1186/s12983-016-0152-2

Young, H.J., Raoult, V., Platell, M.E., Williamson, J.E., Gaston, T.F., 2019. Within-genus differences in catchability of elasmobranchs during trawling. Fish. Res. 211, 141–147. https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.11.015

Zhang, T., Wu, Q., Zhang, Z., 2020. Probable Pangolin Origin of SARS-CoV-2 Associated with the COVID-19 Outbreak. Curr. Biol. 30, 1346-1351.e2. https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.03.022

Zobel, M., van der Maarel, E., Dupré, C., 1998. Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration. Appl. Veg. Sci. 1, 55–66. https://doi.org/10.2307/1479085

Résumé

Écologie spatiale des chauves-souris frugivores (Pteropodidae) dans le contexte d'émergence de maladies virales zoonotiques

Prévenir les risques d'épidémies est devenu un enjeu sanitaire et économique mondial, comme en témoigne l'émergence récente du SARS-COV-2. Cette Thèse vise à améliorer les connaissances sur l'utilisation de l'espace des chauves-souris frugivores (Pteropodidae) dans des environnements modifiés par l'homme. Ce travail mobilise des données de télémétrie satellitaire chez (*i*) la roussette de Lyle (*Pteropus lylei*), espèce réservoir du virus Nipah en Asie, et (*ii*) la chauve-souris à tête de marteau (*Hypsignathus monstrosus*), impliquée dans la circulation du virus Ebola en Afrique. La population étudiée de roussette de Lyle était déjà connue pour se nourrir préférentiellement dans les zones résidentielles d'un environnement fragmenté au Cambodge. La chauve-souris à tête de marteau, dont l'utilisation des habitats était méconnue, a été étudiée dans une région forestière en République du Congo – épicentre d'épidémies humaine d'Ebola en 2001–2005. De plus, des données de captures directes de chauves-souris ont été collectées dans cette dernière région. Il ressort de ces travaux que la chauve-souris à tête de marteau se nourrit préférentiellement dans les terres agricoles qui entourent les petits villages forestiers. Les individus de roussette de Lyle visitent davantage d'aires d'alimentation dans l'habitat préférentiel durant la nuit, tandis que les chauves-souris à tête de marteau y passent plus de temps sans multiplier le nombre d'aires visitées. Ces deux espèces bénéficient ainsi des ressources anthropiques à l'échelle de la population selon deux stratégies de déplacements individuels, qui sont possiblement ajustées selon le degré de fragmentation de l'environnement. Chez la chauve-souris à tête de marteau, les aires d'alimentation dans la forêt sont délaissées par les individus qui restent longtemps dans le site d'accouplement durant la nuit, ce qui suggère un rôle des terres agricoles dans l'établissement et le maintien des sites d'accouplement. Au cours de nuits successives, les deux espèces revisitent davantage une aire d'alimentation lorsqu'elles y ont passé beaucoup de temps lors de leur dernière visite. Par ailleurs, une communauté de sept espèces de chauves-souris frugivores a été identifiée dans la région étudiée en Afrique. La probabilité d'occurrence de quatre espèces était plus importante dans les villages, tandis que les autres espèces n'étaient pas influencées par l'habitat. L'ensemble de ces travaux fournit de nouvelles informations sur l'utilisation de l'espace des chauves-souris frugivores dans le cadre de leurs activités nocturnes d'alimentation et de reproduction. Ces données pourraient être intégrées dans des modélisations épidémiologiques visant à mieux comprendre les interactions entre les chauves-souris frugivores, les humains ou les animaux domestiques, ainsi que les voies de transmission de pathogènes.

Spatial ecology of fruit bats (Pteropodidae) in the context of emerging viral zoonotic diseases

Preventing the risk of epidemics has become a global health and economic issue, as demonstrated by the recent emergence of SARS-COV-2. This PhD aims to enhance knowledge about the space use of fruit bats (Pteropodidae) in human-modified environments. This work used satellite telemetry data from (*i*) the Lyle's fruit bat (*Pteropus lylei*), a reservoir species of the Nipah virus in Asia, and (*ii*) the hammer-headed bat (*Hypsignathus monstrosus*), involved in the circulation of the Ebola virus in Africa. The studied population of Lyle's fruit bat was already known to primarily forage in residential areas in a fragmented environment in Cambodia. The hammer-headed bat, for which patterns of habitat use was poorly understood, has been studied in a forest region in the Republic of Congo – an epicenter of a human Ebola epidemics in 2001–2005. In addition, data on direct catches of bats were collected in the latter region. This work highlights that the hammer-headed bat primarily forage in the agricultural lands that surround the small forestry villages. Individuals of Lyle's fruit bat visited more foraging areas in their preferred habitat during the night, while hammer-headed bats spent more time therein without increasing the number of areas visited. These two species benefited from human resources at the population level according to two individual movement strategies, which were likely adjusted according to the degree of environmental fragmentation. Individuals of hammerhead bat that spent more time in the mating site during the night avoided foraging areas in the forest, suggesting a role of agricultural lands in the establishment and the maintenance of the mating site. Over successive nights, both species had a higher probability to revisit a foraging area when they spent a lot of time therein during their last visit. In addition, a community of seven fruit bat species was identified in the studied region in Africa. The probability of occurrence of four species was higher in villages, while the other species were not influenced by the habitat. Overall, this work provides new insights into the space use of fruit bats during their nocturnal foraging and breeding activities. These data could be integrated into epidemiological modeling that aimed at improving knowledge on the interactions between fruit bats, humans or domestic animals, as well as pathogen transmission routes.