

Etude d'une colonie de mise bas de *Myotis bechsteinii* Kuhl, 1817 – Sélection des gîtes et des habitats de chasse, régime alimentaire et implications dans la gestion de l'habitat forestier

Michel Barataud¹, Fany Grandemange², Arnaud Duranel³ & Alain Lugon⁴

¹ Vallégeas, F-87400 Sauviat/Vige, France. E-mail : barataudmichel@aol.com

² 22, rue Marius Bourrelly, F-83470 Pourcieux, France. E-mail : fany.cigale@laposte.net

³ 25, Wych Hill Park Woking GU22 0HE Surrey, United Kingdom. E-mail : arnaud_duranel@yahoo.fr

⁴ Champs-Travers 2, CP 87, CH-2054 Chézard, Suisse. E-mail : alain.lugon@bluewin.ch

Abstract. In Europe, the Bechstein's bat *Myotis bechsteinii* is a rare species of large old-growth deciduous woodlands. The only colony recorded in Limousin – in the north-west of the Massif Central, France – is however located in a mixed landscape where woodlands are young and very fragmented. In spite of this a priori unsuitable environment, close monitoring of the colony has shown an increase of its size by 110% from 2000 to 2005. In an attempt to explain this apparent contradiction, habitat and prey selection were studied between May and August 2004. Ten bats were radio-tracked, and faeces analysed to investigate the diet of the colony. The results confirm the association of the Bechstein's bat with woodlands, and show a positive selection of gaps created by the 1999 storm. These gaps have well-developed shrub and herbaceous layers with high insect abundance and diversity. The abundance of dead wood benefits saproxylic insects, which are abundant in the bats diet. These characteristics are similar to those of natural, old-growth woodlands – except for long-term stability since conditions are only temporarily favourable in this case. Habitat requirements of the Bechstein's bat are discussed in light of population trends and the evolution of woodlands in Europe.

INTRODUCTION

La forêt est un milieu vital pour une majorité des chiroptères européens, tant pour le gîte que pour l'alimentation (MESCHEDE & HELLER, 2000). Près de 70 % des espèces effectuent une bonne part de leur cycle biologique en forêt, et près de 40 % en dépendent intégralement. Parmi ces dernières, le vespertilion de Bechstein est considéré comme typiquement inféodé aux peuplements caducifoliés; l'habitat optimal est souvent décrit comme étant la chênaie mixte, mature à âgée, formant de grands massifs non fragmentés (FÜHRMANN *et al.*, 2002; KERTH *et al.*, 2001, 2002; LÜTTMAN *et al.*, 2003; SCHOFIELD & MORRIS, 2000; WOLZ, 1992, 1993a, b).

En France *M. bechsteinii* est présent en faible abondance dans l'ensemble des régions, avec une rareté plus marquée en zone méditerranéenne (HUET, 2001); une enquête effectuée par le Groupe Chiroptères de la Société Française d'Etude et de Protection des Mammifères (non publié) en début d'année 2005, n'a permis de recenser que 11 colonies de mise bas connues sur le territoire national, ce qui montre bien l'effort de prospection restant à produire pour la découverte de gîtes d'espèces arboricoles.

L'une de ces colonies fait l'objet depuis le printemps

2000 d'un suivi démographique, montrant de forts taux de croissance et de naissances sur 6 ans. Or cette colonie, située en région Limousin (nord-ouest du Massif Central de la France), est implantée dans un paysage où la forêt, bien que recouvrant 46,5 % de la surface, cumule 4 facteurs pouvant être jugés a priori comme défavorables :

- La fragmentation : les boisements sont interpénétrés par de nombreuses prairies, supprimant l'effet de grand massif homogène.
- Le substrat cristallin acide : il génère un sol généralement pauvre et peu profond sur les parties sommitales, limitant la diversité des végétaux et invertébrés décomposeurs de même que la structuration verticale des peuplements, entraînant donc une pauvreté du sous-bois.
- La jeunesse : 64,7 % des boisements ont moins de 30 ans, et seulement 3,2 % ont plus de 80 ans.
- Le taux d'enrésinement : 37,2 % des boisements correspondent à des plantations (principalement de douglas *Pseudotsuga menziesii*) traitées en futaie régulière monospécifique et dense, à diversité biologique très pauvre.

Face à ces données contradictoires, une étude a été menée de 1999 à 2004, pour tenter de répondre aux questions suivantes :

1. L'évolution de la disponibilité et de la qualité des gîtes sur le site peut-elle expliquer l'augmentation des effectifs ?
2. Les individus de la colonie utilisent-ils pour la chasse uniquement les milieux forestiers, ou exploitent-ils également des milieux ouverts, et si oui lesquels et dans quelles proportions ?
3. Quels sont les types de peuplements forestiers sélectionnés ?
4. Y a-t-il une sélection de microstructures au sein de l'habitat forestier ?
5. Les proies capturées sont-elles en relation avec un type de végétation ayant subi une variation d'abondance récente ?
6. La distance entre gîte et terrains de chasse ainsi que la taille des territoires exploités sont-elles comparables à celles citées dans les milieux qualifiés d'optimaux ?
7. Peut-on trouver une explication à la tendance démographique positive de la colonie, dans les résultats d'utilisation de l'espace par les animaux en chasse ?
8. Peut-on dégager de cet exemple de milieu supposé sub-optimal, mais permettant à une colonie de croître, des préconisations pratiques de gestion forestière, applicables de manière réaliste dans une région vouée à une sylviculture de plus en plus intensive ?

MÉTHODE ET MATÉRIEL

Situation de la colonie

La colonie se situe sur la commune de Sauviat [coordonnées UTM WGS84 : (31) 389481 E ; 5082542N] dans le département de la Haute-Vienne. L'altitude varie de 450 à 550 m ASL, le paysage est de type collinaire avec de nombreux petits vallons irrigués de ruisseaux de moins de 0,50 m de largeur ; le climat est de type océanique, avec une moyenne des températures en juillet de 16 à 17°C, et 1100 mm de précipitations annuelles. Les trois gîtes utilisés pour la mise bas et l'élevage des jeunes se situent dans une zone restreinte (env. 1000 m²), constituée d'un jardin avec quelques vieux arbres en périphérie d'un village d'une quinzaine d'habitations, le tout entouré d'un ensemble de pâtures avec haies feuillues et d'une colline boisée.

Suivi de la colonie (gîtes, démographie)

La colonie occupe cette zone de mise bas au moins depuis 1998, les gîtes occupés à cette époque étant des cavités d'arbres ; à partir de 1999 plusieurs gîtes artificiels (béton de bois, parties de tronc d'arbre creux) ont été disposés sur le site.

En 2001 des capteurs thermiques (StowAway Tidbit de Procensor) ont été disposés dans les deux gîtes principaux pour étudier les éventuelles différences de température en relation avec la phénologie de leur occupation. Le capteur interne était disposé de manière à ne pas être en contact avec les animaux, et le capteur externe était fixé contre le tronc près de l'entrée de la cavité, exposition nord (ombre permanente).

Les gîtes utilisés permettent un contrôle visuel de la présence et du comportement des animaux ; la phénologie de la mise bas a pu ainsi être étudiée. Des comptages quasi quotidiens du nombre d'individus en sortie crépusculaire et des juvéniles non volants ont été réalisés depuis l'été 1999.

Etude cartographique des habitats de la zone d'étude

En préalable à l'étude de télémétrie, une zone d'étude a été sélectionnée en 2004, selon un cercle de 2 km de rayon autour du gîte de mise bas (distance d'éloignement maximale entre gîte et terrains de chasse citée le plus fréquemment dans la bibliographie). Par la suite cette aire a été complétée à l'est par une zone fréquentée par quelques individus chassant à plus de 2 km du gîte. Nous avons visité 1421 ha, en attribuant à chaque parcelle homogène un code d'habitat et un indice de lisière, selon une typologie descriptive prenant en compte les exigences connues de l'espèce (Tabl. 1) ; 1396 polygones ont été zonés sur orthophotoplans (source : IGN), puis décrits et saisis sur S.I.G. (logiciel Arcview 8.3, ESRITM).

Suivi des individus par télémétrie

De mai à juillet 2004, dix individus différents (Tabl. 2) ont été équipés d'émetteurs de 0,55 et 0,65 g (BD-2B Holohil Systems Ltd, Canada), ainsi que de bagues plastiques colorées permettant une reconnaissance individuelle pendant la durée de l'étude et d'éviter d'équiper deux fois le même individu. Trois périodes ont été sélectionnées, correspondant aux périodes de gestation (suivi de trois femelles du 13 au 28 mai), d'allaitement (suivi de trois femelles du 5 au 13 juillet), et de post-sevrage (suivi de trois femelles et d'un mâle juvénile du 5 au 14 août).

Les suivis étaient réalisés le plus souvent à trois observateurs (parfois deux) munis de deux récepteurs VR500 et antennes HB9CV (YaesuTM) et d'un récepteur Australis 26k (TitleyTM) avec antenne Yagi AY/C trois éléments. Les positions des observateurs étaient relevées avec trois GPS (MagellanTM 320 et GarminTM 12), et les azimuts pris avec des boussoles à visée RectaTM. Selon les circonstances, la fréquence des relevés était environ d'une toutes les cinq minutes et les animaux étaient suivis durant 1 à 5 nuits complètes [sauf dans les cas de perte momentanée du signal lors des déplacements de l'animal, de panne (deux cas) ou chute (un cas) de l'émetteur].

Tableaux 1 et 1' : Typologie descriptive des habitats de la zone d'étude (types et sous-types de milieux, et variables liées à la végétation et au sol).

TYPE	SOUS-TYPE		
	Sous-type	Classe d'âge	Essence ou classe à + de 50 %
A Terrain forestier	1 Peuplement arbustif	a moins de 5 ans	1 résineux 2 feuillus
		b 5 à 15 ans	1 résineux 2 feuillus
	2 Taillis pur ou jeune futaie	a 15 à 30 ans	1 résineux
		b taillis f. > 30 ans	2 feuillus
	3 Taillis sous futaie	a taillis jeune & dense	1 futaie résineuse 2 futaie feuillue
		b taillis 15 à 40 ans (feuillus)	1 futaie feuillue lâche 2 futaie f. assez dense
	4 Futaie pure ou avec taillis ancien (> 40 ans)	a futaie 30 à 80 ans	1 résineux 2 feuillus
		b futaie > 80 ans	1 résineux 2 feuillus
	5 Futaie irrégulière	a semenciers < 100 ans	1 résineux 2 feuillus
		b semenciers > 100 ans	1 résineux 2 feuillus
	B Village	1 Sans vieux arbres	
		2 Avec vieux arbres	
C Terrain agricole	1 Culture		
	2 Autre (tourbière, friche...)		
	3 Prairie fauchée		
	4 Prairie pâturée		
	5 Verger haute tige		
D Ruisseau	1 sur milieu ouvert		
	2 sous-bois résineux		
	3 sous-bois feuillus		
E Etang	1 pourtour surtout ouvert		
	2 pourtour surtout résineux		
	3 pourtour surtout feuillus		

Autres variables		
Tous milieux	Etage herbacé et/ou buissonnant	Présent sur moins de 10 % de la surface
		Présent sur 10 à 50 % de la surface
		Présent sur plus de 50 % de la surface
	Etage arbustif	Présent sur moins de 10 % de la surface
		Présent sur 10 à 50 % de la surface
		Présent sur plus de 50 % de la surface
	Indice de lisière	Lisière verticale absente ou d'influence négligeable
		Lisière verticale présente. Influence faible
		Lisière verticale présente. Influence moyenne
		Lisière verticale présente. Influence forte
	~	sol hygromorphe (aulne, saule, jonc)

Traitements des données de télémétrie

La position des points était calculée par le logiciel Locate II (version 1.82; VILIS NAMS, Canada). Seuls étaient retenus les pointages cohérents par rapport aux indices qualitatifs des azimuts relevés par les observateurs sur le terrain (plusieurs tests ont été effectués avant l'équipement des animaux, pour juger des biais éventuels dus à la configuration du terrain et au type de matériel utilisé); ce tri a conduit à ne retenir que 58,3% des pointages réalisés (Tabl. 2). Il est à souligner que le tri ne s'est en aucune manière basé sur les habitats dans lesquels les contacts étaient obtenus.

Ces positions estimées étaient alors traitées grâce aux extensions «Spatial Analyst» et «Animal Movement» de la version 3.3 d'ArcView (ESRI™); différentes valeurs étaient calculées :

- PCM (Polygone Convexe Minimal) d'activité individuel: l'aire minimale contenant tous les points de présence d'un individu, gîtes compris.
- PCM de chasse individuel: l'aire minimale contenant tous les points liés à l'activité de chasse d'un individu, gîtes exclus.
- PCM global d'activité: l'aire minimale contenant tous les points de présence des 10 individus suivis, gîtes compris.
- Aires Kernel 95 individuelles (WORTON, 1989; BONTADINA & NAEF-DAENZER, 2002): zones de chasse principales, retenant 95% de la densité d'utilisation formée par l'ensemble des points de contacts d'un individu en chasse. Cette densité a été estimée grâce à une fonction Kernel fixe. Un même facteur de lissage (35) a été appliqué au calcul des aires Kernel des 10 individus, ce facteur correspondant à la valeur obtenue par la méthode des moindres carrés (*least square cross validation*) appliquée aux dispositions de points de contacts les

plus compactes. Ce principe a été retenu à cause de la particularité des terrains de chasse de plusieurs individus, fréquentant 2 à 3 secteurs de chasse isolés de 1 km ou plus (le facteur de lissage indiqué par défaut pouvant être dans ces cas de 200, surestimant fortement les zones de chasse principales).

La sélection des habitats a été étudiée par analyse compositionnelle (AEBISHER *et al.*, 1993), en comparant les habitats disponibles (définis comme ceux qui sont situés à l'intérieur du PCM global d'activité) aux habitats utilisés (définis soit comme ceux qui sont présents dans les zones Kernel 95, soit comme ceux dans lesquels les points de contacts étaient situés).

Lorsqu'un contact rapproché (homing-in) était établi avec un individu suivi, et que sa présence à moins de 10 m était certaine par rotation de l'observateur autour du point de réception maximal, l'endroit précis était mémorisé et revisité en journée pour établir un relevé de 22 variables descriptives de la structure forestière (Tabl. 3). Pour chaque point de contact réel faisant l'objet d'une description, les mêmes variables étaient relevées sur un point de référence situé à 50 m du point réel (vers un azimut tiré au sort), afin de permettre une comparaison entre valeurs exploitées et valeurs disponibles; cette distance de 50 m fut jugée comme un compromis entre deux exigences contradictoires: être suffisamment éloigné de la zone décrite autour du point de contact, et rester dans la zone de probabilité de présence de l'animal au moment du contact (sachant la faible amplitude des déplacements de cette espèce sur ses zones de chasse). Les caractéristiques des points de homing-in et des points de référence ont été comparées et les différences testées (test t de Student). Les différences de distances gîte-zones de chasse et celles des surfaces de terrains de chasse, entre individus chassant en forêt fragmentée et ceux qui chassent en forêt compacte, ont été testées grâce au test U de Mann-Witney.

Tableau 2: Informations sur les 10 individus différents suivis.

code ind.	sexe	statut	Masse (g)	émetteur	période suivi	n. nuits	n. pointages réalisés	n. pointages retenus
M63	mâle	juvénile	7,5	0,55 g	début août	2	48	34
F63	femelle	allaitante	9,5	0,55 g	début juillet	3	137	63
F64	femelle	allaitante	12,5	0,55 g	mi-juillet	3	118	77
F65	femelle	post-allaitante	9,5	0,55 g	mi-août	2	114	84
F67	femelle	gestante	8,5	0,65 g	mi-mai	2	82	54
F67-2	femelle	gestante	10,5	0,65 g	fin mai	4	292	101
F68	femelle	gestante	12	0,65 g	fin mai	5	214	125
F68-2	femelle	post-allaitante	9,5	0,65 g	début août	1	101	78
F69	femelle	allaitante	13	0,65 g	début juillet	3	141	91
F69-2	femelle	post-allaitante	10	0,65 g	mi-août	2	58	55

Tableau 3: Liste des variables descriptives de l'habitat forestier, notées sur les points de contacts précis (homing-in).

Strate arborée supérieure	dominante
	secondaire
	Age
	Nappe
Strate arborée intermédiaire	Couverture
	dominante
	secondaire
	Age
Strate arbustive	Nappe
	Couverture
	dominante
Strate herbacée	secondaire
	Couverture
	Hauteur
Hygromorphie	
Distance grand arbre	
Distance trouée	
Distance clairière	
Distance lisière	
Pâturage	

Tableau 3': Légende explicative des variables.

TYPE	NOTE	DEFINITION
strate arborée supérieure		arbre de hauteur > 20 m
strate arborée intermédiaire		arbre de hauteur < 20 m
nappe arborée	disruptive	couverture de canopée présentant des trouées, des interruptions
	continue	couverture de canopée uniformément dense
strate arbustive		ligneux hauteur < 4 m
strate herbacée		végétation hauteur < 1,5 m
hauteur végétation herbacée	rase	< à 10 cm
	moyenne	10 à 30 cm
	haute	> à 30 cm
couverture strate végétale	O	absente
	1	< 25 %
	2	25 à 50 %
	3	50 à 75 %
trouée	4	75 à 100 %
		espace ouvert dans la canopée, dû à un châblis, d'une surface < à 500 m ² , avec couverture arbustive et herbacée forte
clairière		espace ouvert dans la canopée, résultant de la tempête de 1999 ou d'une coupe, d'une surface > à 500 m ² , avec couverture arbustive et herbacée forte, et éventuellement quelques arbres isolés couvrant moins de 50 % de la surface
milieu forestier: distance du point à une trouée	O	point dans la trouée, ou sur la lisière
	1	point distant de moins de 20 m de la lisière de la trouée
	2	point distant de plus 20 m
milieu forestier: distance du point à une clairière	O	moins de 10 m de la lisière de la clairière
	1	point distant de 10 à 20 m
	2	point distant de plus 20 m
distance du point à la lisière	O	moins de 10 m de la lisière
	1	point distant de 10 à 20 m
	2	point distant de plus 20 m
distance du point à un grand arbre	O	moins de 10 m grand arbre
	1	point distant de 10 à 20 m
	2	point distant de plus 20 m
sol hygromorphe	O	au point précis
	1	à moins de 20 m
	2	à plus de 20 m
pâturage	nul	non pâturé
	O	ovin
	B	bovin
	E	équin

Etude du régime alimentaire

Les nichoirs occupés par la colonie étant équipés de réceptacles en verre escamotables dans leur partie inférieure, la récolte du guano était possible à tout moment; les bocalux étaient vidés régulièrement, et le nombre d'individus présents permettait de récolter sur une journée le nombre de crottes nécessaire à l'analyse. Les dates de récoltes (année 2004) furent les suivantes: 1^{er} mai, 20 mai, 10 juin, 29 juin, 15 juillet, 30 juillet, 16 août, 27 août.

Quinze crottes ont été tirées aléatoirement parmi chaque échantillon. CRETENAND & VIANIN (1992) ont montré qu'au-delà de 15 crottes par échantillon, la diversité du régime alimentaire n'augmentait plus de manière significative chez *Rh. ferrumequinum*. Toutefois, nous avons décidé de tester sur l'échantillon présentant la plus grande diversité spécifique si cette affirmation était transposable à *M. bechsteinii*. A cet effet, nous avons analysé 10 crottes supplémentaires et avons tiré aléatoirement les données des 25 crottes disponibles en répliquant 100 fois l'expérience. Nous avons ainsi pu produire une courbe traduisant l'évolution de la diversité en fonction du nombre de crottes analysées.

Les crottes ont été trempées au préalable dans de l'alcool à 70% avant d'être disséquées à l'aide de brucelles entomologiques sous une loupe binoculaire 10-40x. Les déterminations ont été faites jusqu'au niveau systématique le plus élevé possible, mais au moins jusqu'à l'ordre. Les clés de MCANEY *et al.* (1991) et SHIEL *et al.* (1997) ont été consultées.

Le volume relatif moyen de chaque catégorie de proies

a été estimé à 5% près pour chaque échantillon de 15 crottes.

Les analyses de répliquations montrent que la détermination de 15 crottes permet de déceler 93% des taxons. La détermination de 5 crottes supplémentaires (20 au lieu de 15) permet un gain de 4% d'espèces seulement.

Contrairement au calcul des occurrences, l'analyse des volumes relatifs donne une bonne appréciation de la biomasse de chaque catégorie de proies (KUNZ, 1988).

RESULTATS

Suivi de la colonie

• Gîtes

Historique et descriptif: Le Tableau 4 montre l'usage des sept gîtes utilisés par la colonie; trois autres gîtes (un bouleau *Betula pendula* et deux nichoirs-troncs en prunier *Prunus domestica*) sont occupés très occasionnellement par un à cinq individus. Seuls les trois pruniers sont connus depuis 1999; les cavités utilisées sont des loges de pic épeiche *Dendrocopos major* creusées entre 1995 et 1998. Les nichoirs-troncs sont occupés depuis 2002 (les dates de pose sont de février 2001 pour Nt3 et de juin 2002 pour Nt8: ce dernier a été occupé deux mois après sa pose); le chêne *Quercus robur* (Cc1) et le merisier *Prunus avium* (Mc1) (éloignés du gîte de mise bas respectivement de 140 et 1150 m) sont connus seulement depuis 2004, grâce au suivi des individus équipés d'émetteurs. La totalité des gîtes principaux, utilisés

Tableau 4: Informations sur les gîtes occupés par la colonie et leurs types d'utilisations.

code gîte	type	hauteur trou (m)	ensoleillement	années d'occupation	occupation moy. annuelle en jours	durée moy. d'occupation continue (min.; max.)	statut
Pc1	vieux prunier	3,5	faible, mi-journée	1999 à 2004	23,2 ± 20,3	14,5 (1; 44)	mise bas
Pc2	vieux prunier	2	fort, continu	1999, 2000, 2001, 2002, 2004	8,2 ± 10,2	5,8 (1; 15)	gestation, post-allaitement
Pc3	prunier mort	8	fort, continu	1999, 2000, 2001, 2002, 2004	8,6 ± 8,7	7,1 (2; 21)	début gestation
Mc1	merisier	0,5	fort, pm	2004	66	13,2 (1; 41)	gestation, post-allaitement
Cc1	chêne	2	faible, fin journée	2004	11	11	gestation
Nt3	nichoir-tronc	4,5	moyen, pm	2002, 2003, 2004	23,3 ± 14,6	7 (1; 40)	mise bas
Nt8	nichoir-tronc	3,5	fort, pm	2002, 2003, 2004	38,6 ± 22	8,9 (1; 33)	gestation, mise bas

d'avril à octobre, semble désormais connue : avant 2004 la colonie cumulait de 0 à 29 (moy. 18,25) jours d'absence du site de mise bas entre mai et septembre, alors qu'en 2004 le contact était continu du 26 avril au 16 octobre, le merisier Mc1 découvert en 2004 expliquant la grande majorité des absences antérieures.

Parmi les 14 gîtes artificiels disposés sur le site de mise bas, on constate une absence totale d'occupation des boîtes en béton de polystyrène (modèle Boulay, grand et petit format), des boîtes plates en planches (espace en fissure), et des nichoirs-troncs soit de petit volume (diamètre intérieur < 10 cm) soit disposés à l'ombre en permanence. Les deux gîtes utilisés pour la mise bas sont 2 nichoirs-troncs en chêne (parties de troncs creux avec écorce et trous naturels forés par des pics); les éléments semblant particulièrement importants pour le gîte de mise bas sont : le matériau (bois), l'épaisseur de la paroi (> 5 cm), le volume (diamètre > 10 cm, hauteur > 50 cm), l'exposition (lisière sud-ouest à ouest, avec ensoleillement du milieu de journée au soir), la position du trou d'entrée (situé à mi-hauteur, générant ainsi un gradient de température verticalement), la taille du trou d'entrée (soit une fente de plusieurs dizaines de centimètres de long, soit un trou de diamètre supérieur à 45 mm (moy. $52,5 \pm 5,24$ mm, n=6).

Phénologie d'occupation : Les relevés précis ont débuté au printemps 2000 et portent donc au maximum sur 6 années.

La date la plus précoce d'arrivée sur le site est le 26 avril (le lieu d'hivernage est inconnu). Généralement le premier gîte occupé est le Pc3 : le fait qu'il soit mort et de faible épaisseur (inertie thermique faible) et exposé au soleil en continu, entraîne un réchauffement rapide et joue certainement un rôle dans la thermorégulation des femelles gestantes en début de saison. Ensuite, jusqu'en fin de gestation, les femelles alternent entre deux arbres (Mc1 et Pc2) et le nichoir-tronc Nt8. Le temps moyen de séjour dans un même gîte durant la période de gestation est de $8,6 \pm 6,4$ jours (min. 1, max. 23).

La date de première mise bas oscille entre le 13 juin et le 3 juillet (date moy. = 25 juin); les naissances s'étalent en moyenne sur $7,6 \pm 3,9$ jours (min. 2, max. 13). En 2000 et 2001 le Pc1 accueillait les naissances, mais la pose des nichoirs Nt3 (2001) et Nt8 (2003) à des meilleures situations d'ensoleillement a sans doute fait délaisser ce gîte. La mise bas a eu lieu dans le Nt3 en 2002, puis en 2003 et 2004 l'augmentation de la taille de la colonie a rendu le Nt8 plus attractif, sans doute parce que plus volumineux. Le temps moyen de séjour dans un même gîte durant cette période (de la première mise bas à l'envol des juvéniles) est de $32,2 \pm 9,1$ jours (min. 24, max. 44).

La période de post-sevrage voit les animaux plus mobiles; généralement le gîte de mise bas est abandonné (au moins

pour quelques jours) dans les jours qui suivent l'envol des jeunes derniers-nés. Le temps moyen de séjour dans un même gîte durant cette période est de $10,2 \pm 9,2$ jours (min. 2, max. 42). La date la plus tardive d'observations d'individus sur le site est le 16 octobre.

A cette stabilité spatiale s'ajoute une stabilité sociale : le groupe de femelles gestantes ou allaitantes ou de femelles plus jeunes montre une bonne cohésion puisque dans 72% des cas le comptage effectué en sortie de gîte donnait le même nombre que le comptage précédent; les variations d'effectifs sont surtout concentrées en début et fin de saison (jusqu'au 15 mai et après le 15 septembre).

Températures : Le Tableau 5 détaille les relevés effectués en 2001 au sein du Pc1, qui servait de gîte de mise bas cette année-là. Les deux premières colonnes correspondent à deux périodes différentes d'occupation par la colonie, et la troisième colonne à une période d'absence. La température interne est globalement peu élevée, même s'il est probable qu'elle soit plus forte au cœur de l'essaim. L'examen des écarts entre moyennes intérieures et extérieures montre bien l'influence thermique positive de la biomasse de la colonie : quelles que soient les circonstances, le gîte reste plus chaud que l'extérieur, mais durant la période d'absence l'écart moyen n'est que de $0,5^\circ\text{C}$ (0 ind.), alors qu'il est de $1,1^\circ\text{C}$ durant la période de mise bas (22 ad.+ 12 juv. de petite taille) puis de 2°C après le sevrage (34 ind de taille ad.). Bien que ce gîte soit peu ensoleillé, ses parois épaisses assurent une certaine isolation, conservant la chaleur de l'essaim notamment pendant les heures nocturnes les plus fraîches qui correspondent, de plus, à l'absence des adultes; ce facteur est sûrement essentiel pour le soutien du métabolisme et le bon développement des juvéniles pendant leurs premières semaines. Les gîtes Nt3 et Nt8 ayant été sélectionnés ensuite par la colonie sont mieux exposés et moins volumineux, induisant certainement une température plus élevée.

Comportement : Le rythme des émergences crépusculaires hors du gîte diurne est variable d'une période à l'autre; les moyennes établies à partir d'un minimum de 10 comptages par mois étalés sur 4 ans donnent les résultats suivants :

- en mai : 1 ind. toutes les $1,1 \pm 0,2$ min
- en juin et juillet : 1 ind. toutes les $0,7 \pm 0,3$ min
- en août : 1 ind. toutes les $0,6 \pm 0,3$ min
- en septembre : 1 ind. toutes les $1,6 \pm 0,6$ min
- en octobre : 1 ind. toutes les $3,5 \pm 1,2$ min.

Le développement des juvéniles est assez rapide : les yeux s'ouvrent aux environs du 7^e jour et l'âge du premier envol est noté entre 25 et 28 jours.

La colonie forme toujours un essaim compact au sein du gîte, mais selon l'heure de la journée (en liaison

Tableau 5 : Relevés de températures (°C) intérieures et extérieures, avec et sans la colonie, sur gîte de mise bas en 2001.

Arbre Pc1 ; Mise bas et lactation, 06/07 au 20/07/01					Arbre Pc1 ; Sevrage, 20/07 au 17/08/01					Arbre Pc1 ; non occupé, 25/09 au 03/10/01				
Heure (TU)	Intérieur		Extérieur		Heure (TU)	Intérieur		Extérieur		Heure (TU)	Intérieur		Extérieur	
	Moyenne	Ecartype	Moyenne	Ecartype		Moyenne	Ecartype	Moyenne	Ecartype		Moyenne	Ecartype	Moyenne	Ecartype
0	16,2	1,4	13,3	2,1	0	20,7	3,5	16,4	3,6	0	15,8	3,5	12,4	3,9
2	15,8	1,5	13,3	2,2	2	19,7	3,5	15,5	3,8	2	14,7	3,6	12,2	4,4
4	15	1,7	12,5	2,1	4	18,9	3,5	14,7	3,7	4	13,9	3,7	11,6	4,5
6	14,9	1,7	12,2	2,2	6	18,2	3,5	13,9	3,4	6	13,2	3,8	11,6	4,4
8	14,7	1,7	12,8	1,9	8	18,3	3,5	14,4	3,1	8	12,8	3,9	11,5	4,3
10	15	1,7	14,6	1,7	10	19,1	3,5	19	3,3	10	12,5	3,9	14,4	3,4
12	15,5	1,9	16,1	2,2	12	20,4	3,7	21,5	3,9	12	13,8	3,4	17,4	3,2
14	16,4	2,1	17,3	2,2	14	21,6	3,7	23,3	4,1	14	15,3	3,1	18,7	4
16	16,9	2	17,4	2,1	16	23	3,8	23,9	4,6	16	17	3,4	18,9	4,3
18	17,3	2	17,8	2,5	18	23,7	4	23,4	4,1	18	18,1	3,3	18,2	3,7
20	17,5	2	17	2,2	20	23,7	3,9	21,9	3,4	20	18,2	3,6	15,1	3,7
22	17,4	1,8	14,6	1,9	22	22,7	3,6	17,9	2,9	22	17	3,5	13,5	3,9
	16	1	14,9	2		20,8	2	18,8	3,7		15,1	1,9	14,6	2,8

avec l'ensoleillement du gîte) le groupe se déplace verticalement: durant la matinée il occupe toujours le haut du volume, alors que l'après-midi, lorsque la température extérieure est supérieure, il descend en dessous du trou d'accès; lors de périodes fraîches les individus se mettent en hypothermie dans la partie basse de la cavité. En temps normal, il est rare que les animaux soient tous actifs en même temps et il est remarquable de noter la constance de la torpeur de certains individus de l'essaim, secoués sans ménagement par leurs congénères actifs. Assez régulièrement l'ensemble du groupe est secoué d'un spasme synchrone, sans causes externes apparentes.

Deux exemples de cohabitation interspécifique au sein du gîte diurne ont été notés :

- avec *Myotis daubentonii* (1 individu mêlé à l'essaim de *M. bechsteinii* dans le gîte Nt8 en période de post-lactation,
- avec le pic épeiche (*Dendrocopos major*): à deux reprises dans deux gîtes différents (Pc1 et Pc2), un pic vient occuper la loge où gîte l'essaim de vespertillons (période de post-lactation également), arrivant le soir juste avant la sortie des chiroptères; dans le cas du Pc2, le tronc étant creux sur toute sa longueur on peut supposer que l'oiseau trouve refuge loin de l'essaim, mais pour le Pc1 il se trouvait forcément juste en dessous des chauves-souris quelques minutes seulement le soir, mais un temps plus long le matin suivant, devant supporter les bruits et les déjections de ces dernières.

• Démographie

Le Tableau 6 détaille les effectifs d'adultes et sub-adultes avant naissances, et de jeunes à la naissance et à l'envol, entre 2000 et 2005 (certaines données manquent pour 2005, le suivi n'ayant pu être complet sur toute la saison). Au moins en 2004 où tous les individus de la colonie ont été capturés et individualisés par marquage (bagues colorées), le groupe d'adultes et sub-adultes était, avant les naissances, exclusivement composé de femelles.

En 2000 et 2001, le nombre reste de 22 adultes et sub-adultes avant les naissances; puis à partir de 2002 il augmente régulièrement, le taux d'accroissement entre 2002 et 2005 étant de 110 %. Le taux de naissances moyen est de 75,8 %. Le taux de survie des juvéniles entre la naissance et l'envol est de 95,2 % entre 2000 et 2004. La cause de mortalité des juvéniles est toujours la chute d'un nouveau-né (âge < 1 semaine) au fond de la cavité, ce dernier n'étant pas récupéré par les femelles même s'il se trouve à une dizaine de cm en dessous d'elle; il meurt alors en quelques heures d'hypothermie et d'épuisement. Les conditions météorologiques générales ont été notées chaque année durant la période de présence des animaux. Il semble y avoir une corrélation positive entre un temps chaud et relativement sec en mai et juin, et le taux des naissances (à travers le taux de femelles subissant un avortement): les années 2000, 2004 et 2005 (taux > 80 %) ont montré ces conditions favorables (temps frais et/ou pluvieux < 1 semaine), alors que de 2001 à 2003 (taux < 70 %) le temps a été frais et/ou pluvieux durant 4 à 6 semaines sur les 8. En 2004, où les 35 femelles et 32 juvéniles ont fait l'objet d'un marquage coloré, la proportion de femelles chez les juvéniles était de 59,3 %.

Tableau 6 : Données quantitatives sur la colonie entre 2000 et 2005.

Années	n. femelles avant naissances	n. femelles après naissances	date 1 ^{ère} naissance	date dernière naissance	n. juvéniles naissances	n. juvéniles avant envol	accroissement annuel	taux de naissances	taux survie juvéniles avant envol
2000	22	22	27-juin	29-juin	19	19		86,30 %	100 %
2001	22	14	03-juil	11-juil	14	12	0 %	63,60 %	85,70 %
2002	25	24	30-juin	11-juil	16	15	15 %	64 %	93,70 %
2003	29	25	13-juin	20-juin	20	20	16 %	69 %	100 %
2004	35	35	24-juin	01-juil	32	31	20 %	91,40 %	96,80 %
2005	47					38	33 %	80,85 %	

L'augmentation des effectifs de femelles avant les naissances (Fig. 1) est très significative ($p < 0,05$).

Plusieurs hypothèses, seules ou cumulées, peuvent expliquer cette augmentation :

- Cette colonie a pour origine un petit noyau issu du fractionnement d'une colonie voisine; implanté récemment sur le site, il subit depuis une phase d'expansion typique d'une population pionnière occupant un territoire vacant.
- La colonie est implantée depuis longtemps sur le site avec un effectif relativement stable autour d'une vingtaine d'ind.; les conditions d'hivernage des dernières années ont favorisé la survie des individus, notamment des juvéniles.
- La colonie est implantée depuis longtemps sur le site avec un effectif relativement stable autour d'une vingtaine d'ind.; l'augmentation de la disponibilité des gîtes de mise bas et de leur caractère favorable depuis 2001 a augmenté les taux de naissances et de survie des jeunes.
- La colonie est implantée depuis longtemps sur le site avec un effectif relativement stable d'une vingtaine d'ind.; une modification positive et importante des milieux de chasse, à l'échelle minimale de l'aire d'activité occupée par la colonie durant la saison de chasse, a provoqué une augmentation des ressources trophiques, avec des répercussions sur le taux de survie des jeunes notamment.

Ces hypothèses peuvent être analysées à la lumière des éléments suivants :

- Si la preuve de la reproduction date de 1999, la présence de l'espèce sur le site remonte à 1997 de manière certaine et même probablement à 1990 (enregistrements de signaux sonar et cris sociaux). Cette hypothèse de phase expansive d'une population pionnière est donc peu probable. De plus, même si le recul est insuffisant pour en juger correctement, il semble que la phase de croissance démographique ait réellement débuté entre 2001 et 2002, la colonie

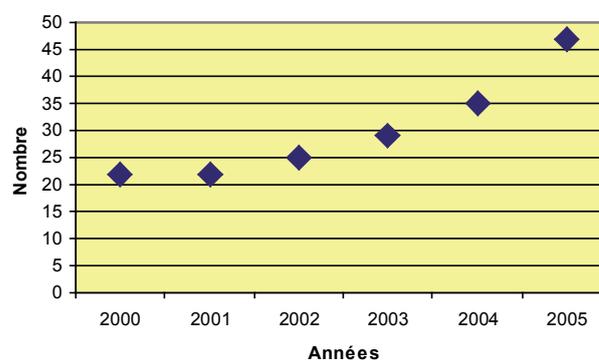


Fig. 1 : Evolution des effectifs de femelles de la colonie étudiée entre 2000 et 2005.

ayant eu des effectifs quasi constants entre 1999 (comptages uniquement en fin de saison) et 2001. La croissance démographique d'une population peut présenter une phase exponentielle grâce à l'effet de groupe (DAJOZ, 2000) qui a été observé chez de nombreux vertébrés et invertébrés: il existe peut-être un seuil du nombre d'individus au sein d'une colonie de *M. bechsteinii*, au-delà duquel l'effet thermique positif dû à la biomasse, ou un ensemble de facilitations sociales, vont augmenter le succès de la reproduction et la survie des individus. Cependant, il semble d'après les données bibliographiques en Europe (KERTH, 1998; FÜHRMANN *et al.*, 2002; GESSNER & WEISHAAR, 2003) et originales collectées en France (Groupe Chiroptères SFPEM, comm. pers.) que l'effectif d'une colonie soit rarement inférieur à la vingtaine (ce qui pourrait constituer une biomasse minimale pour assurer l'élevage des juvéniles dans des conditions thermiques viables).

- Les sites d'hivernage n'étant pas connus, aucune information sur une éventuelle amélioration des conditions d'hivernage n'est disponible; une tendance stationnaire voire négative est cependant plus à craindre, étant donné la rareté des sites souterrains et la diminution constante des vieux arbres dans la

région d'étude. Les conditions climatiques hivernales de ces dix dernières années ne semblent pas montrer non plus un brusque changement favorable qui serait intervenu depuis 2000 à 2002; cette hypothèse est peu probable.

c. Cette hypothèse s'appuie sur un fait avéré: la pose de gîtes artificiels de nature et d'exposition a priori très favorables a certainement augmenté au minimum le « confort thermique » de la colonie. Le taux de naissances a en effet augmenté entre 2001 et 2004; il est potentiellement dépendant du nombre de femelles non mures (bien que chez cette espèce les femelles non supposées pouvoir mettre bas à l'âge d'un an) ou non fécondées, mais aussi du taux d'avortement lié aux conditions thermiques et trophiques durant la gestation. Le taux de survie des juvéniles entre l'envol et la dispersion automnale est lui toujours très élevé, sauf en 2001, après un printemps exceptionnellement pluvieux et frais. En fait, les deux années où les taux de naissances et de survie sont tous deux très élevés correspondent aux années où les mois de mai et juin ont été globalement chauds et secs (2000 et 2004). Or en 2000 les nouveaux gîtes n'étaient pas présents. Il semble donc que les conditions météorologiques printanières soient prédominantes dans l'effet à court terme sur les juvéniles. Il nous est par contre impossible de juger des effets d'un éventuel meilleur développement des juvéniles (grâce à des gîtes plus chauds) sur le taux de survie lors du premier hiver.

d. La région d'étude se trouve sur le couloir de la tempête du 29 décembre 1999; des milliers d'hectares ont été détruits à plus de 80% (principalement des plantations équiennes de résineux âgées de 30 à 60 ans), et aucune parcelle n'est restée indemne de chablis. La physionomie des forêts a donc été modifiée plus ou moins profondément: de la destruction totale, à la pénétrabilité parfois difficile de nombreux peuplements encombrés de chablis et de végétation buissonnante et arbustive résultant de l'ouverture du couvert arboré. Ce phénomène sans précédent depuis au moins un siècle, a été jugé par la profession forestière comme une « destructuration » du milieu forestier; en terme d'écologie forestière, cela correspond plutôt dans la plupart des cas à une « restructuration », puisque de nombreux peuplements pauvres en sous-étages se sont progressivement enrichis par taches de végétation pionnière. Or les écotones forestiers (lisière complète, avec manteau arbustif et ourlet herbacé) contiennent une diversité et une abondance d'arthropodes plus importantes que les milieux fermés ou ouverts attenants, et ceci quel que soit le type de peuplement (DAJOZ, 1998). Il est donc possible que cette modification profonde ait eu un impact sur les ressources trophiques exploitées par certains chiroptères forestiers. C'est ce qui nous a conduit en 2004 à étudier les habitats disponible

et vérifier les habitats utilisés par la colonie de *M. bechsteinii*.

Habitats présents sur la zone d'étude

• Types paysagers :

La zone cartographiée autour de la colonie couvre 1421,59 ha, découpés en 1396 polygones caractérisés par un habitat homogène au regard de la typologie (Tab. 1). Les milieux agricoles et forestiers sont largement dominants, et leurs proportions sont proches (Fig. 2); la surface moyenne des polygones des milieux ouverts et des milieux forestiers sont respectivement de $1,32 \pm 1,48$ et $0,79 \pm 1,54$ ha, ce qui donne une bonne idée de la mosaïque des habitats au sein du paysage. On note cependant une répartition plus forte de la couverture forestière sur la moitié est (Fig. 3).

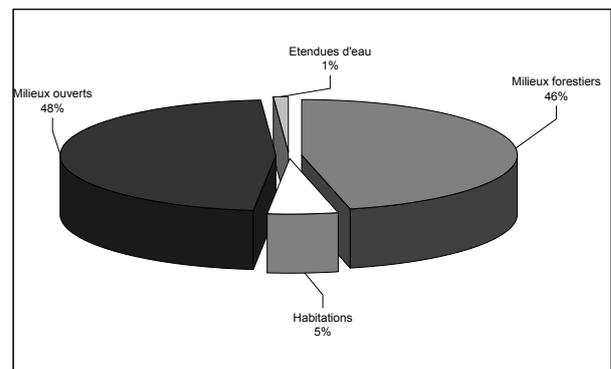


Fig. 2: Proportions des quatre grands types paysagers de la zone d'étude.

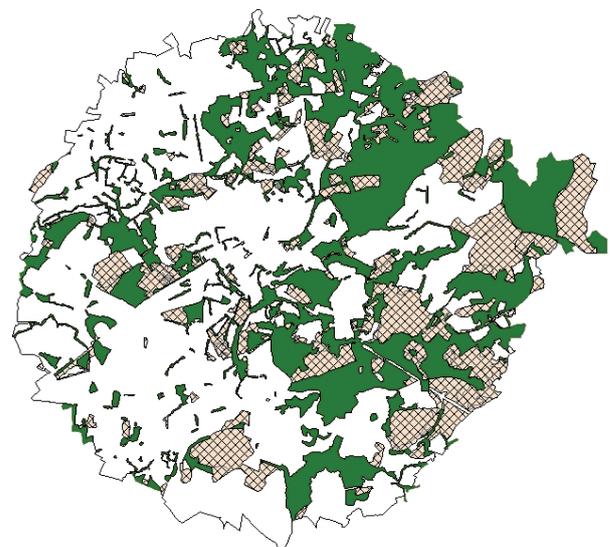


Fig. 3: Répartition des boisements (feuillus en foncé et résineux en quadrillé) par rapport aux autres milieux (blanc).

• **Types d'habitats :**

Milieux agricoles : ce sont en majorité (72,07 %) des prairies de pâtures (bovins et ovins) dont la taille est très variable (min. 0,03 ha ; max. 10,89 ha) avec une moyenne de $1,50 \pm 1,58$ ha ; les prairies de fauches représentent 6,40 %, les landes et friches 4 %, et les vergers de hautes tiges seulement 0,80 % ; 15,6 % de la surface agricole est sur sol hygromorphe.

Milieux forestiers : la proportion des feuillus est de 62,75 % sur la zone d'étude, contre 37,25 % pour les plantations de résineux (ce qui est conforme à la moyenne régionale). Toutes les plantations sont traitées en futaie régulière, et les feuillus existants sont en grande partie du taillis de châtaignier exploité régulièrement (tous les 30 ans environ). De tout ceci résulte un déséquilibre important des classes d'âge à l'échelle de la zone d'étude, les classes matures et âgées étant quasi inexistantes (3,2 %), et les classes < 15 ans (48,8 % des résineux) totalisant 28,12 % de la surface boisée (Fig. 4 et 5). Les types forestiers favorisant une bonne richesse des structures verticales et horizontales (taillis sous futaie (TSF) et futaie irrégulière matures) sont donc marginaux (Fig. 6), et la guilda des espèces saproxyliques se limite vraisemblablement à quelques vieux arbres dispersés ou bordant des chemins. 9 % de la surface forestière est sur sol hygromorphe.

Autres milieux : les zones d'habitations et de constructions humaines restent très minoritaires en surface (5,2 %), et ne concernent, hormis un complexe assez vaste de scieries avec parcs de stockage de grumes, que des bâtiments isolés ou regroupés en petits villages d'une vingtaine de foyer maximum, entourés de grands jardins boisés et de petites prairies. Les étangs et mares sont de faibles superficies, mais parfois disposés en série sur de petits ruisseaux, accentuant sans doute l'effet thermique négatif dans ces zones.

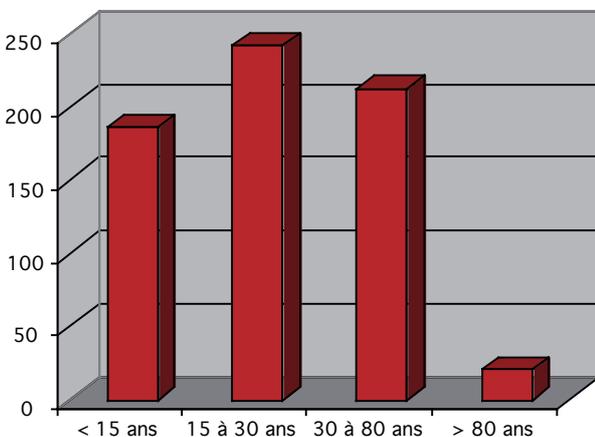


Fig. 4: Répartition des surfaces forestières de la zone d'étude par classe d'âge.

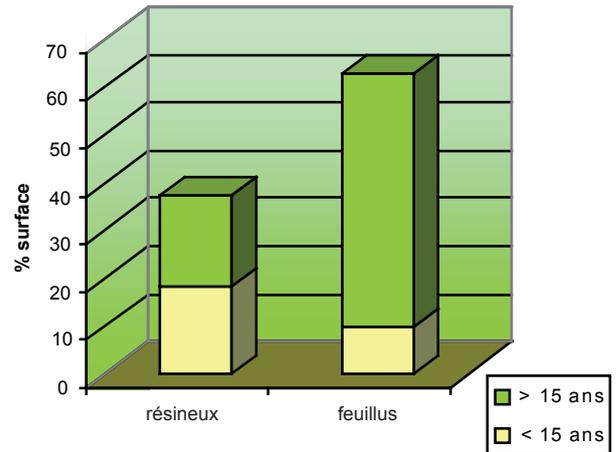


Fig. 5: Proportion des jeunes peuplements (< 15 ans) selon les essences feuillues versus résineuses.

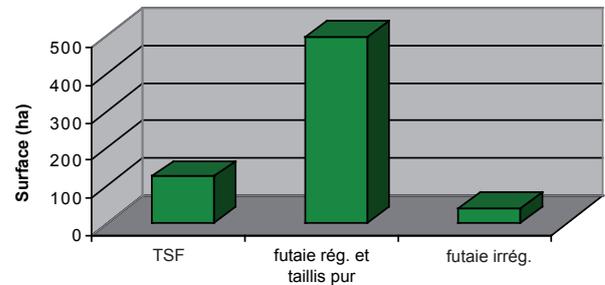


Fig. 6: Répartition des structures forestières au sein de la zone d'étude (TSF = taillis sous futaie).

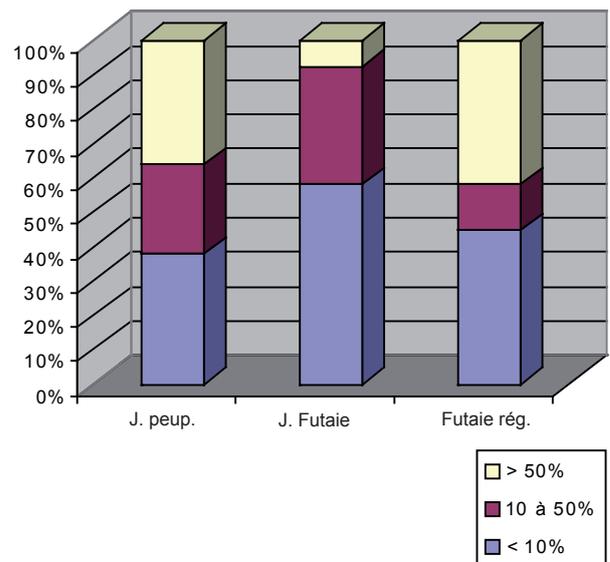


Fig. 7: Comparaison des couvertures des sous-strates arbustives dans différentes classes d'âges de plantations de résineux (la classe futaie mature est celle qui a subi le plus d'éclaircies par la tempête de 1999) ; les structures TSF et futaie irrégulière sont absentes pour les résineux.

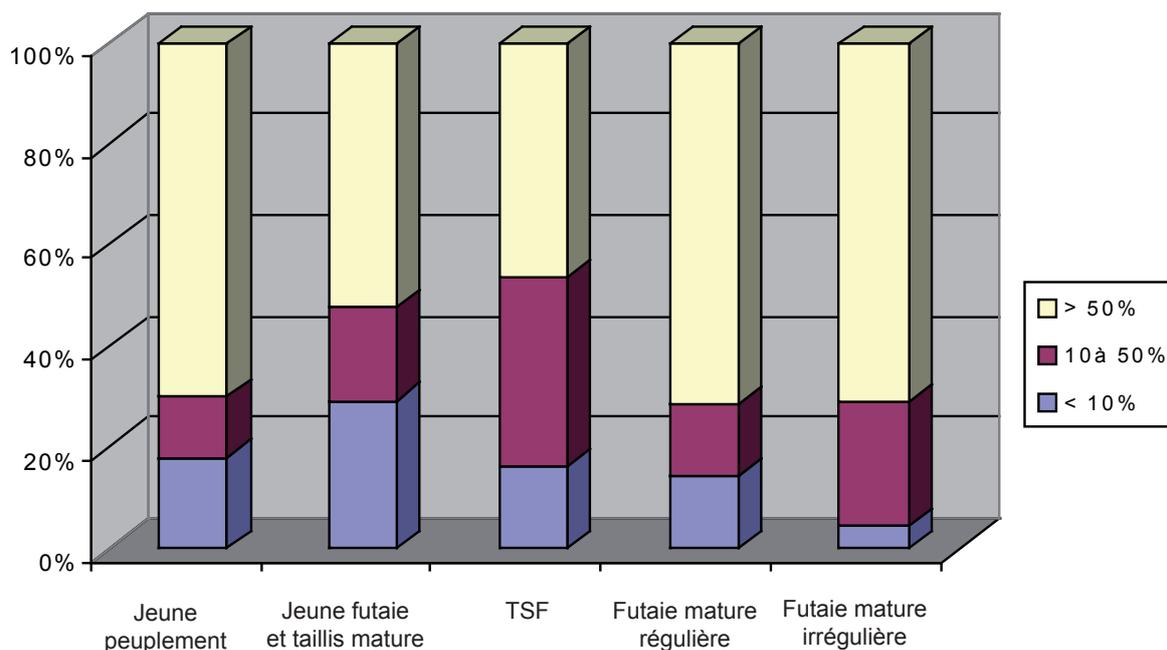


Fig. 8: Comparaison des couvertures des sous-strates arbustives dans différentes classes d'âge et structures de peuplements feuillus (TSF = taillis sous futaie).

On constate cependant (Fig. 7 et 8) que plus de la moitié des peuplements feuillus accueillent une couverture de sous strate arbustive supérieure à 50 %, alors qu'elle est toujours inférieure à 50 % sous les plantations résineuses. Dans les deux cas on remarque une remontée inhabituelle de cette proportion dans les futaies; ceci est dû à la tempête de 1999 qui a principalement touché les futaies et taillis de 30 à 60 ans. Lorsque ces parcelles n'ont pas été détruites entièrement, de nombreux chablis ont permis le développement de ligneux pionniers.

Territoires et habitats de chasse utilisés

• Distances gîtes-terrains de chasse

Les deux gîtes principaux (Nt8 et merisier) et les différentes zones de chasse utilisées par les dix individus suivis donnent une combinaison de 34 distances, dont le bilan est présenté dans la colonne de gauche du Tableau 7 (mesures prises entre position précise du gîte et barycentre de l'aire Kernel 95).

• Distances entre terrains de chasse pour un même individu

60 % des individus suivis utilisaient deux voire trois terrains de chasse fortement différenciés, qu'ils pouvaient exploiter alternativement au cours d'une même nuit, en parcourant très rapidement les distances les séparant

Tableau 7: Bilan des distances parcourues par les individus suivis.

	Distances (m) gîtes-terrains de chasse pour les 10 ind. suivis	Distances (m) inter-terrains de chasse pour les 6 ind. ayant plusieurs zones
Min	110,0	910,0
Max	2680,0	1990,0
Moy	1264,5	1452,5
Ecartype	691,2	365,0
Médiane	1145,0	1560,0

Tableau 8: Détail des distances entre zones de chasse intra-individuelles, et nombres de transits effectués (F68 a parcouru ses deux transits la même nuit, et F69 a exploité une zone par nuit).

Individus	période suivi	n. zones chasse	distance inter-terrains	n. max. de transits par nuit
F67	mi-mai	2	1580	2
F68	fin mai	3	910 & 1990	2
F63	début juillet	2	1540	3
M63	début août	2	1610	4
F65	mi-août	2	1380	3
F69-2	mi-août	2	950	0

(transit). La colonne de droite du Tableau 7 indique le bilan des distances entre ces zones de chasse principales (mesures prises entre barycentres des aires Kernel 95); il est à noter que la distance moyenne inter-terrains est supérieure à celle entre gîtes et terrains. Le Tableau 8 donne le détail par individus, avec le nombre maximal de transits simples effectué en une nuit.

• Aires de chasse

Les surfaces utilisées par les individus suivis sont synthétisées dans le Tableau 9 et détaillées dans le Tableau 10.

La proportion moyenne de l'aire de chasse principale par rapport au PCM (polygone convexe minimal) de chasse est de $30,4 \pm 32,1\%$. La proportion la plus faible est affichée par le jeune mâle (M63); les proportions les plus fortes correspondent généralement aux femelles n'ayant qu'une seule zone de chasse.

Les moyennes de surfaces, regroupées par périodes saisonnières montrent des différences marquées pour les PCM, alors qu'elles sont assez stables pour les zones de chasse principales. La Figure 11 montrent la répartition des aires de chasse principales.

Tableau 9: Bilan des surfaces fréquentées par les 10 individus suivis.

	PCM activité (ha)	PCM chasse (ha)	Kernel 95 (ha)
Min	36,0	2,6	2,35
Max	245,0	185,4	16,07
Somme	1319,9	727,0	79,17
Moy	132,0	72,7	7,92
Ecartype	82,9	71,9	3,82
Médiane	95,6	33,5	7,65

Tableau 10: Surfaces des aires fréquentées : détail de chaque individu suivi et moyennes mensuelles.

Individus	période suivi	n. zones chasse	PCM activité (ha)	PCM chasse (ha)	Kernel 95 (ha)	Proportion Knl/PCM	Moy. PCM chasse (ha)	Moy. Kernel 95 (ha)
F67	mi-mai	2	68,6	33,5	4,22	12,59 %	83,2 ± 88,5	9,6 ± 6
F67-2	fin mai	1	94,4	30,7	8,49	27,64 %		
F68	fin mai	3	185,4	185,4	16,07	8,67 %		
F63	début juillet	2	231,7	90,2	8,80	9,75 %	45,4 ± 40,1	8,8 ± 2,1
F69	début juillet	1	36,0	33,5	6,80	20,32 %		
F64	mi-juillet	1	61,8	12,6	11,02	87,46 %		
M63	début août	2	236,1	175,5	5,86	3,34 %	85,2 ± 90,1	5,9 ± 2,7
F68-2	début août	1	96,8	2,6	2,35	89,02 %		
F65	mi-août	2	245,0	150,0	9,13	6,09 %		
F69-2	mi-août	2	64,1	13,0	6,43	49,42 %		

Le PCM global d'activité des 10 individus est de 486,6 ha; il était de 380 ha au terme du suivi du 4^e ind., 447 ha au terme du suivi du 6^e ind., et la surface totale atteinte à 99,3 % au 7^e ind., avec 483 ha. Il est donc probable que le suivi d'animaux supplémentaires n'augmenterait guère sa surface.

Les différences affichées dans le Tableau 11, de surfaces Kernel entre individus chassant en forêt compacte (F67-2, F65, F63, M63, F68-2, F69-2) et ceux chassant en forêt fragmentée (F64, F67, F68, F69), ne s'avèrent pas significatives ($p=0,39$); il ne semble donc pas que la fragmentation du milieu forestier ait une influence sur la taille des zones de chasse principales, de même que sur les distances gîtes-terrains de chasse ($p=0,20$).

Tableau 11: Différences de surfaces fréquentées par des individus chassant en forêt compacte ou fragmentée.

	PCM (ha) forêt compacte (n = 5)	PCM (ha) forêt fragmentée (n = 4)	Kernel (ha) forêt compacte (n = 5)	Kernel (ha) forêt fragmentée (n = 4)
Moy	89,81	66,24	6,93	9,53
Ecartype	74,25	80,04	2,87	5,18

• Recouvrement inter-individuel des terrains de chasse

Le fait que 6 individus sur 10 occupent plusieurs zones de chasse distantes de 910 à 1990 m génère des PCM individuels de grandes surfaces; le taux de recouvrement de ces PCM est donc important. Il nous a donc semblé plus pertinent de juger d'un éventuel recouvrement entre zones de chasse principales. Chaque individu exploitant une aire Kernel de faible surface (moy. 7,83 ha), l'absence de compétition intraspécifique prédit un recouvrement

faible ou nul. Il est en fait nul pour seulement 3 des femelles suivies. Les 7 individus restants forment 2 groupes :

- la F67 (qui a deux zones de chasse distantes de 1580 m) et la F69 montrent un recouvrement partiel (moy. 16,40 % ± 9,04) sur le secteur du Pradeau (près du gîte du merisier, qui constitue la seule zone de chasse de la F69); la F68 (3 zones de chasse distantes respectivement de 910, 1660 et 1990 m) et la F68-2 montrent un recouvrement partiel (moy. 20,14 % ± 21,23) sur le secteur du Montané qui constitue la seule zone de chasse de la F68-2 (Fig. 9); dans ces deux cas les femelles exploitant plusieurs zones éloignées ne montrent un recouvrement que sur l'une de ces zones;
- le cas des deux femelles F63 et F65 et du jeune mâle M63 sont particulièrement intéressants: tous trois exploitent deux secteurs de chasse très différents et éloignés d'environ 1500 m, et leurs aires Kernel se recouvrent plus ou moins sur les deux zones (moy. 21,80 % ± 7,03). La probabilité que ces 3 individus se retrouvent sur des zones aussi éloignées par le simple fait du hasard est très faible (Fig. 10); l'hypothèse d'un lien social ou parental pourrait expliquer ces recouvrements répétés; cependant il a pu être montré, dans le cas de la femelle adulte F63 et du jeune mâle M63 qui ont fait l'objet de biopsies sur la membrane alaire et de séquençage de leurs ADN mitochondrial et nucléaire, qu'ils n'étaient pas directement apparentés.

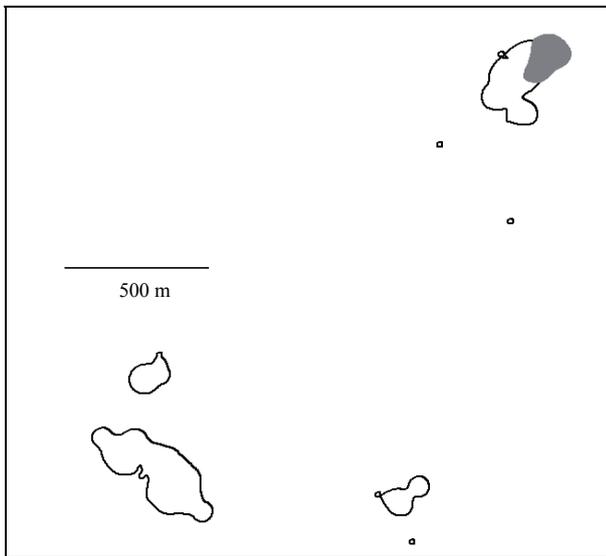


Fig. 9: Contours des aires Kernel 95 des femelles F68 (clair) et F68-2 (sombre), montrant le recouvrement partiel entre une seule des trois zones de chasse de la F68 et l'unique zone de chasse de la F68-2; la distance entre les deux aires Kernel les plus étendues de la F68 est de 1990 m. Le recouvrement est de 5,13 % pour la F68, et de 35,16 % pour la F68-2.

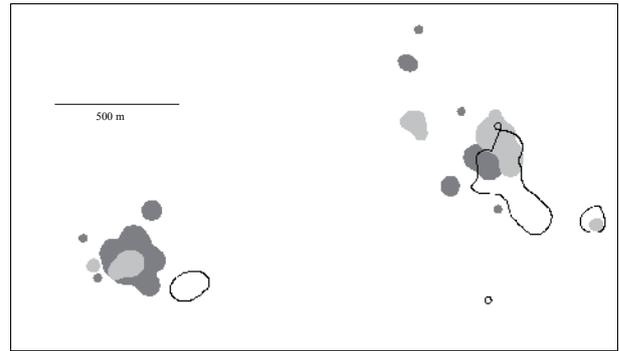


Fig. 10: Contours des aires Kernel 95 des femelles F63 (gris sombre) et F65 (blanc) et du jeune mâle M63 (gris clair), montrant le recouvrement partiel sur les deux zones de chasse éloignées d'environ 1500 m

• Rythme d'activité et comportement nocturne

Durant les séances nocturnes d'allaitement (observées grâce à une fenêtre d'observation aménagée dans la paroi du gîte) les femelles se retrouvent en général de 2 à 5 dans le gîte avec les jeunes, leur temps de séjour individuel allant de 10 à 40 minutes (Tab. 12).

Tableau 12: Informations sur les retours au gîte pendant la période d'allaitement (données de 4 femelles sur 8 nuits au total).

temps séjour gîte en min (n=9)	Moy.	24' 26"
	Etype	24' 27"
Heure (légale) 1 ^{er} allaitement (n=7)	Moy.	1h 22'
	Etype	0h 50'
Heure (légale) 2 ^e allaitement (n=2)	Moy.	3h 47'
	Etype	0h 03'

Hormis les retours au gîte de mise bas en juillet pour les femelles allaitantes, l'activité de chasse était continue durant la nuit sauf :

- Lors de périodes prolongées de pluie forte (2 cas en août). Généralement une pluie faible, ou forte mais de courte durée, n'occasionne pas d'arrêt de la chasse. Si la pluie forte dure, l'animal se pose contre un tronc et peut attendre ainsi au moins une heure; quelques individus finissent par rejoindre le gîte diurne, le pelage complètement mouillé.
- Tous les individus suivis en mai ont effectué au moins une pause durant une nuit (position fixe de l'animal, localisé en homing-in dans un arbre pendant une durée égale ou supérieure à 10 min). Le Tableau 13 donne le détail des pauses par animal et par nuit, et la proportion du temps consacré à la chasse; on constate

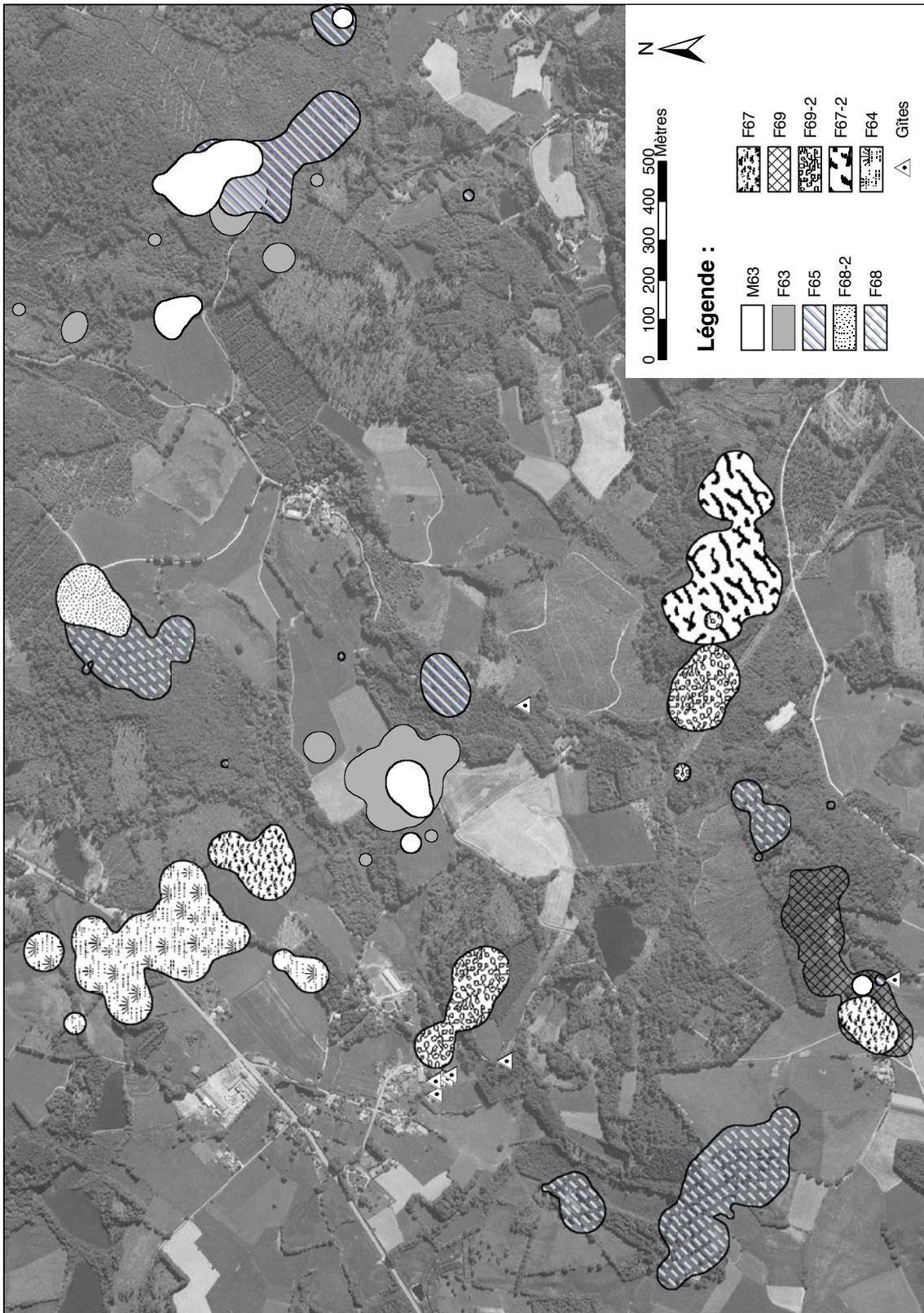


Fig. 11 : Répartition des points de contacts et des aires Kernel 95 sur fond de photo aérienne (BDOrtho, IGN). Légende : triangles : gîtes ; zones Kernel 95 des individus suivis : M63 (blanc uniforme), F63 (gris uniforme), F65 (rayures gris clair), F67 (moutonnements noirs), F67-2 (réseaux noirs gras), F68 (rayures grises), F68-2 (points noirs), F69 (quadrillage blanc) et F69-2 (réseaux noirs fins évités)

Tableau 13: Durées des périodes de repos nocturne hors du gîte diurne par rapport aux temps de chasse en mai.

Individus	date	n. pauses (> 10')	temps cumulé	moy. temps pause (mn)	temps total hors gîte	taux temps de vol
F67	15 mai	8	2h 33'	19,1 ± 7,5	7h 30'	66 %
F67-2	24 mai	1	0h55'	55	6h 15'	85,3 %
F67-2	25 mai	1	0h30'	30	6h'	91,6 %
F68	26 mai	1	0h25'	25	6h 25'	93,5 %
F67-2	27 mai	2	0h20'	20	7h 10'	95,3 %

une augmentation progressive du temps de chasse dans la deuxième quinzaine de mai. Il est probable que ce rythme suive l'augmentation progressive de la température nocturne et corrélativement de l'abondance des proies. Généralement ces pauses avaient lieu en cours de nuit, mais à deux reprises (F67 le 15/05 et F67-2 le 24/05) un long repos a été noté en fin de nuit, avec un brusque départ à l'aube vers le gîte.

Quelques observations ont permis d'apporter des précisions sur la manière dont pourrait s'effectuer le transfert d'informations au sein de la colonie lors d'un changement de gîte :

- Le 15/05 la F67, qui avait gîté la veille isolément du reste de la colonie, a d'abord visité le Nt8 où se trouvait la colonie l'avant-veille, puis a rejoint le merisier (où la colonie s'était transférée entre-temps), pour rejoindre un groupe de congénères pratiquant le vol de facilitation sociale classique («dawn swarming») avant la rentrée au gîte.
- Une observation similaire a été faite le 27 mai à l'aube autour du merisier: plusieurs groupes se sont mis à tourner autour de l'arbre, émettant des cris sociaux audibles et se posant devant l'entrée de la cavité pour s'envoler aussitôt; aucun individu n'est finalement rentré, et les groupes ont disparu progressivement (pour aller rejoindre le Nt8); un groupe de 6 retardataires est arrivé peu après au merisier et a tourné un long moment autour de l'arbre, visitant rapidement la cavité pour ressortir aussitôt, allant à 2 reprises rejoindre le couvert boisé distant de 50 m (il faisait alors bien jour) d'un vol puissant et festonné n'ayant rien de commun avec le vol lent et riche en décrochements de la sortie crépusculaire, pour revenir tourner autour du merisier ... Finalement ces 6 individus sont rentrés dans le merisier à 6h05, et n'ont rejoint le reste de la colonie que le lendemain matin dans le Nt8.

• Sélection paysagère :

La répartition des points de chasse des 10 individus sur la zone d'étude (Fig. 11 & 12) montre une dispersion préférentielle vers l'est, c'est-à-dire vers la zone la plus

boisée: la zone contenant tous les points (PCM global) est boisée à 62,5 % contre 38,3 % pour le reste de la zone d'étude. Par ailleurs, les grandes parcelles de plantations de résineux (gris foncé) semblent globalement évitées, contrairement aux boisements feuillus (gris clair). La répartition des points montre que 84,03 % se situent en forêt (75,86 % en feuillus et 8,17 % en résineux), et 8,55 % en prairies de pâture, les autres milieux se partageant les 7,40 % restants.

Pour le premier niveau d'analyse de sélection de l'habitat, qui a porté sur les types paysagers, des sous-types ont été traités de manière séparée afin de tester les apparentes fortes disparités d'utilisation annoncées par la répartition des points et les surfaces moyennes d'utilisation par individu (Tab. 14). C'est ainsi que feuillus et résineux ont été dissociés dans l'habitat forestier, de même que les pâtures ont été séparées des autres milieux agricoles.



Fig. 12: Répartition des points de chasse des 10 individus suivis :

Les plantations de résineux (gris foncé) semblent globalement évitées, contrairement aux boisements feuillus (gris clair). Le PCM global est tracé en noir. Le triple trait nord-est/sud-ouest représente la seule voie à forte circulation, qui peut constituer une barrière (franchie par un seul individu sur les 10 suivis).

Les deux carrés indiquent la position des gîtes de la colonie.

Le principe de l'analyse est de comparer disponibilité et utilisation de chaque habitat. Sont considérées comme disponibles l'ensemble des surfaces parcourues par les 10 individus suivis, c'est-à-dire formant le PCM global de la colonie. Quant aux surfaces utilisées, elles sont définies par les zones de chasse principales de chaque individu (Kernel 95).

Dans un premier temps, l'analyse compositionnelle compare la différence d'utilisation de deux habitats et la différence de disponibilité de ces mêmes habitats. Ces écarts sont calculés puis testés pour chaque couple d'habitats. On obtient ainsi une hiérarchisation des habitats du plus au moins sélectionnés, sans pour autant pouvoir situer le seuil de sélection positive *versus* négative.

Le Tableau 15 présente les résultats hiérarchisés de ces comparaisons deux à deux. Il en ressort une sélection positive et significative des feuillus par rapport à tous les autres habitats. Le milieu arrivant en seconde position de sélection est la pâture, mais il n'y a pas de différence significative avec les résineux. Ces derniers ne présentent de sélection positive significative que par rapport aux

milieux d'habitats. Selon ces résultats, le seul type pour lequel une sélection positive est certaine est celui des boisements feuillus.

• Sélection de l'habitat :

Les Tableaux 16 et 17 présentent les sous-types d'habitats hiérarchisés selon leur niveau d'utilisation par les dix individus suivis. Certains sous-types ont été regroupés afin de simplifier la présentation, leur utilisation extrêmement faible voire nulle rendant inutile leur segmentation (cas des étangs en forêt *versus* prairie, ou des milieux agricoles autres que prairies de fauches/pâtures par exemple).

Trois habitats seulement font l'objet d'une sélection positive par rapport à une majorité des autres habitats disponibles (Tableau 17); tous trois sont des milieux forestiers, composés d'essences feuillues (chêne pédonculé dominant pour la strate arborée supérieure, châtaignier dominant pour la strate arborée intermédiaire). Tous présentent également des arbres proches de la

Tableau 14: Informations concernant les surfaces des différents milieux utilisés (moy. pour un ind.) au sein des aires Kernel 95, par rapport aux surfaces de ces mêmes milieux disponibles au sein du PCM global de la colonie

Types paysagers	Surface disponible (PCM global) en ha	Moyenne de surface utilisée (Kernel 95) en ha	% d'habitat disponible utilisé
Feuillus	191,72	4,77	2,49
Résineux	106,64	0,99	0,92
Pâtures	135,25	1,52	1,12
Autres milieux agricoles	24,58	0,46	1,89
Etendues d'eau	6,00	0,04	0,59
Villages	12,95	0,02	0,15

Tableau 15: Résultats de l'analyse compositionnelle et du test t pour les types paysagers; légende: signe «+»: le milieu en ligne est proportionnellement plus utilisé que le milieu en colonne

+++ = hautement significatif (p< 0,001)

++ = très significatif (p< 0,01)

+ = significatif (p< 0,05)

ns = pas de relation significative

par rapport à:	/ Villages	/ Autres milieux agricoles	/ Etendues d'eau	/ Résineux	/ Pâtures	/ Feuillus
Préférence de:						
Feuillus	+++	+	+++	+	+	0
Pâtures	+++	+	++	ns	0	
Résineux	+	ns	ns	0		
Etendues d'eau	+	ns	0			
Autres milieux agricoles	ns	0				
Bâti	0					

maturité en rapport avec le traitement pratiqué, la nature du substrat et du climat de la zone géographique : 50 à 80 ans pour les arbres de futaie, environ 30 ans pour les cépées de châtaignier.

Les futaies feuillues de plus de 80 ans se retrouvent étonnamment dans une position à la limite de la sélection négative ; il est fort possible que ce soit dû au fait que ces peuplements, par ailleurs très étriqués en surface et très éclatés en dispersion sur la zone, se retrouvent très souvent en fond de vallon (zones d'exploitation économique difficile) ; or les zones hygromorphes ne sont pas fréquentées par les vespertillons de Bechstein (voir ci-dessous).

L'interprétation de la sélection négative des taillis anciens (> 40 ans) est peu évidente en apparence ; mais la plupart des parcelles concernées n'ont été que très peu touchées par la tempête et sont donc restées denses, sans présence de trouées, ce qui explique peut-être leur délaissement (voir § sélection des structures forestières, ci-dessous).

Les habitats peu ou pas sélectionnés sont soit des peuplements trop jeunes et donc denses et sans diversité structurelle, soit des futaies de résineux, soit des milieux agricoles ou bâtis.

Les zones hygromorphes (hors étendues d'eau) représentent 8,1 % de la surface forestière au sein du PCM global ; elles semblent évitées par les vespertillons de Bechstein (94,6 % des points de contact en forêt sèche contre 5,4 % en forêt humide) ; on note cependant une différence entre les individus suivis au mois de mai (pas de différence significative de fréquentation entre forêts sèche et humide ; $p=0,807$) et ceux suivis en été (sélection négative très nette des forêts humides ; $p=0,016$).

Dans deux cas (F67 et F69), la parcelle forestière fréquentée était coupée par une bande de prairie que les individus concernés traversaient fréquemment au cours de leur nuit de chasse. A titre d'exemple, la F69 a traversé une prairie de 70 m de large, respectivement 14 et 5 fois les nuits des 9 et 10 juillet, et la F67 a franchi 17 fois une prairie de 80 m de large dans la nuit du 15 mai. Ces traversées se faisaient rapidement, probablement sans action de chasse caractérisée.

La femelle F64 a passé l'essentiel de son temps de chasse dans ce qu'il reste d'une chênaie-hêtraie irrégulière de plus de 120 ans ; une grande partie de cette parcelle a été détruite à 100 % par la tempête, mais sur l'extrémité sud-ouest il restait 20 tiges de futaie plus ou moins dispersées sur 0,5 ha, que cet individu exploitait assidûment ; le sol était garni d'une strate buissonnante et arbustive très dense.

Sélection des structures forestières

Grâce aux positions exactes fournies par les points de

contacts précis avec les animaux suivis (homing-in), il a été possible d'établir un relevé de variables descriptives de la structure forestière (voir méthode et matériel, Tableau 3) sur 81 points de chasse provenant des 10 individus. Afin qu'aucun animal n'influence les résultats par sa représentativité plus forte en nombre de contacts, seulement 7 points ont été retenus aléatoirement pour les 8 individus les mieux représentés. Les résultats présentés portent donc sur 56 points de présence, comparés à 56 points de référence.

Les Figures 13 à 18 montrent les écarts significatifs ($p < 0,05$) de valeurs entre structures exploitées et structures relevées sur les points de référence. On remarque, pour la strate herbacée, que ce sont la couverture et la hauteur maximales qui sont recherchées, alors que pour la strate arbustive ce sont des valeurs intermédiaires de couverture (25 à 75 %) qui sont préférées. La proximité immédiate

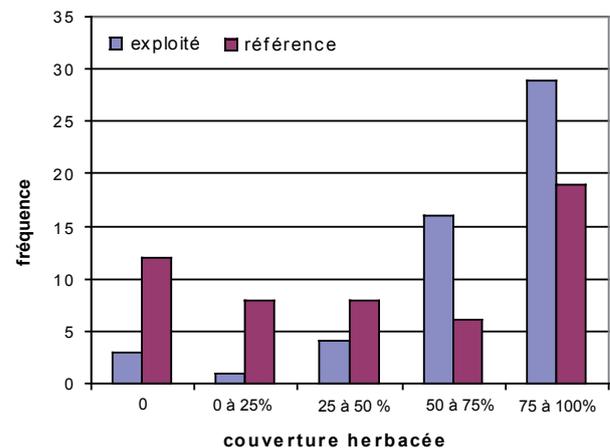


Fig. 13 : Valeurs comparées entre points de homing-in et points de référence pour la variable «couverture herbacée».

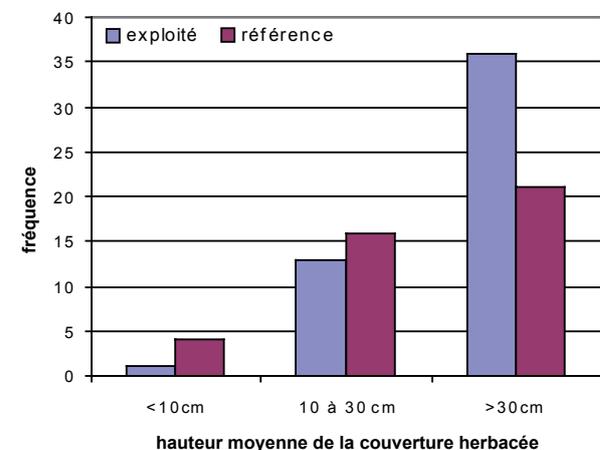


Fig. 14 : Valeurs comparées entre points de homing-in et points de référence pour la variable «hauteur de la couverture herbacée».

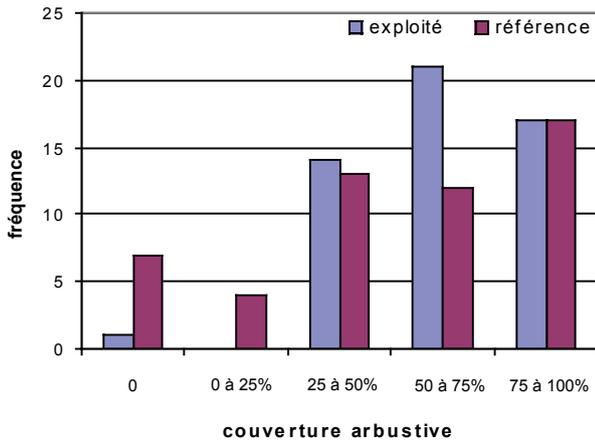


Fig. 15: Valeurs comparées entre points de homing-in et points de référence pour la variable «couverture arbustive».

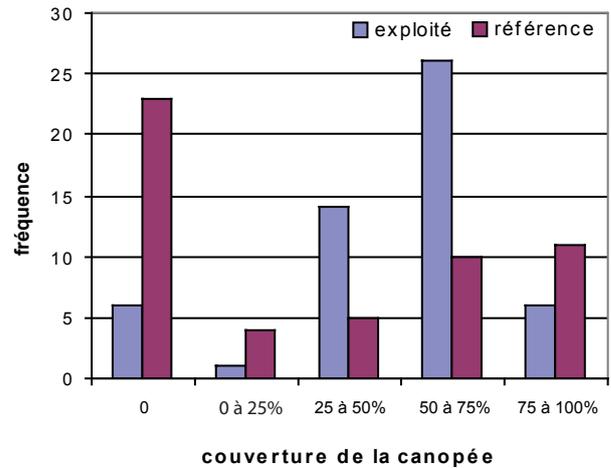


Fig. 16: Valeurs comparées entre points de homing-in et points de référence pour la variable «couverture de la canopée».

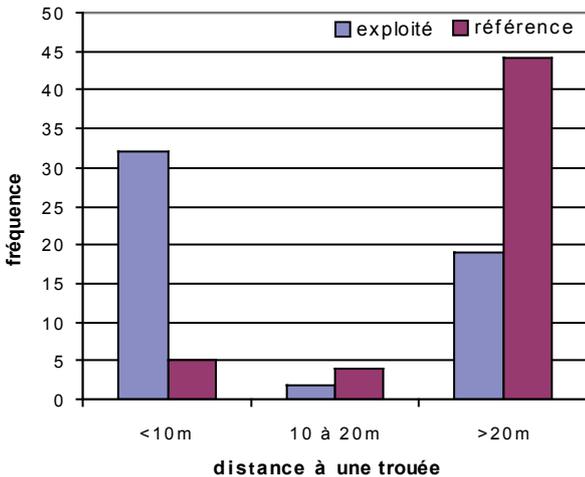


Fig. 17: Valeurs comparées entre points de homing-in et points de référence pour la variable «distance à une trouée».

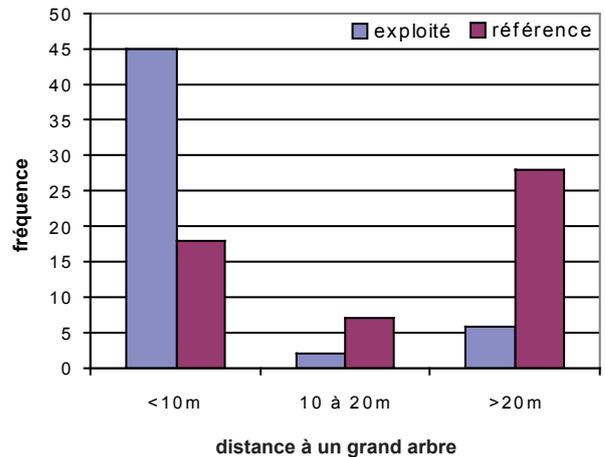


Fig. 18: Valeurs comparées entre points de homing-in et points de référence pour la variable «distance à un grand arbre».

(moins de 10 m) d'une trouée (espace à ciel ouvert d'une surface inférieure à 500 m²) ou d'un grand arbre dominant à la fois la canopée et l'âge du peuplement, expliquent également une répartition non aléatoire des vespertillons de Bechstein lorsqu'ils chassent en forêt.

Régime alimentaire

La Figure 19 montre que les coléoptères jouent un rôle important avec un tiers du volume des taxons consommés. Une espèce brun fauve domine largement le régime alimentaire de fin avril à mi-mai (Figure 20), et semble se retrouver tout au long de la période échantillonnée. Sa détermination doit être considérée avec toutes les précautions d'usage (difficulté de reconstituer

avec certitude la formule tarsaire, le nombre exact de segments antennaires), toutefois nous penchons pour une espèce de la famille des Oedemeridae, petits coléoptères dont les adultes se nourrissent de pollen sur les fleurs et dont les larves se développent dans le bois pourrissant. Les oedemeres sont notés effectivement sur le site à la période concernée sur les fleurs diverses en lisières et dans les trouées forestières sur les fleurs de ronces. Trois fèces prélevées du 28 au 30.7.04 contenaient des restes de Chrysomeloidea, superfamille dont font partie les Chrysomelidae et les Cerambycidae notamment. Il n'a pas été possible d'affiner la détermination. D'autre part, quelques restes d'antennes de Curculionidae ont été retrouvés dans l'échantillon du 16.8.05.

Le deuxième groupe consommé en terme d'importance est celui des dermaptères ou perce-oreilles (17,6% du

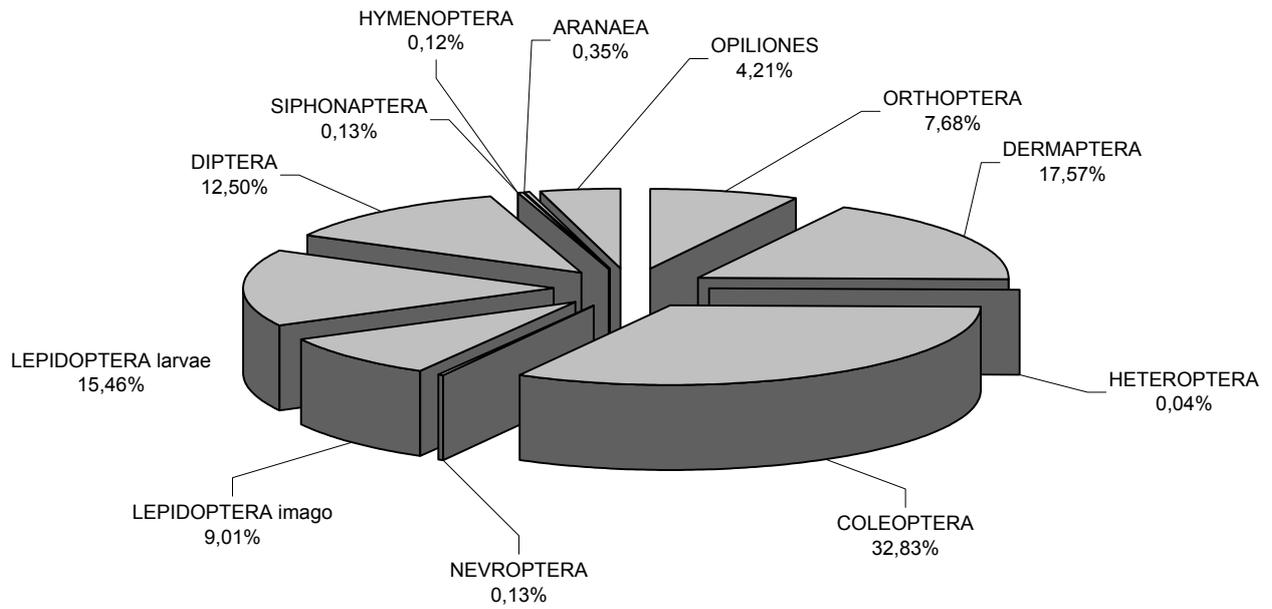


Fig. 19: Proportion des différents ordres d'invertébrés consommés par *M. bechsteinii* sur le site d'étude (% volume)

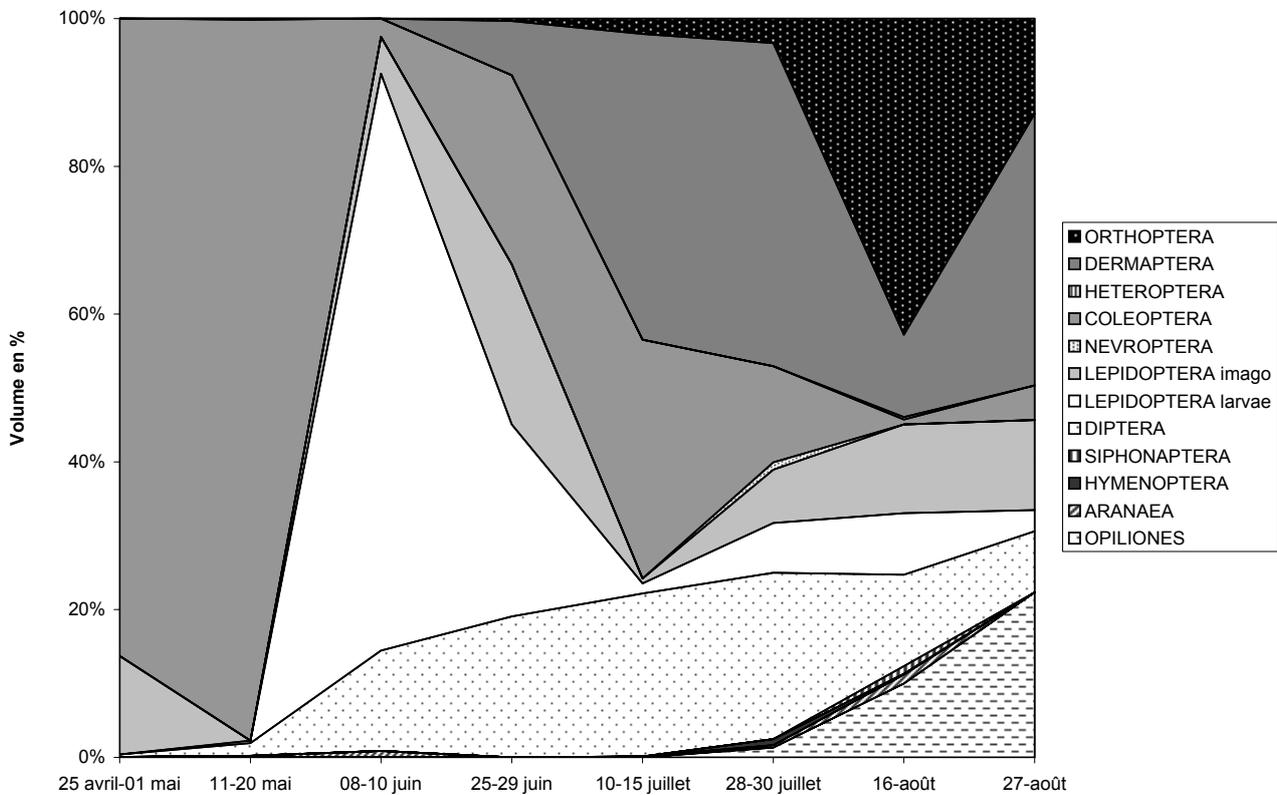


Fig. 20: Phénologie saisonnière des différents ordres d'invertébrés consommés par *M. bechsteinii* sur le site d'étude (% volume)

volume, 36,7% de fréquence). Les restes appartiennent avec une probabilité élevée à *Forficula auricularia*, espèce euryèce nocturne, répandue et abondante, formant dans les habitats favorables des groupes comptant plusieurs dizaines d'individus. Cette espèce vole peu, et il est fort vraisemblable que la majorité des proies soit capturée au sol ou sur la végétation (les fragments d'ailes retrouvés fréquemment sont toujours repliés sur eux-mêmes, attestant que la proie a été capturée au repos).

Les chenilles de lépidoptères sont consommées aussi bien que les adultes. A eux deux, cet ordre représente un quart des captures en terme de volume. Il n'a pas été possible d'estimer la taille des chenilles consommées, de couleur blanchâtre pour la plupart. La taille des fragments de pattes et d'antennes suggère que des petites espèces sont consommées, dont la longueur du corps ne doit pas dépasser 10 mm (comparaison avec des individus de collection).

Les diptères, avec plus de 12% du volume des proies consommées et 65,8% de fréquence, sont dominés par les brachycères (plus de 10%) de petite taille appartenant aux Muscidae ou familles apparentées (mouches noires, parfois avec des reflets verts métalliques). Seul un membre des Chloropidae a pu être déterminé avec certitude (10.6.04), une famille de très petites mouches dont les espèces colonisent des habitats variés, mais le plus souvent ouverts et herbacés. Un Syrphidae (espèces diurnes s'abritant dans le feuillage la nuit) a également été capturé le 16.8.04. Les restes de nématocères (2,3% du volume, 30% de fréquence) appartiennent également à de très petites espèces. Quelques restes ont pu être attribués aux Tipulidae, Anisopodidae et Mycetophilidae, dont beaucoup d'espèces volent en essaims proche du sol ou de la végétation.

Les orthoptères, avec 7,7%, sont représentés uniquement par la famille des Gryllidae. Il est probable que la majorité des restes appartienne à *Nemobius sylvestris*, une espèce très commune du sous-bois, actif de jour comme de nuit sur les feuilles mortes, le bois, etc.

Au sein des arachnides, les opilions dominent largement (4,21% du volume, 20% de fréquence), alors que les araignées sont très rarement capturées (0,3% et 10% respectivement). Les opilions ont une activité principalement nocturne. Les restes appartiennent vraisemblablement à *Leiobunum rotundum* (Phalangiidae), une espèce très abondante dans tous les milieux, spécialement en milieu forestier relativement humide, ou à une espèce proche. Les fragments d'araignées n'ont pas pu être déterminés à la famille.

De manière plus anecdotique, nous avons repéré à une reprise des fragments de raphidie, neuroptère sylvoles amateurs de pucerons. De très petits hyménoptères ont été capturés à quelques reprises (Ichneumonidae; une aile entière de chalcidien mesurant 4 mm de longueur). Nous

ne sommes par contre pas parvenus à identifier les restes d'hétéroptère trouvés à une reprise le 16.8.04. Enfin, des siphonaptères (puces) ont été retrouvés en août, associés à des poils (consommés lors du nettoyage de la fourrure, ou éventuellement arrachés du fait des démangeaisons qu'ils génèrent); à cette période, de nombreux individus de *Ceratophyllus fringillae* sont présents dans le guano prélevé, trahissant une importante infestation de la colonie par cet ectoparasite hématophage.

Une seule espèce de coléoptère domine largement le régime alimentaire de fin avril à mi-mai, avec plus de 97,6% du volume (Fig. 20). L'espèce proie (Oedemeridae?) doit particulièrement abonder à cette période, mais il est également possible que des particularités comportementales (vols nocturnes, etc.) la rendent plus détectable à cette saison.

En juin, les chenilles de lépidoptères sont fortement consommées (78% du volume), puis diminuent rapidement par la suite. Certaines espèces peuvent apparaître en grand nombre au printemps, par exemple les larves de tordeuses ou de pyrales. Dérangées, elles se laissent choir au sol et sont alors susceptibles d'être capturées par *M. bechsteinii*.

Par la suite, le régime alimentaire devient beaucoup plus diversifié, aucun groupe n'étant dominant. Pour une période donnée, les différences entre crottes, traduisant les différences individuelles, sont considérables. Il n'est pas rare d'observer jusqu'à 7 ou 8 taxons différents dans une seule crotte (par ex. l'assemblage *Nemobius sylvestris*, *Forficula auricularia*, Curculionidae, lépidoptère adulte, Mycetophilidae, brachycère cyclorrhaphe, araignée, opilion). Cette diversité élevée à l'échelle de l'individu est sans doute le fruit de la stratégie de chasse adoptée, consistant à exploiter de manière opportuniste tous les organismes disponibles sur une petite portion de territoire, à proximité du feuillage ou du sol.

DISCUSSION

Suivi de la colonie

• Gîtes

La durée d'occupation d'un même gîte par la colonie de Sauviat est supérieure à celle citée par KERTH & KÖNIG (1996): sur ce site en Allemagne les individus changent de gîte en moyenne chaque jour, et 20 gîtes sont occupés par une colonie sur une période de trois mois. Le faible nombre (max. 8) de gîtes fréquentés entre avril et octobre par la colonie de Sauviat ne semble pas dû à une carence en gîtes favorables: le site de mise bas est équipé de 13 nichoirs dont seulement 2 sont occupés, et les loges de pics sont nombreuses aux alentours. La structure de la colonie de Sauviat semble également plus stable (même

nombre d'individus 72 % du temps) que dans les colonies étudiées en Allemagne (KERTH & KÖNIG, 1999) où les phénomènes de fission et de fusion de sous-groupes sont fréquents au sein d'une colonie. Il est possible que la colonie de Sauviat, contrairement à celles étudiées en Allemagne, forme une population relativement isolée (à cause d'un habitat peu favorable ?) et numériquement peu apte à supporter un fractionnement de ses effectifs qui nuirait au maintien d'une température correcte au sein du gîte.

KERTH *et al.* (2001a) ont montré l'influence de la température des gîtes en lien avec l'occupation par *M. bechsteinii*; les gîtes les plus chauds étaient préférés seulement à partir des naissances et jusqu'à la période de sevrage. Les températures relevées au sein de l'arbregîte en 2001 pourraient indiquer une sélection du gîte le mieux isolé, capable de conserver plus longtemps la chaleur de l'essaim; en effet les boîtes en béton de bois disposées sur le site de mise bas n'ont jamais été occupées, qu'elles soient au soleil ou à l'ombre; les nichoirs-troncs occupés depuis 2002 présentent les mêmes caractéristiques (bois naturel, parois épaisses) que les arbres sur pied, hormis l'exposition au soleil supérieure. Les capacités d'isolation des parois épaisses en bois, associées à un bon ensoleillement l'après-midi, semblent donc être les paramètres déterminants. Dans ce type de gîte, la régularité et la durée d'occupation par la colonie s'avèrent sûrement des stratégies améliorant le niveau de température et sa stabilité. ENTWISTLE (1995) a montré que chez *Plecotus auritus* la température des gîtes de mise bas était positivement corrélée avec leur fréquence d'occupation par les chauves-souris et avec la longueur moyenne des avant-bras des oreillardes (sans doute corrélée à la biomasse des individus).

• Démographie

Les paramètres démographiques de la colonie de Sauviat semblent exceptionnels et pourraient correspondre à une phase d'expansion. Le taux d'accroissement augmente depuis 2001; entre 2002 et 2004 il représente 25 puis 30 % de la production de juvéniles à l'envol de l'année précédente. Selon KERTH *et al.* (2001b; 2002) la philopatrie des femelles est proche de 100 % (seulement une dispersion avec succès tous les 5 ans en moyenne), alors que la dispersion des mâles est forte; la croissance des effectifs d'une colonie est ainsi majoritairement voire exclusivement due aux jeunes femelles naissant dans cette colonie (chaque colonie compte seulement une à deux lignées maternelles). GESSNER & WEISHAAR (2003) citent une sex-ratio de 1:1 au sein des portées; en 2004 il était de 0,68:1 dans la colonie de Sauviat, déséquilibre en faveur des femelles qui pourrait être lui aussi révélateur d'une phase expansive de la population (DAJOZ, 2000). Le taux de naissance dans la colonie de Sauviat est

remarquable: 75,8 % sur les 6 dernières années, contre une moyenne de 60 % en Allemagne pour les colonies étudiées par KERTH (1998). L'accroissement de la colonie entre une année *n* et l'année *n+1* ne représente ainsi que 40 à 50 % des jeunes femelles nées l'année *n*, si l'on excepte une mortalité des adultes. La mortalité annuelle des adultes est logiquement faible pour des espèces à stratégie de type K; la mortalité juvénile est par contre jugée non négligeable par plusieurs auteurs, notamment au cours du premier hiver. Selon RANSOME & MC OWAT (1994) un retard dans la date des naissances entraîne chez *Rhinolophus ferrumequinum* une réduction de la croissance et du taux de survie hivernal des juvéniles. Chez *Eptesicus fuscus* (USA) par contre, le taux de survie moyen des juvéniles au terme du premier hiver ne semble pas influencé par une mise bas tardive; il est de 21 à 50 %, contre 82 à 85 % chez les adultes (BARCLAY, 1995); selon cet auteur, les conditions hivernales expliquent mieux le taux de survie post-hibernation et le succès de reproduction du printemps suivant que les conditions estivales durant la mise bas.

Habitats disponibles sur la zone d'étude

Les études réalisées jusque-là sur les habitats de chasse de *M. bechsteinii* concernent des massifs forestiers relativement étendus et homogènes, constitués de peuplements en majorité feuillus et matures à anciens (KERTH *et al.*, 2001a; SCHOFIELD & MORRIS, 2000; FITZSIMONS *et al.*, 2002). LÜTTMAN *et al.* (2003) citent un ensemble d'îlots forestiers séparés par des zones de cultures et pâtures, mais la surface moyenne des parcelles boisées (hêtraie-chênaie) est quand même de 173 ha. Sur notre terrain d'étude la surface des massifs non fragmentés ne dépasse pas 70 ha, et la taille moyenne des parcelles homogènes au regard de notre typologie d'habitats n'est que de 0,8 ha. De plus 65 % des peuplements ont moins de 30 ans, et seulement 3,5 % ont plus de 80 ans. La répartition en mosaïque et la nature hétérogène et immature des milieux boisés sont donc exceptionnelles par rapport aux autres sites d'étude.

Territoires et habitats de chasse utilisés

• Distances gîtes-terrains de chasse

Les distances parcourues par les individus suivis dans cette étude pour rejoindre leurs terrains de chasse (moy. 1264 m, min. 110, max. 2680 m) sont supérieures à toutes celles notées en Europe: jusqu'à 1000 m pour KERTH *et al.* (2001b) et SCHOFIELD *et al.* (1997), entre 200 m et 2000 m pour WOLZ (1992), entre 310 et 930 m (moy. 620 ± 250 m) pour SCHOFIELD & MORRIS (2000). LÜTTMAN *et al.* (2003) notent une moyenne de 1165 ± 649 m et avec une distance augmentant avec le degré d'ouverture

du milieu de chasse : de 100 à 300 m pour les individus chassant en forêt, jusqu'à 1000 à 1900 m pour ceux chassant à plus de 40 % en milieu ouvert. Cette tendance ne se vérifie pas dans la présente étude : les distances les plus élevées semblent au contraire être parcourues par les individus chassant en majorité en milieu forestier non fragmenté, mais les différences avec les individus chassant en forêt fragmentée ne sont pas significatives ; cette apparente contradiction est certainement en lien avec le fait que les boisements en massifs homogènes sont à plus de 1000 m du gîte, alors que les alentours de ce dernier sont en majorité des prairies de pâtures avec des lambeaux de boisements.

• **Distances entre terrains de chasse pour un même individu**

Aucune étude antérieure ne mentionne l'existence de zones de chasse principales nettement séparées et éloignées les unes des autres. Sur notre site d'étude, le fait que 60 % des individus aient deux voire trois zones éloignées de 910 à 1990 m rend cette particularité non anecdotique. Ce fait est sans doute à mettre en relation avec les distances gîtes-terrains de chasse et les surfaces de chasse (cf. § Aires de chasse ci-dessous) supérieures à celles constatées dans des massifs forestiers homogènes et matures, habitats cités dans les autres travaux. Toutes ces constatations convergent vers l'hypothèse d'un habitat sub-optimal sur notre zone d'étude. Quel processus pourrait expliquer alors l'existence de ces zones de chasse éloignées pour un même individu ? Il est possible que le niveau plutôt faible de richesse trophique, associé à une forte instabilité dans le temps des peuplements forestiers (37 % de la surface convertie en résineux, dont la moitié ces 15 dernières années, plus l'exploitation fréquente des taillis pour le bois de chauffage), provoquent une compétition inter-individuelle sur les terrains de chasse plus forte que dans un milieu optimal ; si l'hypothèse de KERTH *et al.* (2001b) concernant la transmission des terrains de chasse entre adultes et jeunes est correcte, il se pourrait, lors de périodes de faible richesse trophique des habitats, que les juvéniles soient conduits à suivre plus d'un individu adulte (mère et autre adulte affilié socialement par exemple), étant ainsi amenés à fréquenter par la suite des zones différentes, et à les transmettre potentiellement à leur descendance.

• **Aires de chasse**

Le nombre de pointages retenus pour le calcul des aires Kernel varie selon les individus de 34 à 132 ; 2 individus (M63 et F69-2) ont des valeurs inférieures ou égales à 50, ce qui peut paraître faible. Dans une étude visant à déterminer la valeur minimale de pointages nécessaire à une évaluation fiable de l'aire Kernel 95 pour une espèce sédentaire à territoire limité, JAGER & PECHACEK (2002)

ont montré pour le pic tridactyle (*Picoides tridactylus*) que 30 pointages étaient suffisants.

Les surfaces utilisées sur notre site d'étude s'avèrent nettement supérieures à celles citées dans les autres travaux : les moyennes vont de $21 \pm 7,4$ ha (KERTH *et al.*, 2001) à $47,3 \pm 18,3$ ha (WAGNER *et al.*, 1997) pour les PCM de chasse. La comparaison avec les aires de chasse principales citées dans la littérature est plus délicate, les méthodes appliquées (moyenne harmonique) et les indices étant souvent différents et les facteurs de lissage non cités ; ALBRECHT *et al.* (2002) citent des moyennes harmoniques 90 de 56,9 et 25,4 ha pour 2 mâles, et de 23,1 et 16,5 ha pour 2 femelles, alors que leurs PCM de chasse sont respectivement de 68,2 et 29,8 ha, et de 19,9 et 21,4 ha, ce qui donne une proportion moyenne de l'aire de chasse principale par rapport au PCM de chasse de 90,4 %, c'est-à-dire trois fois supérieure à celle rencontrée sur notre site d'étude : il est probable que l'équivalent du facteur de lissage utilisé par ces auteurs soit supérieur au nôtre.

SCHOFIELD & MORRIS (2000) avaient déjà noté des surfaces de PCM inférieures pendant la période d'allaitement, alors que les surfaces de zones de chasse principales ne présentaient aucune variation saisonnière significative. Il semble qu'en période d'allaitement (juillet) les femelles réduisent leurs déplacements au sein de leur aire d'activité : concentrer la chasse sur les secteurs les plus favorables s'avère sans doute favorable à une optimisation de la balance énergétique.

• **Recouvrement inter-individuel des terrains de chasse**

KERTH *et al.* (2001b) ont émis l'hypothèse d'une transmission mère-fille des terrains de chasse chez *M. bechsteinii*, en observant une corrélation positive entre le taux de recouvrement inter-individuel des territoires et le degré de parenté. Il n'a malheureusement pas été possible d'effectuer des biopsies sur l'ensemble de la colonie pour une étude génétique. Dans le cas du groupe [F63, F65, M63] dont les zones de chasse principale se recouvrent partiellement sur les deux secteurs séparés de 1500 m, nous avons pu infirmer l'hypothèse d'une relation mère-fils entre F63 et M63, mais la relation avec F65 restant inconnue, plusieurs scénarios sont possibles (relation mère-fils entre F65 et M63 et mère-fille entre F65 et F63, ou simples liens sociaux sans parenté proche ...).

• **Rythme d'activité et comportement nocturne**

Selon KERTH & RECKARD (2003), il s'écoule en moyenne trois mois entre la découverte d'un gîte favorable par un individu de *M. bechsteinii* et son utilisation diurne par la colonie ; il y aurait recrutement des femelles « ignorantes »

par les femelles « informées » vers les gîtes favorables, le transfert d'informations s'effectuant sans doute lors des vols devant le gîte en cours d'occupation. Cette hypothèse s'accorde bien avec nos observations à l'aube de vols collectifs, avec comportements d'incitations visant soit à rentrer dans le gîte occupé la veille (autour duquel ces vols « sociaux » ont lieu), soit à rejoindre un autre gîte; comme illustration de ce dernier cas nous avons observé à l'aube un prolongement de l'activité de vol autour du gîte occupé la veille, avec attente de l'arrivée de « retardataires » pour un départ quasi synchronisé vers un autre gîte distant de plus d'un kilomètre, où la colonie est observée quelques minutes plus tard. L'émission de cris sociaux lors des vols collectifs autour du gîte tend à montrer que le transfert d'informations pourrait faire intervenir aussi bien la communication sonore que le comportement gestuel en vol ou à l'entrée du gîte (en début de regroupement il semble qu'il y ait une phase d'incertitude durant laquelle des individus se posent à l'entrée du gîte pour s'envoler aussitôt; lorsque plusieurs individus ont enfin pénétré à l'intérieur les suivants rentrent sans hésitation). Ainsi il semble bien que la décision de changer de gîte au sein d'une colonie s'opère à l'aube; la transmission d'une information aussi complexe au sein du gîte avant la sortie crépusculaire impliquerait un mode de communication acoustique et/ou gestuel élaboré d'autant qu'il nécessiterait une projection dans le temps de l'action décrite, et la symbolisation du gîte sélectionné (prouesses dont les abeilles *Apis mellifera* se révèlent capables pourtant [VON FRISCH, 1969]). L'hypothèse d'une incitation à réintégrer ou non un gîte occupé la veille, par une codification de cris sociaux et figures de vol effectués à l'aube par un groupe d'individus, est certainement celle qui explique le mieux les nombreuses observations de ce type concernant plusieurs espèces de chiroptères; cette caractéristique peut être ainsi exploitée lors de la recherche de gîtes diurnes au moyen de détecteurs d'ultrasons (LIMPENS, 1993).

• Sélection paysagère

La plupart des auteurs ont étudié l'espèce dans un contexte paysager de forêts feuillues en massifs de plusieurs centaines d'hectares (ALBRECHT *et al.*, 2002; KERTH *et al.*, 2001a; MESCHÉDE *et al.*, 2000; SCHLAPP, 1990; SCHOFIELD & MORRIS, 2000); dans tous ces cas les individus suivis fréquentaient très majoritairement ou exclusivement la forêt. KERTH *et al.* (2002) ont cependant mis en évidence une différence entre les individus d'une colonie installée en massif forestier compact (chasse presque exclusive en forêt), et ceux d'une autre colonie installée en forêt fragmentée (un tiers des points fréquentés par les 5 individus suivis se trouvait à l'extérieur des boisements). LÜTTMAN *et al.* (2003) ont eux aussi noté une différence entre les prairies (non évitées

par les animaux) et les champs cultivés (non fréquentés). Selon ALBRECHT *et al.* (2002), et contrairement à la plupart des autres auteurs, les peuplements de résineux peuvent constituer un habitat sélectionné positivement, pour peu qu'ils soient richement structurés (présence de trouées dans la canopée et d'une strate arbustive dense).

• Sélection de l'habitat

SCHOFIELD & MORRIS (2000) relèvent, contrairement à nos résultats, une sélection positive très significative des ruisseaux en sous-bois; sur notre zone d'étude les sols hygromorphes sont fréquentés en rapport avec leur disponibilité en mai et sélectionnés négativement en juillet-août, peut-être à cause de leur effet thermique négatif. Les zones humides sont souvent productives en insectes plus tôt en saison, grâce à un développement plus précoce des feuilles décalant la phénologie des folivores par rapport aux zones sèches (DAJOZ, 1998). Ceci pourrait expliquer cette différence: au printemps, la distribution non uniforme des insectes au sein des différents habitats conduit peut-être *M. bechsteinii* à plus fréquenter les forêts et prairies humides à cette saison par rapport à l'été.

DE JONG (1995) a étudié l'utilisation par 4 espèces de chiroptères d'un territoire forestier fragmenté par des zones cultivées; les milieux ouverts étaient évités, notamment par *M. nattereri* qui empruntait des corridors boisés au lieu de traverser les zones ouvertes dans 99% des cas. Dans notre étude la traversée de prairies ne semble pas être un facteur limitant: la femelle F69 qui volait régulièrement à découvert pour relier deux zones de chasse aurait pu éviter cette traversée par un court détour le long de la lisière, ce qu'elle n'a fait que très rarement; d'autre part tous les individus suivis ont fréquenté les milieux ouverts pour le transit, et de manière plus anecdotique pour la chasse. La représentativité des milieux ouverts dans les types paysagers fréquentés par les dix individus suivis de la colonie de Sauviat est à ce titre certainement liée de façon majoritaire à des trajets de transits entre parcelles forestières: pour les individus ne chassant pas en milieu forestier homogène (F63, M63, F64, F67, F68, F69), la probabilité qu'un pointage ait lieu lors d'un transit en prairie était forte; ceci renforce encore le caractère majoritaire de l'utilisation de l'espace forestier. LIMPENS & KAPTEYN (1991) proposent quatre hypothèses pour expliquer la fréquentation moindre des espaces ouverts par les chiroptères: (1) la portée faible du sonar rendant nécessaire la présence de repères verticaux dans l'espace de vol; (2) l'absence de couvert assurant la protection contre les prédateurs ou (3) contre le vent; (4) l'abondance plus forte des insectes à proximité des ligneux. *M. bechsteinii* a développé plusieurs types d'émissions sonar dont une est adaptée au milieu ouvert (BARATAUD, 2005a). Le vol par lumière faible pratiqué

lors de la sortie crépusculaire du gîte diurne est lent mais riche en crochets, lui donnant une allure «hésitante», alors que le vol au grand jour (voir observations § Rythme d'activité et comportement nocturne) est très différent : rapide, festonné et puissant ; dans les deux cas le comportement semble bien adapté à une réduction des risques de capture par un rapace en vol. Que ce soit pour se protéger du vent ou pour évoluer à proximité de leurs plantes-hôtes, les insectes volants sont plus abondants près du milieu forestier (DAJOZ, 1998) ; ainsi la sélection positive de l'habitat forestier par *M. bechsteinii* a certainement un lien avec une plus grande disponibilité de proies en forêt, liée avant tout à une biomasse végétale et une surface d'écotone très nettement supérieures (OTTO, 1998).

• Sélection des structures forestières

Il apparaît selon les résultats que la chasse des vespertillons de Bechstein suivis ne se déroule pas de manière aléatoire au sein d'une forêt. Toutes les variables sélectionnées positivement sont d'excellents indicateurs de l'hétérogénéité des structures verticales et horizontales d'un peuplement. ALBRECHT *et al.* (2002) avait déjà mis en évidence l'importance d'une forêt richement structurée, concluant que cette importance prévalait sur la nature des essences (feuillus *versus* résineux) ; il constatait que les vespertillons de Bechstein de sa zone d'étude (Haut-Palatinat, Allemagne) évitaient les forêts avec une couverture de 100 % dans l'étage arboré supérieur, au profit de celles ayant une dominance inférieure, et recherchaient les zones riches en trouées sans doute parce qu'elles s'avéraient mieux fournies en sous-strates. Il semble en effet que la nature de l'essence ne soit pas le principal facteur limitant Elle doit cependant jouer un rôle dans la biomasse disponible et sa répartition dans le temps : les feuillus nourrissent un cortège d'insectes phytophages plus riche et d'une disponibilité plus constante que les résineux (soumis surtout à des infestations cycliques espacées de plusieurs années). Dans une étude sur les espèces d'insectes phytophages (4 ordres échantillonnés : coléoptères, lépidoptères, homoptères et hétéroptères) associées aux arbres, SOUTHWOOD (1961) montre que les essences les plus riches sont les chênes *Quercus* sp. (284 espèces d'insectes associés), les saules *Salix* sp. (266 espèces) et les bouleaux *Betula* sp. (229 espèces) ; le résineux le plus riche est le pin sylvestre *Pinus sylvestris* (91 espèces), l'épicéa *Picea abies* arrivant en seconde position avec 37 espèces ; les essences introduites sont d'autant plus pauvres en entomofaune qu'elles se situent loin de leur zone de répartition naturelle, qu'elles sont éloignées phylogénétiquement des essences présentes naturellement sur la zone d'introduction, et que leur implantation est récente.

Régime alimentaire

Les résultats obtenus dans le Limousin sont comparables aux données publiées en Allemagne par WOLZ (1993a, b) pour la Bavière (Tableau 18), et TAAKE (1992) pour la Westphalie et la Basse-Saxe. Composé d'un large spectre de proies (11 ordres), le régime alimentaire du vespertillon de Bechstein est dominé par des espèces ne volant pas ou peu la nuit (Gryllidae, dermoptères, chenilles de lépidoptères, brachycères, opilions), présentes dans 79,2 % des crottes analysées (contre 85,1 % pour WOLZ). Si l'hypothèse des Oedemeridae, peu enclins au vol nocturne, s'avère correcte et que l'on intègre dans ce calcul les coléoptères, la valeur grimpe à 98,3 %. Autrement dit, il est très probable que la majorité des individus optent pour une chasse dite de «glanage» sur le substrat, feuillage ou branchages.

Les coléoptères jouent un rôle très important avec un tiers du volume des taxons consommés (présents dans 63,3 % des crottes analysées, contre 36,2 % en Bavière (WOLZ, 1993b). Si l'hypothèse des Oedemeridae est juste, il s'agit d'espèces d'autant plus abondantes que la quantité de bois mort en forêt est importante ; le bois pourrissant est effectivement omniprésent sur la zone d'étude depuis la tempête de 1999. Il pourrait donc s'agir d'une spécialisation ponctuelle sur un type de proie rendu abondant suite à une perturbation du milieu forestier. Parmi les espèces potentielles à activité crépusculaire et/ou nocturne, citons *Nacerdes carniolica* ou *Oedemera femoralis*, observées ou potentiellement présentes sur la zone d'étude. Il est également possible que des espèces diurnes soient consommées, des individus de *M. bechsteinii* ayant été observés près du gîte de mise bas, au crépuscule, entrant dans le feuillage en bousculant les feuilles afin de provoquer l'envol d'insectes au repos. BRUNEAU DE MIRÉ (2002), grâce à un suivi entomologique sur des parcelles de la forêt de Fontainebleau, constate une augmentation significative de l'abondance et de la diversité des coléoptères saproxyliques après éclaircie par la tempête de 1999 ; l'indice de Shannon pour les coléoptères et les lépidoptères nocturnes reste toujours inférieur en futaie dense par rapport aux futaies avec trouées. La fréquence d'apparition des chenilles dans le guano de vespertillons à Sauviat (34,2 %) est comparable aux valeurs observées en Bavière (42,4 %). Ce type de proie peut être prélevé soit sur le substrat, soit (pour les chenilles de tordeuses par exemple, abondantes cette année-là) lors de leur descente « en rappel » le long d'un fil de soie du feuillage jusqu'au sol où a lieu la nymphose ; en effet à ce moment précis, la proie est certainement plus facile à détecter que sur une feuille ou une branche ; cette technique supposée pourrait être qualifiée de «glanage aérien». Concernant les imagos de lépidoptères, WOLZ note en Bavière leur présence dans 97,2 % des crottes analysées, alors qu'ils n'apparaissent que dans 40 % des crottes à Valléas

Tableau 18: Comparaison des fréquences obtenues (nombres de crottes avec au moins un fragment du taxon correspondant) à Sauviat, Limousin, et en Bavière (WOLZ, 1993b).

Taxons	Occurrences en n. (sur 120 crottes analysées) Sauviat	Occurrence en % Sauviat	Occurrence en % Bavière
NEVROPTERA	1	0.8	46.3
ORTHOPTERA	25	20.8	24.9
DERMAPTERA	44	36.7	20.9
HETEROPTERA	1	0.8	15.8
COLEOPTERA	76	63.3	36.2
DICTYOPTERA	0	0.0	28.2
HOMOPTERA	0	0.0	27.1
LEPIDOPTERA imago	48	40.0	97.3
LEPIDOPTERA larvae	41	34.2	42.4
Total DIPTERA	79	65.8	87
NEMATOCERA	36	30.0	48.6
BRACHYCERA	64	53.3	61
SIPHONAPTERA	2	1.7	-
HYMENOPTERA	3	2.5	18.6
ARANEAE	12	10.0	37.3
OPILIONES	24	20.0	19.8
CHILOPODA	0	0.0	26

(valeurs calculées en prenant également en compte les crottes ne contenant que des écailles).

Les araignées sont très rarement capturées à Sauviat (10% de fréquence), alors qu'elles apparaissent dans 37,3% des crottes en Bavière.

CONCLUSION

Analyse de la situation de la colonie de Sauviat, perspectives de gestion

Les habitats forestiers considérés comme favorables (feuillus âgés de plus de 80 ans) sont très minoritaires (3,2%) sur notre zone d'étude, ils sont de plus concentrés dans les zones hygromorphes (d'exploitation économique moins aisée) qui sont sélectionnées négativement par les vespertillons de Bechstein suivis. Les boisements restants sont soit défavorables (résineux et jeunes peuplements), soit sub-optimaux (taillis purs, taillis sous futaie et jeunes futaies); ce sont pourtant ces derniers qui sont effectivement utilisés par la colonie.

Il est probable que leur ouverture par taches allant de la simple trouée à la clairière de plus de 500 m² grâce aux chablis de la tempête de 1999 a joué un rôle positif dans leur productivité en arthropodes liés aux végétaux pionniers des éclaircies forestières. Ce phénomène se produisant avec un retard d'au moins deux ans (développement des sous-strates végétales pionnières

à partir de 2000, et du cortège d'arthropodes associés surtout à partir de 2001), cela coïncide parfaitement avec le début d'augmentation démographique de la colonie de *M. bechsteinii* observé en 2002.

Si cette hypothèse est exacte, et que la croissance des effectifs de la colonie depuis 2002 est liée à ce facteur, cette évolution va assez rapidement s'enrayer voire s'inverser: beaucoup de parcelles de feuillus touchées par des chablis sont progressivement coupées à blanc, pour repartir en taillis ou être converties en plantations de douglas; dans les deux cas ce sont des terrains de chasse perdus, au mieux pour les 20 à 25 ans à venir. Pour exemple, à l'intérieur du PCM global de 486 ha qui ne comprenait au moment de l'étude que 151 ha d'habitats forestiers sélectionnés positivement, 14 ha de boisements favorables (et utilisés par les individus suivis) ont été coupés dans le seul hiver qui a suivi, ce qui porte la surface utilisable en 2005 à 137 ha; des relevés d'après photo aérienne et notes de terrain datant de 1985 indiquent une surface de 280 ha pour ces mêmes types d'habitats favorables, ce qui signifie une perte de 51% de surface utilisable en 20 ans (convertie en plantations de résineux). Cette évolution négative pourrait expliquer l'état initial des effectifs de la colonie, semblant proche du minimum viable jusqu'en 2001; elle donne par contre encore plus de force aux effets positifs sur ces mêmes effectifs après 2001, produits probablement par l'enrichissement structurel et trophique des peuplements, provoqué par la tempête: cela indiquerait que l'aspect

qualitatif des peuplements prime sur l'effet «grand massif homogène»: une surface de 150 ha d'habitats forestiers favorables, même légèrement fractionnés et dispersés sur une zone de 500 ha, peut permettre à une colonie de survivre et même de croître rapidement.

Il est également possible que l'interpénétration en mosaïque fine de petites prairies de pâture et fauche au sein du milieu forestier augmente les ressources alimentaires pour le vespertilion de Bechstein. L'apport de l'entomofaune liée aux déjections du bétail et à la végétation herbacée pourrait pallier le manque de productivité des boisements sub-optimaux. C'est peut-être cette configuration qui a permis le maintien de la colonie de Sauviat jusqu'en 1999.

Si *M. bechsteinii* se révèle être effectivement une espèce très spécialisée et peu adaptable, et que la gestion forestière pratiquée perdure, alors une régression (ou un fractionnement, un décantonnement?) de la colonie étudiée est prédictible dans les années à venir. Ainsi nous recommandons les mesures de gestion suivantes :

- favoriser la futaie avec les chênes pédonculés et sessiles comme essences dominantes,
- conserver en permanence une surface minimale de 150 ha de peuplements feuillus âgés de plus de 60 ans pour les arbres de futaie, et d'au moins 25 ans pour les cépées,
- proscrire les coupes de futaie laissant moins de 50 tiges de semenciers à l'hectare, et d'une superficie supérieure à 2 ha,
- exploiter les taillis purs de châtaigniers par parquets d'un hectare au plus, avec enrichissement en hêtre et chêne dans les trouées et clairières,
- lorsque l'essence dominante le permet (hêtre, sapin pectiné, douglas), passer progressivement en futaie irrégulière, si possible pied par pied, ou à défaut en petits parquets.

REMERCIEMENTS

La majeure partie de cette étude (télémétrie) a été réalisée grâce au soutien financier du Conservatoire des Espaces Naturels du Limousin; elle a obtenu aussi le soutien logistique du Parc Naturel Régional du Morvan, de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun, du Groupe Mammalogique et Herpétologique du Limousin et de la Coordination Mammalogique du Nord de la France; la partie régime alimentaire (réalisée par Alain Lugon) a été financée par la Société Française d'Etude et de Protection des Mammifères. De nombreux amis ont collaboré à ce programme, en apportant leur expérience, leur aide logistique et/ou physique sur le terrain: Julien Barataud, Mathieu Bonhomme, Pascal Giosa, Sylvie Giosa, Cédric

Guillaume, Marc Kerhervé, Serge Mazaud, Sébastien Roué, Stéphane Roué ont activement participé à une ou plusieurs nuits de télémétrie; Grégory Beuneux, Vincent Cohez, Eric Petit, Christophe Rideau, Manuel Ruedi, Sébastien Roué, Stéphane Roué, François Schwaab, Laurent Tillon ont fourni de la documentation et/ou du matériel; Michel Jay (C.T.I.F.L.) a fourni les capteurs thermiques et extrait les données brutes de températures de l'arbre-gîte Pc1; Marie-Jo Savage et Annie Carlue ont assuré la traduction des publications en langue allemande, rendant ainsi leur contenu accessible aux auteurs; Laurent Chabrol (Société Entomologique du Limousin) a fourni les renseignements sur la biologie des coléoptères Oedemeridae; Gerald Kerth (université de Zurich - Suisse) a très cordialement effectué les analyses génétiques des individus F63 et M63. Les restes de coléoptères ont été examinés par MM. Emmanuel Wermeille et Gilles Carron. Lucia Pollini a revu les fragments de diptères. Plusieurs fragments (Gryllidae notamment) ont été déterminés sur la base des collections du Musée d'histoire naturelle de Neuchâtel, avec l'aide de Jean-Paul Haenni. Enfin, des restes de Raphidioptère ont été déterminés par Jean-Paul Reding.

Nous vous remercions tous chaleureusement.

RESUME

Myotis bechsteinii est considéré comme une espèce rare en Europe, et inféodée aux grands massifs feuillus matures à âgés. La seule colonie connue en région Limousin (nord-ouest du Massif Central - France) est insérée dans un paysage semi-ouvert où la forêt est en majorité jeune et très fragmentée. Or la colonie affiche depuis l'année 2000 une augmentation d'effectifs de 110 % sur 6 ans. Afin d'élucider cette apparente contradiction, et en complément d'un suivi précis de la colonie en gîtes depuis 1999, nous avons réalisé en 2004 le suivi télémétrique de 10 individus et l'analyse du régime alimentaire de mai à août. Les résultats confirment le caractère forestier de l'espèce, en mettant en évidence une sélection positive des zones de trouées créées par la tempête de décembre 1999; le facteur favorisant semble être la richesse des strates herbacées et arbustives, qui génèrent une entomofaune abondante et diversifiée; la présence de bois mort entraîne aussi l'abondance d'insectes saproxyliques présents dans le régime alimentaire. Ces caractéristiques sont communes à celles d'une forêt naturelle – avec la stabilité en moins, puisque ces conditions s'avèrent temporaires. Les exigences écologiques du vespertilion de Bechstein sont analysées à la lumière des éléments disponibles permettant de comparer l'évolution parallèle des populations de ce chiroptère et de l'habitat forestier en Europe.

BIBLIOGRAPHIE

- AEBISCHER N.J., P.A. ROBERTSON & R.E. KENWARD. 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology* 74(5): 1313-1325.
- ALBRECHT, K., M. HAMMER, N. HOLZHAIDER & J. HOLZHAIDER. 2002. Telemetrische Untersuchungen zum Nahrungshabitatanspruch der Bechsteinfledermäusen (*Myotis bechsteinii*) in Nadelwäldern bei Amberg in der Oberpfalz. In: *Ökologie, Wanderrungen und Genetik von Fledermäusen in Wäldern – Untersuchungen als Grundlage für den Fledermausschutz*, Schriftenreihe Landschaftspflege Naturschutz, Bundesamt für Naturschutz, Bonn: 131-140.
- BARCLAY, R.M.R. 1995. Effects of weather and age on reproduction and survival on female big brown bats, *Eptesicus fuscus*. Abstracts of the 10th International Bat Research Conference, Boston University: 202.
- BONTADINA, F. & B. NAEF-DAENZER. 2002. Analysing spatial data of different accuracy: The case of greater horseshoe bats foraging. In: BONTADINA, F. Conservation ecology of horseshoe bats. PhD Thesis, 184 pp.
- BRUNEAU DE MIRE, P. 2002. L'homme est-il une menace pour la biodiversité? *Insectes* 125(2): 3-6.
- CRETTENAND, Y. & N. VIANIN. 1992. Le poids du foetus contraint-il les femelles de grands rhinolophes (*Rhinolophus ferrumequinum*) à des phases de torpeur en milieu et fin de gravidité? Réplication des expériences de RANSOME (1973). Travail de certificat de zoologie, Université de Lausanne, 69 pp.
- DAJOZ, R. 1998. Les insectes et la forêt. Tec & Doc éd., 594 pp.
- DE JONG, J. 1995. Habitat use and species richness of bats in a patchy landscape. *Acta Theriologica* 40 (3): 237-248.
- ENTWISTLE, A.C. 1995. Consequences of roost selection in *P. auritus*. Abstracts of the 10th International Bat Research Conference, Boston University: 108.
- FITZSIMONS, P., D. HILL & F. GREENAWAY. 2002. Patterns of habitat use by female Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*) from a maternity colony in a British woodland. School of Biological Sciences, University of Sussex. Report, 21 pp.
- FUHRMANN, M., C. SCHREIBER & J. TAUCHERT. 2002. Telemetrische Untersuchungen an Bechsteinfledermäusen (*Myotis bechsteinii*) und Kleinen Abendseglern (*Nyctalus leisleri*) im Oberurseler Stadtwald und Umgebung (Hochtaunuskreis). In: *Ökologie, Wanderrungen und Genetik von Fledermäusen in Wäldern – Untersuchungen als Grundlage für den Fledermausschutz*, Schriftenreihe Landschaftspflege Naturschutz, Bundesamt für Naturschutz, Bonn: 131-140.
- GESSNER, B. & M. WEISHAAR. 2003. Vorläufige Ergebnisse des Beringung der Bechsteinfledermaus (*Myotis bechsteinii*) in der Region Trier. *Dendrocopos* 30: 9-16.
- HUET, R. 2001. Les chiroptères de la Directive Habitats: le Murin de Bechstein *M. bechsteinii* (Kuhl, 1817). *Arvicola* 13 (2): 35-38.
- JAGER, J. & G. PECHACEK. 2002. Minimum sample size for kernel based home-range calculation in the Three-toed Woodpecker *Picoides tridactylus*. *Journal for ornithology* 143(4): 416-423.
- KERTH, G. 1998. Sozialverhalten und genetische Populationsstruktur bei der Bechsteinfledermaus (*Myotis bechsteinii*). Berlin, 130 pp.
- KERTH, G. & B. KÖNIG. 1996. Transponder and an infrared-videocamera as method used in a fieldstudy on the social behaviour of Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Myotis* 34: 27-34.
- KERTH, G. & B. KÖNIG. 1999. Fission, fusion and nonrandom associations in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behaviour* 136: 1187-1202.
- KERTH, G. & K. RECKARDT. 2003. Information transfer about roosts in female Bechstein's bats: an experimental field study. *Proceedings Royal Society London B*. 270: 511-515.
- KERTH, G., M. WAGNER & B. KÖNIG. 2001a. Roosting together, foraging apart: information transfer about food is unlikely to explain sociality in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behavioral Ecology Sociobiology* 50: 283-291.
- KERTH, G., M. WAGNER, K. WEISSMAN & B. KOENIG. 2002. Habitat und Quartiernutzung bei der Bechsteinfledermaus: Hinweise für den Artenschutz. In: Abschlussbericht des Forschungs- und Entwicklungsvorhaben (F+E) "Untersuchungen zur Ökologie von Fledermäusen in Wäldern unter besonderer Berücksichtigung wandernder Arten und Formulierung von Empfehlungen für ihren Schutz. Schriftenreihe des Deutschen Bundesamt für Naturschutz, Bonn.
- KERTH, G., K. WEISSMANN & B. KÖNIG. 2001b. Day roost selection in female Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*): a field experiment to determine the influence of roost temperature. *Oecologia* 126: 1-9.
- KUNZ, T.H. 1988. *Ecological and behaviour methods for the study of bats*. Smithsonian Institution Press, Washington, 533 pp.
- LIMPENS, H.J.G.A. 1993. Bat-detectors in a detailed bat-survey: a method. *Proceedings of the first European Bat Detector Workshop*. K. KAPTEYN (ed.). Netherlands Bat Research Foundation. Amsterdam: 91-104.
- LIMPENS, H.J.G.A & K. KAPTEYN 1991. Bats, their behaviour and linear landscape elements. *Myotis* 29: 39-48.
- LÜTTMANN, J., M. WEISHAAR & B. GESSNER, unter Mitarbeit von M. FUHRMANN und J. TAUCHERT (Gelände 2001). 2003. Nächtliche Aufenthaltsgebiete und Jagdverhalten von Kolonien der Bechsteinfledermaus (*Myotis bechsteinii*) im Gutland. *Dendrocopos* 30: 17-27.
- MCANEY, C.M., C. SHIEL, C. SULLIVAN & J. FAIRLEY. 1991. *The analysis of bat droppings*. The Mammal Society, London. 48 pp.
- MESCHEDÉ, A. & K.-G. HELLER. 2000. Ökologie und Schutz von Fledermäusen in Wäldern unter besonderer Berücksichtigung wandernder Arten. *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz*, Heft 66, Bonn, 374 pp.
- OTTO, H. J. 1998. *Ecologie forestière*. IDF Eds. 397 pp.
- RANSOME, R.D. & T.P. MC OWAT. 1994. Birth timing and population changes in greater horseshoe bat colonies (*Rhinolophus ferrumequinum*) are synchronized by climatic temperatures. *Zoological Journal Linnean Society* 1212: 337-351.
- SCHLAPP, G. 1990. Populationsdichte und Habitatansprüche der Bechstein-Fledermaus *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1818) im Steigerwald (Forstamt Ebrach). *Myotis* 28: 39-59.
- SCHOFIELD, H.W., F. GREENAWAY & C.J. MORRIS. 1997. Preliminary studies on Bechstein's bat. *The Vincent Wildlife Trust*. Review of 1996: 71-73.
- SCHOFIELD, H.W. & C.J. MORRIS. 2000. Ranging behaviour and habitat preferences of females Bechstein's bat, *Myotis*

- bechsteinii* (Kuhl, 1818), in summer. *The Vincent Wildlife Trust*. Report, 26 pp.
- SHIEL, C., C.M. MCANEY, C. SULLIVAN & J. FAIRLEY. 1997. *Identification of arthropod fragments in bat droppings*. The Mammal Society, London, 1-56.
- SOUTHWOOD, T.R.E. 1961. The number of species of insect associated with various trees. *Journal of animal ecology* 30 (1): 1-8.
- TAAKE, K.H. 1992. Strategien der Ressourcennutzung an Waldgewässern jagender Fledermäuse (Chiroptera: Vespertilionidae). *Myotis* 30: 7-74.
- VON FRISCH, K. 1969. *Vie et mœurs des abeilles*. Albin Michel éd. 255 pp.
- WAGNER, M., G. KERTH & B. KÖNIG. 1997. Jagdverhalten und Raumnutzung von Bechsteinfledermäusen in unterschiedlichen Lebensräumen. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 90: 397.
- WOLZ, I. 1992. Zür Ökologie des Bechsteinfledermaus *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1818). Erlangung des Doktorgrades. Naturwissenschaftlichen Fakultäten des Friedrich-Alexander-Universität. 136 pp.
- WOLZ, I. 1993a. Untersuchungen zur Nachweisbarkeit von Beutetierfragmenten im Kot von *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1818). *Myotis* 31: 5-25.
- WOLZ, I. 1993b. Das Beutespektrum der Bechsteinfledermaus *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1818), ermittelt aus Kotanalysen. *Myotis* 31: 27-68.
- WORTON, B.J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70 (1): 164-170.