

- Beuneux G., Courtois J.Y. & Rist D., 2010. La Grande noctule (*Nyctalus lasiopterus*) en milieu forestier en Corse : bilan des connaissances sur les arbres-gîtes et les territoires de chasse fréquentés. *Symbioses*, N.S. 25 : 1-8.
- Destre R., 2008. La Grande Noctule - *Nyctalus lasiopterus* (Schreber, 1780) dans le département de la Lozère. *Vespère*, 1 : 59-63.
- Dietz C., Helversen O. von & Nill D., 2007. *Handbuch der Fledermäuse Europas und Nordwestafrikas. Biologie, Kennzeichen, Gefährdung*. Franckh-Kosmos, Stuttgart, 399p.
- Duquet M. & Nadal R., 2012. La capture des chauves-souris par des rapaces diurnes en France : essai de synthèse. *Ornithos*, 19(3) : 184-195.
- Estók P., 2007. Seasonal changes in the sex ratio of *Nyctalus* species in north-east Hungary. *Acta Zool. Acad. Scient. Hung.*, 53(1) : 89-95.
- Estók P., Gombkötő P. & Cserkés T., 2007. Roosting behaviour of the Greater noctule *Nyctalus lasiopterus* Schreber, 1780 (Chiroptera, Vespertilionidae) in Hungary as revealed by radio-tracking. *Mammalia*, 71(1) : 86-88.
- Haquart A., Bayle P., Cosson E. & Rombaut D., 1997. Chiroptères observés dans les départements des Bouches-du-Rhône et du Var. *Faune Provence*, 18 : 13-32.
- Ibáñez C., Guillen A. & Bogdanowicz W., 2004. *Nyctalus lasiopterus* (Schreber, 1780). Riesenabendsegler. in : F. Krapp (ed.) : *Handbuch der Säugetiere Europas. Band 4 : Fledertiere. Teil II : Chiroptera II Vespertilionidae 2, Molossidae, Nycteridae*. Aula-Verlag, Wiesbaden, 695-716.
- Ibáñez C., Guillen A., Agirre-Mendi P.T., Juste J., Schreur G., Cordero A.I. & Popa-Lisseanu A.G., 2009. Sexual segregation in Iberian noctule bats. *J. Mammal.*, 90(1) : 235-243.
- IUCN, 2012. IUCN Red list of threatened species. Version 2012.2. <www.iucnredlist.org>. consultée le 30.01.2013
- Laurent P., 1941. Observations sur les Chéiroptères du midi de la France appartenant à la collection Siépi. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, 1 : 290-305.
- Lecoq V., 2006. Diagnostic chiroptérologique sur les sites du projet éolien du Carladez - communes de Thérondels, Mur-de-Barrez, Brommat et Taussac (Aveyron). EKO-LOGIK - CREN Midi-Pyrénées - Groupe Chiroptères de Midi-Pyrénées, Millau - Toulouse, 30p.
- Liozon, R., 2004. Grande noctule en Aveyron. *Kawa Sorix*, 2 : 4
- Nicolas, N., 1988. Une Grande noctule (*Nyctalus lasiopterus*) en Bretagne. *Mammalia*, 52(4) : 599-600.
- Popa-Lisseanu A.G., 2007. Roosting behaviour, foraging ecology and the enigmatic dietary habits of the aerial-hawking bat *Nyctalus lasiopterus*. PhD Thesis, Univ. Sevilla, Sevilla, 142p.
- Saint Girons M.C., 1973. *Les Mammifères de France et du Bénélux (faune marine exceptée)*. Doin, Paris, 481p.
- Sané F., 2008. La Grande noctule *Nyctalus lasiopterus* (Schreber, 1780) en Lozère : résultats d'une semaine de suivi radiotéléométrique. *Vespère*, 1 : 21-35.
- Uhrin M., Kaňuch P., Benda P., Hapl E., Verbeek H.D.J., Krištin A., Krištofik J., Mašán P. & Andreas M., 2006. On the Greater noctule (*Nyctalus lasiopterus*) in central Slovakia. *Vespertilio*, 9-10 : 183-192.
- UICN - MNHN - SFEPM - ONCFS, 2011. *Liste rouge des espèces menacées en France. Mammifères de France métropolitaine*. UICN Comité Français, Paris, 12p.
- Marie-Jo DUBOURG-SAVAGE¹, Joël BEC¹ & Lionel GACHES¹
¹ Conservatoire d'Espaces Naturels - Groupe Chiroptères de Midi-Pyrénées, 75 voie du TOEC, 31076 Toulouse cedex 3, chirosavage@gmail.com

Pourquoi certaines espèces de chauves-souris s'associent-elles en essaims mixtes durant la mise bas et l'élevage des jeunes ? Exemple en Limousin.

Durant la période printanière et estivale les Chiroptères européens forment des colonies de mise bas composées plus ou moins exclusivement de femelles matures et de subadultes (Ransome 1990). La plupart des espèces forment des groupes monospécifiques (Racey & Entwistle 2000), mais quelques espèces se regroupent parfois en colonies mixtes. Le partage de gîte par plusieurs espèces est assez fréquent dans les grottes qui présentent des conditions variables favorables à un peuplement plurispécifique (Altringham 2011). Cette simple association découle généralement de la recherche convergente de caractéristiques précises et de la rareté des gîtes optimaux. Mais la constance de certaines associations en essaims mixtes, quelles que soient les régions, semble indiquer une causalité moins passive.

Les combinaisons spécifiques observées couramment impliquent *Rhinolophus ferrumequinum*, *R. euryale*, *R. mehelyi*, *Myotis emarginatus*, *M. capaccinii*, *M. myotis*, *M. blythii* et *Miniopterus schreibersii*.

En France, ces associations ne sont pas systématiques mais très fréquentes. En Lorraine, 17 des 35 colonies connues de *M. emarginatus* sont associés essentiellement avec *R. ferrumequinum* (CPEPESC Lorraine 2009). En Midi-Pyrénées, 5 des 8 colonies de *Miniopterus schreibersii* sont associées à *Myotis myotis/blythii* et à *R. euryale* ; les 25 colonies de *M.*

emarginatus sont mixtes : 17 sont associées à *R. ferrumequinum* et 9 à *R. euryale* (Bodin 2011). En Limousin les deux colonies de *M. schreibersii* sont associées à *M. myotis/blythii* et à *R. euryale* ; 9 des 10 colonies de *M. emarginatus* sont associés à *R. ferrumequinum* ; 11 des 14 colonies de *R. ferrumequinum* sont associées à *M. emarginatus* ou *R. euryale* (GMHL non publié).

Alors que nombre d'études monospécifiques ont montré l'intérêt pour les chauves-souris de former des colonies populeuses (e.g. Racey & Entwistle 2000, Altringham 2011), rares sont les travaux sur les associations plurispécifiques et leurs déterminants. Certaines de ces associations ont peut-être un lien avec la proximité phylogénétique, pour *M. myotis* et *M. blythii* par exemple. Pour les autres, aucune hypothèse convaincante n'a été proposée.

Des observations réalisées depuis plus de vingt ans lors des comptages des populations reproductrices dans les gîtes de mise bas de la région Limousin (nord-ouest du Massif Central de la France), nous ont permis de comparer différents paramètres liés au types de gîtes, aux phénologies de la mise bas et au comportement des juvéniles pendant la nuit. Cet ensemble de données a peu à peu construit une démarche euristique venant étayer une hypothèse capable d'expliquer au mieux ces associations.

Caractéristiques des chauves-souris qui forment des essaims mixtes

1 - Toutes ces espèces occupent des gîtes avec un volume important (grottes, combles de bâtiments,...). Cette caractéristique a des implications sur le plan énergétique, les déperditions caloriques étant souvent plus importantes dans un grand volume d'air. Comme nous avons pu l'observer à de nombreuses reprises, les adultes partent en chasse en laissant leurs jeunes nouveaux-nés une bonne partie de la nuit ; or cette absence brutale de masse corporelle dans un gîte volumineux peut provoquer une baisse rapide de température et par suite une baisse du métabolisme des juvéniles préjudiciable à leur développement.

2 - Ces espèces présentent généralement une différence de masse corporelle des adultes. Outre l'évitement d'une forte compétition spécifique, l'avantage pour les espèces de grande taille, *Myotis myotis* / *blythii* ou *R. ferrumequinum*, pourrait être de bénéficier de la thermogenèse des espèces de petite taille, souvent plus nombreuses comme *M. emarginatus* et surtout *Miniopterus schreibersii*.

3 - Ces espèces diffèrent quant à la période de mise bas. Nos observations sur *M. myotis* & *M. schreibersii*, *M. myotis* & *R. euryale*, *R. ferrumequinum* & *M. emarginatus* montrent que la date moyenne de mise-bas est plus précoce d'au moins dix jours pour la première des deux espèces associées, qui est aussi la plus grosse. Ainsi, en l'absence des adultes, les nouveaux-nés tardifs peuvent bénéficier de la chaleur dégagée par les juvéniles précoces, plus gros et déjà thermorégulés. Les nouveaux-nés de l'espèce précoce n'auraient pas le même avantage durant leur période de dépendance thermique, mais ils sont plus gros à la naissance et pourraient de ce fait être moins vulnérables. La grande espèce est cependant favorisée en journée par l'effet thermique positif de la biomasse des femelles (parfois plus nombreuses) de la petite espèce : lors de la gestation pour les adultes et après la mise bas pour les juvéniles non thermorégulés. Ce pourrait donc être une association à bénéfices mutuels.

4 - Après la sortie crépusculaire des adultes, les juvéniles des deux espèces sont mélangés ; parfois ceux qui appartiennent à l'espèce plus précoce forment un cercle plus ou moins régulier autour des plus jeunes, le tout en formation très compacte. Durant la journée la mixité est à géométrie très variable et les adultes sont généralement au contact de leurs jeunes. La réorganisation se déroule en fin d'après-midi, peu avant le départ des adultes, comme nous l'avons observé chez plusieurs espèces dans divers gîtes de Corrèze (vieux moulin, viaduc creux, grotte naturelle).

Discussion

Plusieurs études ont montré que la présence d'une espèce populeuse dans un gîte peut élever la température de ce dernier jusqu'à 10°C localement (Altringham 2011). Cette température favorise la croissance des jeunes (Tuttle & Stevenson 1982) par facilitation de la digestion et de l'assimilation (Kunz & Hood 2000) et réduction du coût de la thermorégulation (Speakman & Thomas 2003). En peuplement



plurispecific, la température plus élevée dans un gîte grâce à la présence d'une espèce populeuse peut bénéficier à une autre espèce. Ainsi *Miniopterus australis* est toujours associé à "*M. schreibersii*" en limite sud d'aire de répartition (Dwyer 1968), la reproduction de *Myotis grisescens* est favorisée par la présence de *M. austroriparius* (Tuttle 1976). Les espèces de petite taille (à la surface d'échange proportionnellement plus importante, donc à la déperdition calorique plus rapide) trouveraient un bénéfice thermique à s'associer à des essaims d'espèces plus grosses et à mise bas plus précoce dans les gîtes à grand volume (*M. capaccinii*, espèce la plus précoce (Cosson 2001) constitue une exception). En prenant pour exemple l'association entre *Rhinolophus ferrumequinum* et *Myotis emarginatus*, de jour les femelles adultes gestantes ou allaitantes de *M. emarginatus*, peu mobiles, sont une source thermique stable pour les juvéniles de *R. ferrumequinum* (dont les adultes sont très mobiles et laissent souvent les juvéniles au milieu des adultes de l'autre espèce) ; de nuit ce serait l'inverse : les juvéniles de *R. ferrumequinum* (plus âgés - donc thermorégulés et à biomasse plus importante) communiqueraient leur chaleur aux juvéniles de *M. emarginatus* qui ne sont pas encore thermorégulés (Kunz 1987). Cette formation de crèches mixtes n'est pas une association passive. Dans une grotte des Hautes-Pyrénées, des femelles de *R. ferrumequinum* ont été observées déposant leur jeune dans l'essaim de *M. emarginatus*, avant de partir chasser (Bodin 2011).

Certaines colonies d'espèces à mise bas tardive sont monospécifiques. Mais les quelques cas connus concernent des groupes populeux (plusieurs centaines ou milliers d'individus) ; le choix d'un gîte chaud et à bonne isolation thermique, associé à la masse corporelle de tels essaims, estompe sans doute les pertes caloriques.

Il existe aussi quelques cas où le comportement nocturne de mélange interspécifique des juvéniles n'est pas observé de manière flagrante et constante : c'est le cas notamment au Gouffre de La Fage (Corrèze), qui concerne des cloches fermées en fond de grotte chaude rassemblant plusieurs milliers d'individus. Dans cette grotte, les essaims (*Miniopterus schreibersii*, *Myotis myotis* / *blythii* et

Rhinolophus euryale) sont souvent plus ou moins séparés en journée dans des endroits moins chauds et mieux ventilés ; ce n'est qu'en fin d'après-midi, une à deux heures avant leur sortie en chasse, que des milliers d'adultes transportent leur jeune sur 400m de galerie dans une même voûte en cloche située dans la partie la plus chaude.

Il semble donc que ce schéma d'interactions sociales s'adapte aux conditions locales, avec la température comme facteur explicatif récurrent. Malgré leur plus faible volume, les gîtes arboricoles n'échappent pas à ce patron avec des essaims mixtes formés par *Nyctalus noctula*, *N. leisleri* et *Myotis daubentonii* (Červený & Bürger 1989)...

Enfin, les espèces qui forment des essaims mixtes en Limousin ne sont pas en compétition pour les ressources autour du gîte car elles présentent des régimes alimentaires très différents (e.g. Beck 1994-1995). Ainsi, par exemple *M. myotis* et *M. blythii*, espèces jumelles qui sont pourtant souvent associées, présentent un comportement de chasse différencié et consomment principalement des coléoptères capturés au sol pour la première, des orthoptères prélevés sur la végétation pour la seconde (Arlettaz 1995, 1996, Arlettaz *et al.* 1997).

Conclusion

La température au gîte, par son influence notable sur les coûts métaboliques pour les chauves-souris, apparaît comme la cause principale de formation de colonies mixtes avec bénéfice réciproque pour les espèces ainsi associées. Une croissance stable est certainement un des éléments cruciaux de la survie des nouveau-nés, notamment durant leurs deux premières semaines. Il est plausible que cet impératif ait généré la sélection de comportements sociaux interspécifiques. Les mécanismes proximaux de tels comportements mériteraient d'être étudiés.

Bibliographie

- Altringham J.D., 2011. *Bats. From evolution to conservation*. Oxford Univ. Press, Oxford, 324p.
- Arlettaz R., 1995. *Ecology of the sibling mouse-eared bats (Myotis myotis and Myotis blythii) : zoogeography, niche, competition, and foraging*. Horus Publ., Martigny, 223p.

- Arlettaz R., 1996. Feeding behaviour and foraging strategy of free-living mouse-eared bats, *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Anim. Behav.*, 51(1) : 1-11.
- Arlettaz R., Perrin N. & Hausser J., 1997. Trophic resource partitioning and competition between the two sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *J. Anim. Ecol.*, 66(6) : 897-911.
- Beck A., 1995. Fecal analyses of European bat species. *Myotis*, 32-33 : 109-119.
- Bodin J. (coord.), 2011. *Les chauves-souris de Midi-Pyrénées : répartition, écologie, conservation*. Groupe Chiroptères de Midi-Pyrénées, Toulouse, 256p.
- Červený J. & Bürger P., 1989. Density and structure of the bat community occupying an old park at Žihobce (Czechoslovakia). in: V. Hanák, I. Horáček & J. Gaisler (eds) : *European bat research 1987*. Charles Univ. Press, Praha, 475-488.
- Cosson E., 2001. Les Chiroptères de la Directive Habitats : le Murin de Capaccini, *Myotis capaccinii* (Bonaparte, 1837). *Arvicola*, 13(2) : 31-35.
- CPEPESC Lorraine, 2009. Connaître et protéger les chauves-souris de Lorraine. *Ciconia*, 33(spéc.) : 1-562.
- Dwyer P.D., 1968. The little bent-winged bat - evolution in progress. *Austr. nat. Hist.*, 16 : 55-58.
- Kunz T.H., 1987. Post-natal growth and energetics of suckling bats. in: M.B. Fenton, P.A. Racey & J.M.V. Rayner (eds) : *Recent advances in the study of bats*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 395-420.
- Kunz T.H. & Hood W.R., 2000. Parental care and postnatal growth in the Chiroptera. in: E.G. Crichton & P.H. Krutzsch (eds) : *Reproductive biology of bats*. Academic Press, London, 415-468.
- Racey P.A. & Entwistle A.C., 2000. Life-history and reproductive strategies of bats. in: E.G. Crichton & P.H. Krutzsch (eds) : *Reproductive biology of bats*. Academic Press, London, 363-414.
- Ransome R.D., 1990. *The natural history of hibernating bats*. Christopher Helm, London, 235p.
- Speakman J.R. & Thomas D.W., 2003. Physiological ecology and energetics of bats. in: T.H. Kunz & M.B. Fenton (eds) : *Bat ecology*. Univ. Chicago Press, Chicago, 430-490.
- Tuttle M.D., 1976. Population ecology of the Gray bat (*Myotis grisescens*) : factors influencing growth and survival of newly volant young. *Ecology*, 57(3) : 587-595.
- Tuttle M.D. & Stevenson D., 1982. Growth and survival of bats. in: T.H. Kunz (ed) : *Ecology of bats*. Plenum Press, New York, 105-150.

Michel BARATAUD¹ & Stéphane AULAGNIER²

¹ Colombeix, 23400 Saint-Amand-Jartoudeix - barataudmichel@aol.com

² Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, CS 52627, 31326 Castanet-Tolosan cedex - stephane.aulagnier@toulouse.inra.fr

Le Raton laveur (*Procyon lotor*), une espèce naturalisée en région Aquitaine ?

Le Raton laveur, *Procyon lotor* (Linnaeus, 1758), est un Mammifère Carnivore appartenant à la famille des Procyonidés. Son aire de répartition d'origine couvre une large superficie du continent américain (Lotze & Anderson 1979, Long 2003, Wozencraft 2005). Il a été introduit et naturalisé à des époques différentes dans divers milieux insulaires dont des îles françaises : la Guadeloupe (Basse-Terre, Grande-Terre, Marie-Galante, La Désirade), la Martinique et Saint-Martin (Lorvelec *et al.* 2007).

Deux processus majeurs, mais non exclusifs, sont à l'origine de l'établissement de populations sauvages de Raton laveur en Europe occidentale. L'élevage pour les besoins de

l'industrie de la pelleterie a connu un grand essor dans les années 1920 (Bartoszewicz *et al.* 2008). Certains individus échappés ou relâchés sont alors retournés à la vie sauvage. À la suite de ces marronnages, selon la définition de Pascal *et al.* (2006), l'espèce est désormais naturalisée dans plusieurs pays. Dans l'ex-URSS, ce sont des introductions volontaires, liées à un souhait de "reconstruire la nature" ou à des raisons d'ordre cynégétique, qui sont à l'origine de la naturalisation de l'espèce (Bartoszewicz 2006).

En Allemagne, qui a hébergé des fermes d'élevage à partir de 1927, des échappés dans les années 1930 ont constitué une population qui atteignait 4 000 à 5 000 individus