

Utilisation de l'habitat et des ressources trophiques par le Murin de Bechstein *Myotis bechsteinii* Kuhl, 1817 (analyse bibliographique)

METHODE ET MATERIEL

Habitats de chasse :

La plupart des zones d'étude se situent en forêts fermées (Schlapp, 1990 ; Kerth, 1998 ; Meschede et al., 2000 ; dans Lüttman et al., 2003).

- Lüttman et al., 2003 : îlots forestiers 173 ha en moy. (hêtraie-chênaie) séparés par des granpâturages et cultures (Allemagne) ; télémétrie 10 femelles de début juillet à fin août, position relevée toutes les 15 à 30 mn (homing-in (White & Garrot, 1994)) ; 2 récepteurs.

- Kerth, Wagner & König, 2001 : forêt caducifoliée mixte (hêtre, chêne et charme) de 1300 ha dans le nord de la Bavière (Allemagne) ; télémétrie 10 femelles en mai et août-septembre, capturées au gîte ; suivies toute la nuit durant 3 à 12 nuits, position toutes les 15 mn (temps entre deux azimuts 1 à 3 mn) ; le PCM (polygone convexe minimal) individuel est atteint au bout de 2 à 3 nuits par beau temps (5 par temps pluvieux).

- Kerth, Weissmann & König, 2001 : pose de 75 nichoirs sur 400 ha (type Schwegler 2FN) dans forêt caducifoliée de 1300 ha près de Würzburg (nord Bavière) ; les 75 nichoirs et 5 (sur 6) trous de pics sont vérifiés quasi quotidiennement ; 52 sont placés par paires, côte à côte sur 26 arbres qui portaient auparavant des nichoirs ; 13 paires sont placées au soleil (< 50 % couvert de feuilles) et 13 à l'ombre ; chaque paire comprend un nichoir peint en blanc et un autre noir ; la température des gîtes est relevée selon 3 méthodes.

- Gessner & Weishaar, 2003 : baguage de 570 *M. bechsteinii* dans la région de Trèves (Allemagne) ;

- Wolz (1992, 1993a & 1993b) : Allemagne (Nord de la Bavière). Forêt de Winkelhof. (884ha). Altitude comprise entre 300 et 450 mètres. Température moyenne de 7 à 8°C, précipitation moyenne entre 650 et 750 mm. Le peuplement forestier est composé à 64 % de feuillus (42 % de hêtre, 16 % de chênes, 4 % de charme et 2 % autres). Une grande partie est traitée en futaie de hêtre, en alternance avec quelques chênaies et des taillis de charmes. Par endroit, la strate arbustive peut atteindre 90 % de recouvrement. La végétation au sol, limitée à un cortège floristique réduit, n'est présente que sur quelques petites zones. Une autre partie est composée de diverses variétés de résineux âgés de 40 à 60 ans. Quelques étangs et mares forestières artificielles sont alimentés par un ruisseau. Plusieurs parcelles sont équipées de nichoirs pour chiroptères. Radio-pistage de 5 individus (2 femelles et 3 mâles) pendant 2 à 3 nuits entre fin août et début septembre de l'année 1984 (1 femelle) et de l'année 1985 (4 individus).

- Führmann et al., 2002 : 3 murins de Bechstein ont été suivis par télémétrie en juillet et août 1997 dans la forêt municipale de Oberursel. Sols silicatés lessivés, pauvres, généralement couverts de forêts mélangées caducifoliées et dans la forêt d'Oberursel avec principalement de vieux arbres. A l'extérieur du massif forestier les habitats naturels, en bordure orientale, se caractérisent par des vergers extensifs, de petits jardins et des prairies riveraines. La bordure sud de la forêt, entre Oberhöchstadt et Stierstadt (ill.2), est par contre marquée par des terres agricoles pauvres en structures. Début juillet, 2 mâles de Bechstein (qualifiés en fonction de l'état de leur dentition d'adulte senior et d'adulte junior mais sexuellement mûrs) furent suivis pendant 3 et 4 nuits et une femelle (adulte lactante) pendant 2 nuits.

- Schofield et al., 1997 : Angleterre (Surrey). Vieille forêt de vaste étendue, comprenant des clairières (tempêtes de 1987 et 1990) et des pistes forestières. Radio-pistage de 3 mâles durant août et septembre 1995 et 1996.

- Schofield & Morris, 2000 : 12 femelles équipées entre mai et août 1998 et 1999, 10 ont fournies des données ; 10 femelles ont été marquées au cyalume et suivies une fois les zones de chasse connues. Les habitats ont été cartographiés sur SIG.

Avertissement : la synthèse présentée ici a été réalisée dans le cadre de la préparation d'une étude sur l'écologie d'une colonie de mise-bas de Murin de Bechstein en Limousin (Barataud et al., in prep.), afin d'aider à la comparaison des résultats originaux avec ceux publiés ; la présentation adoptée (regroupement par thèmes au sein des chapitres traditionnellement utilisés dans une publication : méthode et matériel, résultats, commentaires) visait à faciliter la recherche et l'utilisation des informations notamment pour la rédaction d'un rapport ou d'un article. La mise en forme est minimale, le but est de reproduire les données de manière fidèle et synthétique. L'actualisation date de fin 2004. Je remercie chaleureusement Eric Petit, Christophe Rideau, Sébastien Roué, François Schwaab pour la transmission d'articles, et Marie-Jo Savage qui a effectué la traduction des textes en allemand ; cette synthèse leur doit beaucoup.

- Albrecht et al., 2002 : télémétrie 2M et 2F en mai, juillet et août ; 1M et 1F ont été équipés de marques lumineuses, les pastilles réflectantes étant inefficaces. Voir texte original pour explication de l'analyse spatiale utilisée (moyenne harmonique). Le milieu forestier dominant est constitué de plantations de résineux (pin sylvestre, épicéa), les parcelles de feuillus étant rares et plutôt jeunes.

- Kerth et al. 2002 : Entre mai et septembre 1996 étude du schéma d'activité nocturne et du terrain de chasse de 3 ♂ solitaires et de 15 ♀ adultes provenant de 2 colonies de parturition. La première colonie (BS) vit dans une forêt fermée de feuillus et la seconde (UH) a pour habitat une forêt fragmentée de feuillus avec un pourcentage très élevé de conifères et de nombreuses zones ouvertes. En 1996 les deux colonies étaient à peu près de même taille (BS : 21 ♀ ad. ; UH : 19 ♀ ad.). Entre mai et août 1997, 14 ♀ appartenant à 3 nurseries (BS : 4 ind., UH : 4 ind. et GB2 : 6 ind.) ainsi que 4 ♂ (secteur de BS) furent radio-pistés. Parmi les 4 ♀ de BS suivies en 1997, 3 l'avaient déjà été en 1996. Idem pour l'un des 4 ♂ ainsi que pour 2 des 4 ♀ de la colonie UH. En revanche les 6 ♀ de GB2 furent équipées pour la première fois en 1997. Le biotope de la colonie GB2 ressemble par son type forestier à celui de la colonie BS (forêt fermée de feuillus) et se différencie de l'habitat de la colonie UH.

Régime alimentaire :

- Taake (1992) : Allemagne, 4000 ha de régions boisées dans les circonscriptions de Minden-Lübbecke en Westphalie et de Schaumburg en Basse-Saxe. Zones humides forestières composées :

- de ruisseaux eutrophes, dont la profondeur varie de 0,20 m à 1,1 m, bordés de ripisylves denses et joutées de boisements anciens ;
- de mares forestières, l'essentiel des captures étant réalisées sur une mare pérenne d'environ 230 m² et une mare temporaire d'environ 200 m² ;
- un réseau de fossés.

Captures au filet sur terrain de chasse de 18 individus dont les crottes ont été récoltées. Résultats exprimés en % d'occurrence.

- Wolz (1992, 1993a & 1993b) : Allemagne (Nord de la Bavière). Forêt de Winkelhof. Analyse de 177 crottes provenant de 6 mâles solitaires, ramassées en août. Résultats exprimés en % d'occurrence. Il n'a pas été tenu compte des écailles des ailes de lépidoptères au sein des crottes, à cause de leur récurrence dans le tractus digestif (97 % des crottes en contenaient).

- Dondini & Vergari (1999) : 10 crottes d'un ind. récoltées en juin. Résultats exprimés en % de fréquence.

Disponibilité en gîtes :

- Lüttman et al., 2003 : 100 nichoirs posés sur zone d'étude (6 îlots forestiers)

RESULTATS

Habitats de chasse :

- **Lüttman et al, 2003** : préférence pour les hêtraies-chênaies > 100 ans à structure hétérogène, et terrains boisés à sol hygromorphe ; les taillis d'épicéa et de feuillus sont justes exploités en lisière ; les milieux semi-ouverts (vergers, bandes de ripisylves, allées d'arbres) et les vastes prairies ne sont pas évitées, contrairement aux grands champs cultivés. Pour les 10 femelles : $43,7 \pm 28,3$ % des milieux utilisés sont des prairies, pâturages, vergers extensifs ;

2 femelles chassent uniquement en forêt (0 à 6 % de milieux ouverts) :

- F1 : vieilles futaies hêtraies-chênaies, pessière mixte à nombreuses trouées et sous-bois à Rubus, la futaie de hêtre pure est utilisée surtout en transit) ;

- F2 : lisières, peuplements clairs présentant des gros arbres laissés après coupe, clairières, vieilles futaies de hêtre fortement éclaircies.

1 femelle chasse en habitats mixtes (24 % de milieux ouverts) :

- I : bosquet hêtres, bois riverain, prairies de fond de vallon, vieux verger extensif

7 femelles chassent principalement en milieu ouvert (41 à 85 % de milieux ouverts) :

- prairies bovins fond de vallon avec peu de bosquets, vieux vergers extensifs en bord de village, autour noyer et tilleul en centre de village, zone de travaux avec végétation herbeuse et flaques eau, autour d'un saule dans grand pâturage pendant 3 à 4 heures

- **Kerth, Wagner & König, 2001** : toutes les femelles suivies ont chassé quasi exclusivement en forêt dense.

- **Wolz (1992, 1993a & 1993b)** : L'environnement immédiat des gîtes diurnes est variable. Tous les individus chassent la plupart du temps dans les peuplements denses et âgés (110 à 120 ans), y compris les mâles dont les nichoirs se situaient dans des parcelles en régénération. Une utilisation des chemins de débordage, et des routes forestières asphaltées, est également notée. Le Murin de Bechstein chasse très peu le long des lisières et ne semble pas chasser dans les parcelles embroussaillées en régénération.

- **Führmann et al., 2002** : chasse en forêt dense.

- **Schofield et al., 1997** : Les milieux de chasse sont composés de forêts de feuillus, de taillis et de linéaires de feuillus matures, parfois d'espaces plus réduits comme les clairières.

- **Schofield & Morris, 2000** : Au sein du PCM (polygone convexe minimal) global les habitats consistent en boisements entourés de pâtures à vaches et prairies de fauche avec des haies de vieux arbres et petits taillis ; les bois sont en majorité caducifoliés, futaie ou taillis, avec chêne, frêne, bouleau et noisetier, saule et aune dans les parties humides (une petite rivière traverse le PCM) ; quelques plantations de douglas sont présentes. Au sein de ce PCM global les individus étudiés ne chassent pas au hasard : par ordre décroissant d'intérêt on note : forêt feuillue > eau > pâture > lignes d'arbres > haies > résineux, les 2 premiers étant largement préférés par rapport à tous les autres (la canopée dense arrive en tête, avec un sous-bois riche), les résineux sont systématiquement sélectionnés négativement ; la présence d'un petit étang près de la forêt n'a pas attirée les animaux, contrairement au ruisseau forestier qui était fortement sélectionné positivement ; les lignes d'arbres ne sont qu'assez peu fréquentées, et les transits en milieu semi-ouvert sont souvent faits au-dessus des prairies.

- **Albrecht et al., 2002** : Dans la zone d'étude de Johannesburg une importante zone dégagée (34% ZE (= zone d'étude), principalement des champs, quelques étangs et haies isolés) était à la disposition de la ♀ I dans un rayon de 500 m autour du gîte ; cette zone n'était pratiquement pas fréquentée. On ne note pas de préférence pour les surfaces forestières riches en feuillus (forêt mixte par exemple). Le centre d'activité montre un pourcentage sur-proportionné de forêt de conifères (monospécifiques ou non), tandis que la forêt mixte est sous-représentée. La composition feuillus-conifères des surfaces forestières joue un rôle plus faible que la structure des âges de ces surfaces. Les animaux ont nettement évité les forêts avec une couverture de 100% dans l'étage arboré supérieur par rapport à celles ayant une dominance inférieure. Malgré leur part plus faible dans la ZE, les forêts avec une strate arbustive et une strate intermédiaire denses ont été préférées par les individus suivis, lors du choix de la zone d'activité générale

comme principale. Si l'on se base sur les connaissances actuelles sur la stratégie de chasse ou l'éventail de proies du Murin de Bechstein, il est clair que ce ne sont pas les trouées dans la strate arborée supérieure qui peuvent être causalement décisives pour le choix d'un terrain de chasse, mais la diversité structurelle qui en résulte dans les strates inférieures. En résumé, à partir des dominances utilisées des différentes strates on peut donc déduire la tendance possible suivante : les Murins de Bechstein préfèrent des forêts riches en structures, présentant plusieurs strates, n'ayant pas de canopée fermée et disposant donc au moins d'une strate arborée intermédiaire bien développée et si possible aussi d'une strate arbustive marquée. La taille du terrain de chasse se situe dans la fourchette des terrains de chasse des animaux suivis par KERTH & KÖNIG (1996) dans les forêts caducifoliées et laisse présager que les forêts de conifères ne constituent pas des habitats sub-optimaux. Les résultats indiquent que la structure du peuplement de la forêt est un critère important. Les animaux suivis préféraient les forêts multistrates qui présentent au moins un faible étage intermédiaire. Ces peuplements forestiers se distinguent ensuite aussi par un étage supérieur qui n'est pas entièrement fermé et par une strate arbustive plus fortement développée.

- **Kerth et al. 2002** : Les dix ♀ de la colonie BS chassaient presque exclusivement en forêt fermée. En revanche chez les 5 individus de la colonie UH, qui vit dans un habitat forestier fragmenté, un tiers des points fréquentés se trouve à l'extérieur des superficies boisées. Dans le choix de leurs terrains de chasse, les ♀ de BS préféraient les vieux peuplements clairs (jusqu'à 100 ans) avec peu de végétation en sous-bois.

Distances gîte-terrain de chasse :

- **Lüttman et al, 2003** : pour les 10 femelles : moy 1165 ± 649 m, méd. 1500 m, max > 3000m ; 100 à 300 m pour les deux femelles chassant en forêt, 200 à 500 m pour celle en habitat mixte, 1000 à 1900m pour les 7 femelles chassant à + de 40 % en mil ouvert.

- **Kerth, Wagner & König, 2001** : de 0 à 1000m selon ind, et de 50 à 1000m pour un même ind selon son lieu de gîte (changements fréquents).

- **Wolz (1992, 1993a & 1993b)** : Les individus chassent dans un rayon de 200 mètres à 2 kilomètres du gîte diurne.

- **Schofield et al., 1997** : Les individus chassent la plupart du temps à moins de 1 kilomètre du gîte diurne, mais des déplacements entre gîtes (diurne et de rassemblement social) couvrent jusqu'à 4,5 km.

- **Schofield & Morris, 2000** : 310 à 930 m (moy. 620 ± 250 m).

Superficies terrains de chasse :

- **Lüttman et al, 2003** : (90 % PCM (polygone convexe minimal)) moy. individuelle 46,6 ± 34,9 ha (9,8 à 126,5 ha).

- **Wagner et al., 1997 (in Lüttman et al, 2003)** : moy. individuelle 47,3 ± 18,3 ha pour colonie répartie dans plusieurs îlots forestiers.

- **Kerth, Wagner & König, 2001** : PCM (polygone convexe minimal) global des 10 femelles = 250 ha ; 100 % PCM (polygone convexe minimal) ind de 9,9 à 37,5 ha, moy 21 ± 7,4 ha.

- **Wolz (1992, 1993a & 1993b)** : La superficie du territoire de chasse est comprise entre 17,5 et 29 hectares.

- **Führmann et al., 2002** : 0,3 km² env. (vieux individu) ou 0,8 km² env. (jeune ind.). Des observations similaires proviennent aussi du secteur « Hintertaunus occidental ». Ici aussi l'activité de vol nocturne de 2 ♂ se limitait exclusivement à un périmètre fermé de forêt et le rayon d'action des animaux était même inférieur à 0,2 km² (FUHRMANN obs. pers. 1990 & 1991).

- **Schofield & Morris, 2000** : PCM (polygone convexe minimal) individuels : 6,9 à 50,5 ha (moy. 21,9 ha) ; PCM global 10 ind : 76,63 ha ; les aires d'activité principale (Kernel 40 %) font de 0,86 à 4,75 ha, moy. 1,82 ; les PCM les plus faibles ont été enregistrées lors de la fin de gestation et début d'allaitement, par contre les aires d'activité principale sont sans lien avec la saison ; les individus sont très fidèles à une aire de chasse très restreinte, parfois centrée sur un arbre ou un groupe d'arbres.

- **Albrecht et al., 2002** : Les PCM (polygones convexes minimaux) indi-

viduels (2M et 2F) étaient respectivement de 68,2 ; 29,8 ; 19,9 et 21,4 ha ; les aires Kernel 90 correspondantes de 56,9 ; 25,4 ; 23,1 et 16,5 ; les aires Kernel 50 correspondantes de 9,7 ; 6 ; 3,6 et 3,4 ;

- **Kerth et al. 2002** : Les deux colonies étudiées en 1996, BS et UH, utilisaient toutes deux un terrain de 250 ha. Les ♀ de la colonie UH fréquentaient en moyenne un PCM (polygone convexe minimal) individuel significativement plus grand que les ♀ de la colonie BS et passaient significativement plus de temps en vol direct vraisemblablement sans chasser. En outre les individus de la colonie UH parcouraient des distances à l'heure significativement plus grandes que les femelles de la colonie BS. En incluant les données du radio-pistage de 1997, il fut possible de comparer les tailles des terrains de chasse des femelles des trois colonies (UH : boisement fragmenté ; BS et GB2 : forêt fermée). Les femelles des trois colonies utilisaient des terrains de chasse de tailles significativement différentes. Les 7 individus de la colonie UH avaient en moyenne des terrains d'action significativement plus grands ($54,9 \pm 29,7$ ha), de même que les 11 femelles de la colonie BS ($24,7 \pm 12,1$ ha), et à titre de comparaison, les 6 individus de la colonie GB2 ($19,0 \pm 11,4$ ha). En revanche, les terrains de chasse des ♀ de la colonie BS ne différaient pas de façon significative des terrains de chasse des individus de la colonie GB2.

	Colonie BS	Colonie UH
Habitat	Forêt fermée	Boisement fragmenté
Taille de la colonie (♀ ad.) 1996	21	19
Nombre d'individus équipés	10	5
Terrains de chasse individuels (VM = écart-type)	250 ha	250 ha
Domaine vital de la colonie	$21,0 \pm 7,5$ ha	$47,3 \pm 18,2$ ha
% du vol de chasse dans la totalité de l'activité de vol	$94,1 \pm 5,2\%$	$86,0 \pm 7,0\%$
% des points fréquentés hors forêt fermée	0,02	0,33

Comparaison entre les ♂ et les ♀ :

Avec $11,2 \pm 4,2$ ha en 1996, la taille des terrains de chasse des 3 ♂ solitaires était nettement plus faible que celle des 10 ♀ de la colonie BS vivant dans le même secteur ($21,0 \pm 7,5$ ha). Les ♂ chassaient à proximité immédiate de leurs gîtes diurnes. Pendant la période du radio-pistage, deux des trois individus ne fréquentèrent que des gîtes à l'intérieur de leur terrain de chasse. La distance moyenne entre le gîte et la zone de chasse, avec 12 ± 17 m, était nettement plus faible chez les ♂ que chez les ♀ (169 ± 185 m). Ces résultats furent aussi confirmés en 1997. La taille moyenne du terrain de chasse des 4 ♀ de BS équipées en 1997 était, avec $33,7 \pm 15,1$ ha le double de celle des 4 ♂ suivis dans la même zone d'étude ($16,7 \pm 9,3$ ha). Nous avons comparé toutes les tailles des terrains de chasse des ♂ et des ♀ en 1996 et 1997. Les ♂ ($n = 6$) avaient des terrains de chasse significativement plus petits ($14,2 \pm 4,9$ ha) que les ♀ ($n = 11$; $24,7 \pm 12,1$ ha).

Femelles	♀1	♀2	♀3
Taille du territoire de chasse au printemps (en ha)	34.40	19.50	20.70
Taille du territoire de chasse en été (en ha)	18.40	30.70	9.90
Degré de chevauchement spatial	0.56	0.95	1.00

Chevauchement aires de chasse :

- **Lüttman et al. 2003** : à quelques exceptions près, le schéma général est un recouvrement important entre femelles issues d'un même îlot forestier, et très faible à nul entre femelles d'îlots (et de gîtes) différents.

- **Kerth, Wagner & König, 2001** : chevauchement inter-individus : $12,3 \pm 24,4\%$; centres d'activité des différentes femelles distants de 20m (chevauchement 99%) à 1400m (moy 667 ± 137 m contre 178 ± 98 m pour un même individu sur 2 ans). Les chevauchements observés dans les deux paires mère/fille sont de 99 et 56 % ; il y a une corrélation positive entre le degré de chevauchement des aires de chasse entre individus et le degré de parenté ou d'association sociale entre ces mêmes individus. Il y a une corrélation significativement négative entre

le degré de partage d'un même gîte entre individus et la distance entre leurs centres d'activité de chasse.

- **Schofield & Morris, 2000** : pour les dix animaux étudiés, il n'y a pas de séparation nette des PCM (polygones convexes minimaux) individuels au sein du PCM global ; l'analyse Kernel à 10 % montre cependant un recouvrement important pour seulement 2 individus ; cette stratégie semble indiquer une compétition forte pour les terrains de chasse entre individus d'une même colonie, et par suite une limitation des possibilités de changement de territoire de chasse, ce qui est un désavantage depuis la fragmentation du milieu forestier par l'Homme, ce qui pourrait expliquer les différences d'abondance de l'espèce entre la période antérieure au néolithique (comme en témoignent les fossiles) et nos jours ;

Fidélité terrains de chasse :

- **Kerth, Wagner & König, 2001** : La fidélité aux terrains de chasse intra et inter-annuelle est forte ; chevauchement des aires de chasse pour un même individu sur 2 ans : $79 \pm 23,6\%$.

- **Albrecht et al., 2002** : Les individus équipés ont toujours étroitement fréquenté le même secteur.

- **Kerth et al. 2002** : Les ♀ fréquentaient en fin d'été le même terrain de chasse qu'au printemps. La comparaison pluriannuelle montre aussi une grande fidélité des ♀ de Murin de Bechstein à leurs terrains de chasse individuels. Pour les 3 individus de la colonie BS et un de la colonie UH, le degré de chevauchement des terrains de chasse individuels de 1996 à 1997 était > 50%. Seule une ♀ de la colonie UH avait un terrain de chasse décalé par rapport à 1996, malgré un chevauchement partiel.

Comportement de chasse :

- **Tremauville (1990)** : Un Murin de Bechstein, sortant d'un petit bois, fréquente durant près d'une heure une prairie récemment pâturée, où subsiste de hautes herbes sèches par touffes. L'animal capture des acridiens (jusqu'à 3 en 10 minutes, leur taille variant de 15 à 20 mm) en louvoyant à 1 mètre au dessus du sol, d'un vol assez lent entrecoupé de courts surplages, et piquant sur ses proies situées au sol ou contre les tiges de chardons ou de graminées. Les criquets sont consommés sur le lieu de capture. Durant les périodes de repos (jusqu'à 15 mn), l'individu se posait au sol ou contre des tiges, à l'ombre ou au soleil, et se livrait au toilettage de sa fourrure et de ses ailes.

- **Wolz (1992, 1993a & 1993b)** : Les proies sont en majeure partie capturées dans le feuillage des arbres lors de vols stationnaires après avoir provoqué leur fuite comme cela a pu être observé grâce à un individu suivi.

- **Schofield et al., 1997** : Les individus chassent quasi exclusivement dans la canopée à une hauteur de 5 à 20 mètres.

- **Schofield & Morris, 2000** : Les individus chassent aussi bien dans la haute canopée qu'au ras du sol forestier ; les techniques de chasse sont très variées, allant de la poursuite au glanage et à la chasse à l'affût.

- **Albrecht et al., 2002** : Un individu volait à environ 5 m de hauteur le long d'une rangée d'aulnes. La distance par rapport aux arbres était à peu près de 1-2 m. La rangée d'arbres est à environ 50-70 m du bois le plus proche, de sorte que l'animal a dû traverser le terrain dégagé pour l'atteindre.

La nuit du 22 au 23 juillet nous avons pu observer le ♂2 grâce au marquage luminescent. Il s'éloigna en décrivant des arcs de cercle relativement bas et étroits, à 1,5-2,5 m de haut et entra dans un jeune peuplement d'épicéas voisin, formant un étage intermédiaire dont le développement est freiné par la strate arborée supérieure constituée de pins sylvestres. Il y volait le plus souvent à 2-3 m de haut, mais alternait parfois aussi entre la proximité du sol et la couronne. Dans une petite clairière avoisinante, l'animal vola le long de la lisière à environ 4-6 m de haut. A un moment on eut l'impression qu'il s'était posé sur un tronc pendant 5 sec environ. Une seconde observation fut faite dans une plantation de chênes rouges d'Amérique, de chênes pédonculés, tilleuls, mélèzes, pins sylvestres et pins de Weymouth, également à 5-6 m de haut dans la partie inférieure de la couronne. Là l'animal se posa quelques secondes sur le tronc. Ces observations peuvent être résumées comme suit : pendant la chasse, le Bechstein utilise tout l'espace entre la strate herbacée et la canopée. Le vol de chasse est également

Le d o s s i e r

interrompu pendant de brèves périodes où les animaux s'agrippent aux troncs.

Staden & Schnitzler, 1995 : des études comportementales et acoustiques, en laboratoire, de la phase d'approche et de capture font conclure aux auteurs que le sonar de *M. bechsteini* est surtout utilisé pour sonder son environnement, et que l'approche de la proie se fait surtout par écoute passive, ce que confirmerait son régime alimentaire typique d'une espèce glaneuse.

Routes de vol :

-Lüttman et al, 2003 : Les routes de vol suivent les éléments linéaires, buissonnants ou arborés.

Composition des colonies, comportement au gîte :

- Gessner & Weishaar, 2003** : devant les gîtes de regroupement ce sont principalement des mâles qui sont capturés (les femelles en petit nombre, et surtout en fin de nuit et de saison). Les colonies de mise-bas se composent essentiellement de femelles adultes et de jeunes (sex-ratio 1 : 1), la part de femelles adultes non parturiantes soutient l'hypothèse d'un rythme de mise-bas inférieur à un jeune par an. Chacune des deux années d'étude un mâle adulte actif sexuellement est trouvé dans quelques colonies : l'un d'eux était né l'année précédente dans la même nurserie.
- Kerth, Mayer & Petit, 2002** : 75 % des femelles vivant dans 5 colonies ont au moins une ou deux proches parentes au sein de leur groupe.
- Kerth, 1998** : La taille des colonies varie de 15 à 40 femelles adultes, dont 60% en moyenne se reproduisent chaque année. Au sein de chaque colonie la philopatrie des femelles est absolue malgré la proximité des colonies (quelques Km) et l'absence de barrières physiques, et la dispersion des mâles est complète. Ces colonies se subdivisent régulièrement en 2 à 4 sous-groupes caractérisés par un fort mélange des membres de la colonie, et utilisant plus de 40 gîtes différents en un été. En contraste, les mâles sont solitaires, n'utilisant que quelques gîtes dont ils changent moins souvent.
- Kerth & Reckard, 2003** : en moyenne il se passe 3 mois entre la découverte d'un gîte favorable et son utilisation diurne ; il y a recrutement des femelles ignorantes par les femelles informées vers les gîtes favorables, sans doute lors des vols devant le gîte diurne. Il n'y a pas de recrutement préférentiel en fonction du lien de parenté.
- Kerth, G., K. Safi & B. König, 2002** : 12 des 34 femelles nées avant 1995 n'avaient pas de fille dans leur colonie, 16 avaient une fille et 6 en avaient 2. Sur les 54 nées après 1994, 6 avaient une ou 2 filles dans leur colonie, celles nées après 1997 n'avaient pas de fille. En résumé, 72% (63 sur 88) des femelles présentes en 2000 cohabitaient avec une mère ou 1 ou 2 filles ; on trouvait 36 paires mère-fille et 11 paires de sœurs. La majorité des membres de la colonie n'était pas reliée paternellement.
- Kerth, G., F. Mayer & B. König, 2000** : la plupart des colonies se distinguent par un haplotype mitochondrial particulier ; chacune des colonies compte 20 à 40 femelles issues probablement d'une ou au plus deux lignées maternelles ; la différenciation de population observée permet théoriquement une dispersion avec succès pour une femelle toutes les cinq générations seulement ; les mâles changent fréquemment de lieux de colonies, indiquant l'absence de barrière de dispersion.
- Kerth, G. & B. König, 1996** : les individus changent de gîte en moyenne chaque jour, et 20 gîtes sont occupés par une colonie sur une période de trois mois.
- Kerth, G. & B. König, 1999** : la colonie étudiée (passant de 31 à 21 ind en 3 ans) comporte en moy. 2,9 à 1,8 sous-groupes d'une taille de 6,1 à 5,8 ind ; elle utilise jusqu'à 50 gîtes par an ; il n'y a pas de lien significatif entre le degré de parenté et le degré d'association individuelle ; par contre les femelles semblent s'associer préférentiellement selon leur statut de reproduction, sans doute pour faciliter l'entraide lors de l'élevage des juvéniles ; l'organisation sociale semble être sous l'influence de deux facteurs : environnementaux (variations climatiques, pressions de la prédation et du parasitisme) qui induisent fissions et fusions en sous-groupes, et la coopération entre femelles reproductrices qui induit des associations individuelles.

- Kerth, Weissmann & König, 2001 : les femelles arrivent dans les gîtes à partir du 19 avril jusqu'au 6 novembre ; les températures (degré celcius) moyennes de surface des boîtes donnent sur toute la saison :

SOLEIL : noir = $22,3 \pm 2,5$, blanc = $19,8 \pm 1,1$;

OMBRE : noir = $18,2 \pm 0,7$, blanc = $17,1 \pm 0,6$;

les différences sont liées aux variations diurnes de températures : les boîtes blanches et noires ne diffèrent pas significativement tard en soirée au en t° minimale nocturne ; les trous de pics étaient tous à l'ombre et avaient des t° moy + basses ($10,3 \pm 0,8$) que les boîtes ombragées, mais étaient significativement plus chauds de 1°C en soirée (11,6) et la nuit (8,9) ; les trous de pics sont surtout visités tôt et tard en saison (étant plus frais, ils permettent l'économie d'énergie en période fraîche avec moins de proies), alors que les boîtes sont surtout occupées pour la gestation et l'élevage des juvéniles ; 43 boîtes sur les 75 sont occupées sur la saison complète ; durant la gestation, les boîtes occupées sont plus fraîches que celles non occupées (la météo très mauvaise cette année-là explique sans doute ce choix, pour réduire le métabolisme et augmenter les chances de survie des adultes aux dépens des juvéniles : 26% de taux de naissances contre 60 à 80 % les 3 années précédentes), durant l'allaitement il n'y a pas de différence significative de t° entre boîtes occupées et non occupées, après le sevrage les boîtes chaudes sont préférées ; le n de Murins de Bechstein/jour est significativement plus élevé dans les boîtes noires au soleil que dans les 3 autres types, il n'y a par contre pas de différence entre boîtes noires et blanches à l'ombre.

- Wolz (1992, 1993a & 1993b) : Les individus changent quotidiennement de gîtes diurnes, dont la distance les uns aux autres varient de 50 mètres à 1,5 kilomètres. Ces changements s'accompagnent d'une reconstitution des colonies. Le territoire de chasse reste constant quel que soit le gîte diurne occupé. Les gîtes occupés lors des courtes pauses sont tous naturels, soit des trous d'arbres ou soit des écorces fendues. Ces gîtes peuvent être occupés par d'autres individus.

- Führmann et al., 2002 : Les deux espèces changent très souvent de gîtes, espacés de 20-300 m ; pendant la période de suivi en général tous les jours ou tous les 2 jours. Seule la femelle lactante passa sept jours successifs dans le même nichoir.

- Safi & Kerth, 2003 : les sécrétions interauriculaires jouent un rôle dans la reconnaissance des individus entre eux au sein d'une même colonie ou entre individus de colonies différentes.

- Kerth, Kiefer, Trappmann & Weishaar, 2003 : la diversité génétique au sein des sites de rassemblements automnaux est 3 à 4 fois supérieure à celle des colonies de reproduction ; les mâles sont plus nombreux que les femelles (> 75 %) ; ces lieux (entrées de cavités souterraines) servent très probablement de sites d'accouplements où le flux de gènes est ainsi assuré, ce qui les rend très importants pour la conservation de l'espèce ; un des ces sites est situé à 39 km de la colonie la plus proche connue, ce qui constitue la distance de dispersion la plus grande connue pour l'espèce.

- Schofield et al., 1997 : Les individus utilisent plusieurs gîtes diurnes situés à moins de 1 kilomètre les uns des autres. Les 8 gîtes diurnes identifiés se situent dans des troncs de grands arbres (5 chênes, 2 hêtres, 1 frêne) : 1 dans un peuplement dense, les autres dans des endroits plus ouverts tels que les clairières, les lisières ou dans des taillis.

- Kerth et al. 2002 : Les résultats montrent que la température du gîte influait sur le choix des ♀ de Bechstein en fonction de la saison. Les jours froids, comme surtout au début du printemps en 1996, les cavités naturelles et donc des gîtes plus frais étaient préférées. Un tel comportement pourrait être lié à l'avantage énergétique de pouvoir entrer en léthargie pendant les périodes pauvres en proies. Avec le début de l'élevage des jeunes et jusqu'à la fin de l'été, la préférence va aux gîtes chauds, car le développement des jeunes pourrait s'en trouver amélioré. Cela devrait être un avantage important pour les animaux, car en automne le poids a une influence sur les chances de survie en hiver. Au cours d'un été, la colonie entière occupa environ 50 gîtes différents qui pouvaient être éloignés de plus de 1000 m l'un de l'autre.

Régime alimentaire :

- Taake (1992) :

Les tipules dominent et sont consommées principalement en mai et la première moitié de juin (forte période d'émergence de ces insectes). Les mouches (Syrphidae, Diastalidae, Loxaniidae, Muscidae) sont aussi largement consommées, ainsi que les coléoptères (Cerambycidae, Scarabaeidae, Carabidae) et les lépidoptères. Près de la moitié des Murins de Bechstein avait consommé des opilions. Les larves d'insectes repérées dans les crottes ont été capturées dans la végétation ou dans des toiles d'araignées.

Taxa	% d'occurrence	Commentaires
Diptera		
Nematocera		
	76,5	Tipulidae
	17,6	Anisopodidae
	5,9	Mycetophilidae
Brachycera	76,5	
Homoptera		
Sternorhyncha	5,9	Aphidina
Auchenorhyncha	17,6	
Coleoptera	58,5	
Lepidoptera	52,9	
Heteroptera	35,3	Miridae
Arachnida		
	47,1	Opiliones
	29,4	Araneae
Insecta Larvae	23,5	
Myriapoda	12	Chilopoda
Hymenoptera	11,8	
Trichoptera	11,8	
Orthoptera	11,8	

L'auteur conclut que le Murin de Bechstein chasse en glanant dans le feuillage en forêt.

On ne sait pas si l'abondance des tipules dans le régime du Bechstein résulte d'une spécialisation envers ce type de proie ou s'il correspond au fait qu'en mai et début juin, les tipules sont les insectes les plus abondants.

- Wolz (1992, 1993a & 1993b) :

Large spectre alimentaire composé de 14 ordres et 27 familles. 23 espèces et 6 genres ont pu être identifiés.

Les lépidoptères et les diptères, et dans une moindre mesure les neuroptères, représentent une grande partie de cette alimentation, avec respectivement 89,3 % d'occurrence (facteur corrigé pour les lépidoptères), 87 % et 46,3 %.

Les lépidoptères sont probablement capturés au vol comme en témoignent les observations réalisées en soirée à proximité des gîtes. On peut penser que les chrysopes sont aussi attrapées au vol, à proximité immédiate du feuillage.

85,1 % des crottes contiennent des proies qui ne volent pas ou dont des stades ou des individus sont incapables de vol : sur les 13 ordres actifs la nuit, 3 ne volent pas (opilions, araignées, myriapodes lithobiomorphes) et 8 comprennent des individus incapables de voler (dermaptères, larves de lépidoptères, adultes de tettigoniidés, femelles de blattidés, formicidés, carabidés...). Les adultes de lépidoptères, les homoptères, certains carabidés et les tipulidés sont composés très majoritairement d'insectes volants.

D'autres proies sont représentées par des insectes diurnes s'abritant dans le feuillage ou sur l'écorce la nuit (muscidés, par exemple). La grande majorité des espèces aptes au vol qui composent le régime du Murin de Bechstein ne volent pas la nuit. Le Murin de Bechstein peut

être qualifié de glaneur du feuillage. Il est probable aussi que le Murin de Bechstein capture aussi des proies directement au sol comme le prouve la découverte dans les crottes du chilopode *Lithobius forficatus*, de l'araignée *Coelotes terrestris*, du coléoptère *Pterostichus oblongopunctatus*, ...

Taxa	% d'occurrence	Commentaires
Lepidoptera	89,3	larvae 42,4 %, Noctuidae 38,7 % + qqs Nymphalidae - < 30 mm envergure
Diptera	87	
Nematocera	48,6	Tipulidae 37,8 % (<i>Tipula</i> sp.)
Cyclorhapha	61	Lauxaniidae (<i>Sapromyza</i> sp.), Calliphoridae (<i>Calliphora</i> sp.)
Neuroptera	46,3	Chrysopidae 34,5 % (<i>Chrysopa carnea</i> , <i>Chrysopa perla</i> , <i>Anisochrysa ventralis</i> , <i>Nineta</i> sp.)
Arachnida	37,3	
Agelenidae	11,9	<i>Coelotes terrestris</i>
Araneidae	5	<i>Araneus</i> sp. 4,5 % et <i>Araniella alpica</i>
Opiliones	19,8	Phalangidae
Coleoptera	36,2	
Carabidae	9,6	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>
Curculionidae	11,3	<i>Strophosoma melanogrammum</i> , <i>Sciophilus asperatus</i> , <i>Curculio glandium</i>
Staphylinidae	1,7	
Dictyoptera	28,2	Pseudomopidae (<i>Ectobius silvestris</i>)
Homoptera	27,1	
Jassidae	26	<i>Jassus lanio</i> (26)
Issidae	1,1	<i>Issus coleoptratus</i> (1,1)
Myriapoda		
Lithobiomorpha	26	Lithobiidae (<i>Lithobius forficatus</i>)
Orthoptera	24,9	Tettigoniidae
Dermaptera	20,9	Forficulidae (<i>Forficula auricularia</i>)
Hymenoptera	18,6	Apocrita - Vespidae (<i>Paravespula germanica</i>), Formicidae, Ichneumonidae
Symphita		
Heteroptera	15,8	Microphysidae (<i>Loricula elegantula</i>), Nabidae (<i>Nabis apterus</i>), Lygaeidae (<i>Dimorphopterus spinale</i>)
Miridae	6,2	Mirinae (<i>Phytocoris</i> sp.)
	5	Deraeocorinae (<i>Deraeocorinae trifasciatus</i>)
Siphonaptera		Ceratophyllidae (<i>Ceratophyllus fringillae</i>)
Autres		
Restes de plantes	34,5	Mousses (<i>Isoetecium</i> sp., <i>Eurhynchium</i> sp.)
Crottes avec des fragments non identifiés	28,8	

- Dondini & Vergari (1999) : 18 fragments ; Orthoptères (Tettigoniidés) = 44 %, Hemiptères (Cicadellidés) = 17 %, Lépidoptères (larve) = 5,5 %, Diptères (Tipulidés, Syrphidés) = 17 %, Coléoptères (Carabidés) = 5,5 %, Opilions = 11 %.



DISCUSSION

Superficies terrains de chasse :

- **Albrecht et al., 2002** : Selon AEBISCHER et al. (1993) la taille de l'échantillonnage pour une comparaison statistique est d'au moins dix individus. Si l'on voulait suivre en permanence chaque animal pendant plusieurs nuits, un investissement considérable en matière d'étude serait nécessaire. Mais l'on peut déduire de l'expérience acquise jusqu'à présent qu'au bout de 5 à 6 heures de radio-pistage effectif on peut avoir une bonne estimation du terrain de chasse d'un Murin de Bechstein, en particulier quand ces heures sont réparties sur différentes nuits et différentes phases de la nuit. Les données supplémentaires étaient souvent redondantes. Si l'on ne tient pas compte de la question concernant le budget temps des animaux, le temps d'observation (donc le nombre de points de relevés) n'a de conséquences que sur la précision de l'estimation du secteur utilisé. AEBISCHER et al. (1993) conseillent pour la comparaison statistique des habitats disponibles et de l'habitat utilisé, lorsque les moyens sont limités, de réduire plutôt le nombre de relevés et en échange d'augmenter la taille de l'échantillonnage, donc le nombre d'individus suivis. Pour le Murin de Bechstein il devrait être possible, du moins dans une courte période (env. une semaine) rien qu'avec les 5 à 6 heures de télémétrie mentionnées ci-dessus, d'obtenir une estimation grossière mais réaliste du terrain de chasse. Après ce laps de temps, plus aucune variation dans les terrains de chasse utilisés n'a été observée pour les individus suivis par KERTH & KÖNIG (1996) et par nous-mêmes.

Habitats de chasse :

- **Albrecht et al., 2002** : Le Murin de Bechstein est considéré par SCHLAPP (1990) comme une chauve-souris de forêt primaire. Cela est remis en question par les études de LEITL (1995) qui prouva la reproduction dans les pineraies et pessières du Haut-Palatinat. Les colonies sont possibles aussi bien dans les forêts mélangées de conifères que dans les peuplements monospécifiques.

- **Kerth et al., 2002** : Les résultats montrent qu'il faut s'attendre à ce que *Myotis bechsteinii* soit véritablement mis en danger en cas d'opérations de grande envergure dans l'habitat d'une colonie. Si des opérations sylvicoles détériorent la qualité des terrains de chasse, les femelles ne pourront peut-être pas déménager dans d'autres secteurs forestiers. Le Murin de Bechstein diffère ainsi probablement nettement des chauves-souris qui s'adaptent aux fluctuations locales des densités de proies et qui sont opportunistes dans le sens où elles changent régulièrement de terrain de chasse. Dans l'état actuel des connaissances, une sylviculture qui, outre les considérations économiques, veut aussi tenir compte de la survie du Murin de Bechstein, devrait veiller particulièrement au maintien des vieux peuplements caducifoliés, éviter les coupes rases de grande étendue et maintenir le plus de gîtes naturels potentiels (c.-à-d. des arbres creux) sur de grandes surfaces. Une gestion quasi-naturelle des forêts de feuillus du nord de la Bavière revêt une importance particulière pour la protection du Murin de Bechstein ; dans l'aire de distribution limitée à l'Europe du Murin de Bechstein, nulle part ailleurs des densités aussi élevées n'ont été observées (SCHLAPP, 1990). La survie du Murin de Bechstein qui est vraisemblablement l'une des rares chauves-souris à avoir en Allemagne le centre de gravité de son aire de distribution, dépend donc dans une large mesure des efforts nationaux de conservation et du type de sylviculture pratiqué.

- **Dajoz, 1998** : Effet des lisières sur l'entomofaune : les écotones forestiers (lisière complète, avec manteau arbustif et ourlet herbacé) contiennent une diversité et une abondance d'arthropodes plus importantes que dans les milieux fermés ou ouverts attenants, et ceci quel que soit le type de peuplement. Il y a cependant un effet négatif de la lisière sur les populations d'insectes de forêt pleine lorsqu'un habitat forestier fragmenté à une distance entre lisières trop importante pour permettre le transit des individus.

Aire vitale d'une colonie :

- **Meschede et al., 2000** : 250 à 300 ha pour colonie de 20 femelles.

Chevauchement aires de chasse :

Chez *Plecotus auritus*, les individus chassent indépendamment les uns des

autres (Entwistle et al., 1996) (in Kerth, Wagner & König, 2001).

Chez *E. nilssonii* (De Jong, 1994), *E. serotinus* (Catto et al., 1996), *N. leisleri* (Shiel et al., 1999), *P. pipistrellus* (Racey & Swift, 1985), les individus chassent en groupe avec une cohésion plus ou moins forte (in Kerth, Wagner & König, 2001) ; ce comportement semble lié à une stratégie de chasse aérienne en poursuite, et à des ressources trophiques formant des essaims temporaires.

Fidélité terrains de chasse :

Chez *M. myotis* les femelles suivies à des saisons différentes gardent les mêmes terrains de chasse (Audet, 1990).

Transfert d'informations :

Le transfert d'information chez les chiroptères augmente l'efficacité dans la recherche de nourriture (Wilkinson, 1995, in Kerth, Wagner & König, 2001) ; chez *Nycticeius humeralis* les individus chassent et se déplacent en groupes, l'expérience de certains profitant ainsi à l'ensemble (Wilkinson, 1992, in Kerth, Wagner & König, 2001).

Des simulations faites par Barta & Szép (1992) (in Kerth, Wagner & König, 2001) montrent que le déterminant le plus important de l'utilité du transfert d'informations est la distribution des ressources trophiques : une distribution régulière dans l'espace et dans le temps est profitable au chasseur solitaire, tandis qu'une distribution en essaims éphémères peut sélectionner un comportement de chasse en groupe avec transfert d'informations. *M. bechsteinii* correspondrait au premier type, et exploiterait ainsi en permanence des ressources trophiques homogènes et prédictibles ; le regroupement en colonies avec une grande fidélité relationnelle entre individus n'est pas lié au transfert d'informations sur les ressources alimentaires, mais plutôt sur les gîtes ou aux avantages de l'élevage des jeunes en commun. Le recouvrement significativement plus fort des aires de chasse entre individus génétiquement proches (mère-fille) plaide pour un héritage maternel des terrains de chasse (Kerth, Wagner & König, 2001).

Chez *Myotis myotis* (Arlettaz, 1996 ; 1999) qui est un chasseur plutôt solitaire, le regroupement d'individus semble lié à l'exploitation de brusques émergences de *Melolontha melolontha*.

Chez *Myotis myotis* (Audet, 1990) et chez *Rhinolophus ferrumequinum* (Jones et al., 1995), les juvéniles chassent indépendamment de leurs mères.

Comportement social :

Kerth, G., K. Safi & B. König, 2002 : Les variations, parfois importantes, d'effectifs au sein des colonies, sont supposées répondre à des variations des ressources de l'habitat, du risque de prédation et des impératifs de thermorégulation dans les gîtes en fonction de la taille des groupes ; mais ces transferts restent dans les limites d'une population génétiquement affiliée.

Les femelles semblent capables de discrimination des congénères en fonction de leur lien de parenté, rejetant les non-affiliés et tolérant les proches parents ; même si le niveau d'associations individuelles au sein des colonies ne semble pas lié au degré de parenté, il est probable que ce dernier est sélectionné positivement dans un but d'entraide sociale, par exemple lors de l'élevage des juvéniles, les filles aidant leur mère à élever leur demi-sœur, et les mères assistant leurs filles dans l'élevage de leur jeune. La transmission mère-fille des terrains de chasse peut aussi expliquer la sélection d'un tel comportement, de même qu'une éventuelle protection contre l'échange de parasites différents entre populations. Chez *Plecotus auritus* on constate également l'absence d'échanges entre groupes distincts et pourtant très voisins (70m) (Heise & Schmidt, 1988 in Gessner & Weishaar, 2003). Les mâles gisent dans leur colonie natale mais s'accouplent avec des femelles d'autres colonies (Burland et al., 2001 in Kerth, Mayer & Petit, 2002).

Chez *Rhinolophus ferrumequinum*, les mâles s'accouplent souvent avec les femelles de leur propre colonie ; la philopatrie des femelles est également forte, même si elles changent parfois de colonies (Rossiter et al., 2000).

Chez *M. myotis* (Zahn, 1998), sur 435 femelles baguées, 16 % apparais-

sent au moins une fois dans une colonie étrangère, et 6 % en changent définitivement.

Gestion des habitats :

La stratégie d'utilisation de l'espace (fidélité extrême et transmission mère-fille des terrains de chasse) de *M. bechsteinii* le rend particulièrement vulnérable aux modifications brutales de son environnement, comme les coupes à blanc sur des surfaces importantes. Le remplacement du territoire alimentaire ne doit pas être une chose facile pour une telle espèce. L'exploitation forestière intensive sur de large surfaces est donc à éviter (Kerth, Wagner & König, 2001).

Reproduction :

Un retard dans la date des naissances entraîne une réduction de la croissance et du taux de survie hivernal des juvéniles (Ransome & Mc Owat, 1994, in Kerth, G. & B. König, 1999).

Régime alimentaire :

L'activité des insectes est fortement réduite en-dessous de 10°C (Rydell, 1999, in Kerth, Weissmann & König, 2001).

Données du Pléistocène et de l'Holocène sur la présence de l'espèce, et les habitats disponibles en Europe :

- Mein, 1975 : fouilles dans les couches du Riss ancien et moyen (- 200 000 à - 170 000 BP), provenant des abîmes de La Fage en Corrèze. *M. bechsteinii* est largement dominant dans les restes fossiles de chiroptères (cas général pour la plupart des gisements du Pléistocène), se trouve dans les mêmes couches que *M. myotis*, *M. nattereri* et *R. euryale*. La forme de cette période est légèrement plus grande que l'actuelle. Semble d'après la fréquence dans les gisements plus abondant à cette époque qu'actuellement. Sa présence pourrait indiquer un facteur d'humidité im-

portant en milieu boisé.

- Renault-Miskovsky, 1991 : (p.120) l'environnement déduit de la faune issue des fouilles de La Fage correspond à un climat froid non rigoureux, avec prédominance des steppes ou des prairies, et une alternance de phase sèches et très humides.

- Schnitzler-Lenoble, 2002 : (p.155 et suivantes) durant les épisodes glaciaires, les forêts se fragmentent et reculent vers le sud dans les zones refuges.

Lors des interstades et des épisodes interglaciaires, la colonisation des forêts se déroulent sous les formes classiques, avec arrivée des pionniers (bouleaux principalement, pin sylvestre, saule et aulne, noisetier) ; puis les nomades s'installent avec la chênaie mixte (chêne, orme, tilleul, associés au sapin durant les interglaciaires du pléistocène). La chênaie mixte domine l'Europe néomorphe jusqu'en moitié sud de l'Angleterre et en Irlande de - 11 000 à - 6000 BP, puis l'océanisation du climat (moins de différences de température, plus d'humidité) entraîne sa régression au profit du hêtre (du sapin en altitude), cantonné auparavant dans les Balkans et le Caucase, et qui va coloniser vers l'ouest jusqu'en Normandie.

Les paysages d'avant l'holocène peuvent être qualifiés de « forêt-steppe », et présentaient une grande répartition à travers l'Eurasie ; cette formation s'organise en fine mosaïque de forêts claires, largement ouvertes par des clairières (p.176), ces forêts se fragmentant en période froide. La steppe se maintient grâce aux contraintes liées à la continentalité (périodes sèches, écarts de température), qui représentent un stress plus important pour les ligneux qui étalent alors leurs racines et s'espacent, donnant un peuplement clair et fragmenté, et instable dans le temps (successions fréquentes, tous les 100 à 200 ans). La forêt-steppe est certainement une des plus productives connues, comme en témoigne la diversité d'espèces la fréquentant (mammifères notamment).

L'holocène marque la dominance de l'arbre sur l'herbe avec la chênaie mixte (couverture presque 100 %, contre au plus 60 à 70 % pour la

BIBLIOGRAPHIE

- AEBISCHER N.J., P.A. ROBERTSON, R.E. KENWARD, 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology*, vol. 74 n°5 : 1313-1325.
- ALBRECHT, K., M. HAMMER, N. HOLZHAIDER & J. HOLZHAIDER, 2002. Telemetrische Untersuchungen zum Nahrungshabitatsanspruch der Bechsteinfledermäuse (*Myotis bechsteinii*) in Nadelwäldern bei Amberg in der Oberpfalz. in : *Ökologie, Wanderrungen und Genetik von Fledermäusen in Wäldern – Untersuchungen als Grundlage für den Fledermausschutz*, Schriftenr. Landschaftspflege Naturschutz, Bundesamt für Naturschutz, Bonn, p. 131-140.
- AUDET, D. 1990. Foraging behaviour and habitat use by a gleaning bat, *Myotis myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae). *Jour. Mamm.* 71(3) : 420-427.
- ARLETTAZ, R. 1996. Feeding behaviour and foraging strategy of free-living Mouse-eared bats, *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Anim. Behav.* 51 : 1-11.
- ARLETTAZ, R. 1999. Habitat selection as a major resource partitioning mechanism between the two sympatric sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Anim. Behav.* 51 : 1-11.
- BARTA, Z. & T. SZEP. 1992. The role of information transfer under different food patterns: a simulation study. *Behav. Ecol.* 3 : 318-324.
- BURLAND, T. M., E. M. BARRATT, R. A. NICHOLS & P. A. RACEY. 1998. Isolation and characterization of microsatellite loci in the brown long-eared bat, *Plecotus auritus*, and cross species amplification within the family Vespertilionidae. *Molecular ecology*, 7 : 136-138.
- DE JONG, J. 1994. Habitat use, home range and activity pattern of the northern bat *Eptesicus nilssonii*, in a hemiboreal coniferous forest. *Mammalia* 58 : 535-548.
- CATTO, C., M. C., A. M. HUTSON, P. A. RACEY & P. J. STEPHENSON. 1996. Foraging behaviour and habitat use of the serotine bat (*Eptesicus serotinus*) in southern England. *J. Zool. Lond.* 238 : 623-633.
- DAJOZ, 1998. Les insectes et la forêt. Tec & Doc éd. 594 p.
- DONDINI, G. & S. VERGARI. 1999. First data on the diet of *Nyctalus leisleri* (Kuhl, 1817) and *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1817) in the Tuscan-Emilian Apennines (North-central Italy). *Att. I° Convegno Italiano sui Chiroteri* : 191-195.
- ENTWISTLE, A. C., P. A. RACEY & J. R. SPEAKMAN. 1996. Habitat exploitation by a gleaning bat, *Plecotus auritus*. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 351 : 921-931.
- 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*, Schriftenr. Landschaftspflege Naturschutz, Bundesamt für Naturschutz, Bonn, p. 131-140.
- GEISSNER, B. & M. WEISHAAR. 2003. Vorläufige Ergebnisse des Beringung der Bechsteinfledermaus (*Myotis bechsteinii*) in der Region Trier. *Dendrocapos* 30 : 9-16.
- HEISE, G. & A. SCHMIDT. 1988. Beiträge zur sozialen Organisation und Ökologie des Braunen Langohrs (*Plecotus auritus*). *Nyctalus* (N.F.), 2(5) : 445-465.
- JONES, G., P. L. DUVERGÉ & R. D. RANSOME. 1995. Conservation biology of an endangered species : field studies of Greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*). *Symp. Zool. Soc. Lond.* 67 : 309-324.
- KERTH, G. & B. KÖNIG. 1996. Transponder and an infrared-videocamera as method used in a field study on the social behaviour of Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Myotis* 34 : 27-34.
- KERTH, G. 1998. Sozialverhalten und genetische Populationsstruktur bei der Bechsteinfledermaus (*Myotis bechsteinii*). Berlin.
- KERTH, G. & B. KÖNIG. 1999. Fission, fusion and nonrandom associations in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behaviour* 136 : 1187-1202.
- KERTH, G., F. MAYER & B. KÖNIG. 2000. Mitochondrial DNA (mtDNA) reveals that female Bechstein's bats live in closed societies. *Molecular Ecology* 9 : 793-800.

- KERTH, G., K. WEISSMANN & B. KÖNIG. 2001. Day roost selection in female Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*): a field experiment to determine the influence of roost temperature. *Oecologia* 126 : 1-9.
- KERTH, G., M. WAGNER & B. KÖNIG. 2001. Roosting together, foraging apart: information transfer about food is unlikely to explain sociality in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50 : 283-291.
- KERTH, G., K. SAFI & B. KÖNIG. 2002. Mean colony relatedness is a poor predictor of colony structure and female philopatry in the communally breeding Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 52 : 203-210.
- KERTH, G., F. MAYER & E. PETIT. 2002. Extreme sex-biased dispersal in the communally breeding, nonmigratory Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*). *Molecular Ecology* 11 : 1491-1498.
- KERTH, G., M. WAGNER, K. WEISSMANN & B. KÖNIG. 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 Bundesamts für Naturschutz, Bonn.
- KERTH, G. & K. RECKARDT. 2003. Information transfer about roosts in female Bechstein's bats: an experimental field study. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 270 : 511-515.
- KERTH, G., A. KIEFER, C. TRAPPMANN & M. WEISHAAR. 2003. High gene diversity at swarming sites suggest hot spots for gene flow in the endangered Bechstein's bat - Conservation Genetics 4 : 491-499.
- LEITL, R. 1995. Nistkastenbewohnende Fledermäuse in einem Waldgebiet der mittleren Oberpfalz-unveröffentlichte Diplomarbeit am Lehrstuhl für angewandte Zoologie der forstwissenschaftlichen Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität München.
- LÜTTMANN, J., M. WEISHAAR & B. GESSNER, unter Mitarbeit von Malte FUHRMANN und Jens TAUCHERT (Gelande 2001). 2003. Nächtliche Aufenthaltsgebiete und Jagdverhalten von Kolonien der Bechsteinfledermaus (*Myotis bechsteinii*) im Gutland. *Dendroica* 30 : 17-27.
- MEIN, P. 1975. Les chiroptères (Mammalia) du gisement pléistocène moyen des abîmes de La Fage à Noailles (Corrèze). *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon* 13 : 57-67.
- MESCHKE, 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, ca. 472 Seiten, ISBN 3-7843-3605-1.
- SAFI, K. & G. KERTH. 2003. Secretions of the interaural gland contain information about individuality and colony membership in the Bechstein's bat. *Animal Behaviour* 65 : 363-369.
- SHIEL, C. B., R. E. SHIEL & J. FAIRLEY. 1999. Seasonal changes in the foraging behaviour of Leisler's bats (*Nyctalus leisleri*) in Ireland as revealed by radio-telemetry. *J. Zool. Lond.* 249 : 347-358.
- SCHLAPP, G. 1990. Populationsdichte und Habitatansprüche der Bechstein-Fledermaus *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1818) im Steigerwald (Forstamt Ebrach). *Myotis* 28 : 39-59.
- RACEY P.A. & S. M. SWIFT. 1985. Feeding ecology of *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) During pregnancy and lactation. I. Foraging behaviour. *J. Anim. Ecol.* 54 : 205-215.
- 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. *Zool. J. Linn. Soc.* 1212 : 337-351.
- RENAULT-MISKOVSKY, J. 1991. L'environnement au temps de la préhistoire. Masson éd. 200 p.
- ROSSITER, S. J., G. JONES, R. D. RANSOME & E. M. BARRATT. 2000. Parentage, reproductive success, and breeding behaviour in the greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*). *Proceedings of the Royal Society of London B.* 267 : 545-551.
- RYDELL, J. 1989. Feeding activity of the northern bat (*Eptesicus nilssonii*) During pregnancy and lactation. *Oecologia* 80 : 562 - 565.
- SCHNITZLER-LENOBLE, A. 2002. Ecologie des forêts naturelles d'Europe. Biodiversité, sylvigénèse, valeur patrimoniale des forêts primaires. Tec & Doc éd. 271p.
- 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 p.
- STADEN, D.V. & H.U. SCHNITZLER. 1995. The echolocation and foraging behavior of Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*). Abstracts of the 10th International Bat Research Conference, Boston University. § 170.
- TAAKE, K.H. 1992. Strategien der Ressourcennutzung an Waldgewässern jagender Fledermäuse (Chiroptera : Vespertilionidae). *Myotis* 30 : 7-74.
- TREMAUVILLE, Y. 1990. Capture de criquets par un Vespertilion de Bechstein (*Myotis bechsteinii*). *Petit Lérot* 33 : 8.
- WAGNER, M., G. KERTH & B. KÖNIG. 1997. Jagdverhalten und Raumnutzung von Bechsteinfledermäusen in unterschiedlichen Lebensräumen. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 90 : 397.
- WHITE, G. & R. GARROT. 1994. Analysis of wildlife radio-tracking data. London.
- WILKINSON, G. S. 1995. Information transfer in bats. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 67 : 345-360.
- WILKINSON, G. S. 1992. Information transfer at evening bat colonies. *Anim. Behav.* 44 : 501-518.
- WOLZ, I. 1986. Wochenstuben-Quartierwechsel bei der Bechsteinfledermaus. *Z. Säugetierk.* 51 : 65-74.
- WOLZ, I. 1992. Zur Ökologie des Bechsteinfledermaus *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1818). Erlangung des Doktorgrades. Naturwissenschaftlichen Fakultäten der 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.
- ZAHN, A. 1998. Individual migration between colonies of Greater mouse-eared bats (*Myotis myotis*) in Upper Bavaria. *Z. Säugetierk.* 63 : 321-328.

Ce dossier a été réalisé par Michel BARATAUD.
Il est illustré des photos de (dans l'ordre) l'auteur, de
François SCHWAAB et de Laurent ARTHUR ©.

