

ARTICLE ORIGINAL

Le régime alimentaire du grand murin *Myotis myotis* (*Chiroptera* : *Vespertilionidae*) dans le sud de la Belgique¹

par

Thierry KERVYN²

Mots-clés : Régime alimentaire, grand murin, *Myotis myotis*, *Chiroptera*, variations saisonnières, gestation, lactation, période pré-hivernale.

SUMMARY : the diet of the Mouse-eared bat *Myotis myotis* (*Chiroptera* : *Vespertilionidae*) in southern Belgium.

The study of the diet of the Mouse-eared bat is achieved by the analysis of feces collected periodically under two summer roosts. The diet in southern Belgium consists of nearly the same species as elsewhere in Europe (mainly *Coleoptera Carabidae* and *Scarabaeidae* ; *Diptera Tipulidae* ; *Arachnida Aranaeidae*). Predation is realised on epigeic arthropods as on large flying insects. Major variations of diet are observed during one season. These variations are similar during two consecutive seasons and are explained by the modification of prey availability.

The Mouse-eared bat eats large prey which move noisily. The hypothesis that this bat localises its prey by passive audition is not rejected.

¹ Manuscrit reçu le 8 mars 1996 ; accepté le 13 mai 1996.

² Université de Liège, Institut de Zoologie, Quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège.

Le comité régional d'organisation de l'Année Européenne de la Conservation de la Nature 1995 a attribué au mémoire de fin d'études de Thierry KERVYN, dont on peut lire ici les meilleures pages, le deuxième prix du meilleur travail de fin d'études s'inscrivant dans une optique de la Conservation de la Nature. Ce Prix lui a été remis par le représentant de Monsieur Guy LUTGEN, Ministre de l'Environnement, des Ressources Naturelles et de l'Agriculture, lors de la cérémonie de clôture de l'AECN 1995, le 8.VI.96.

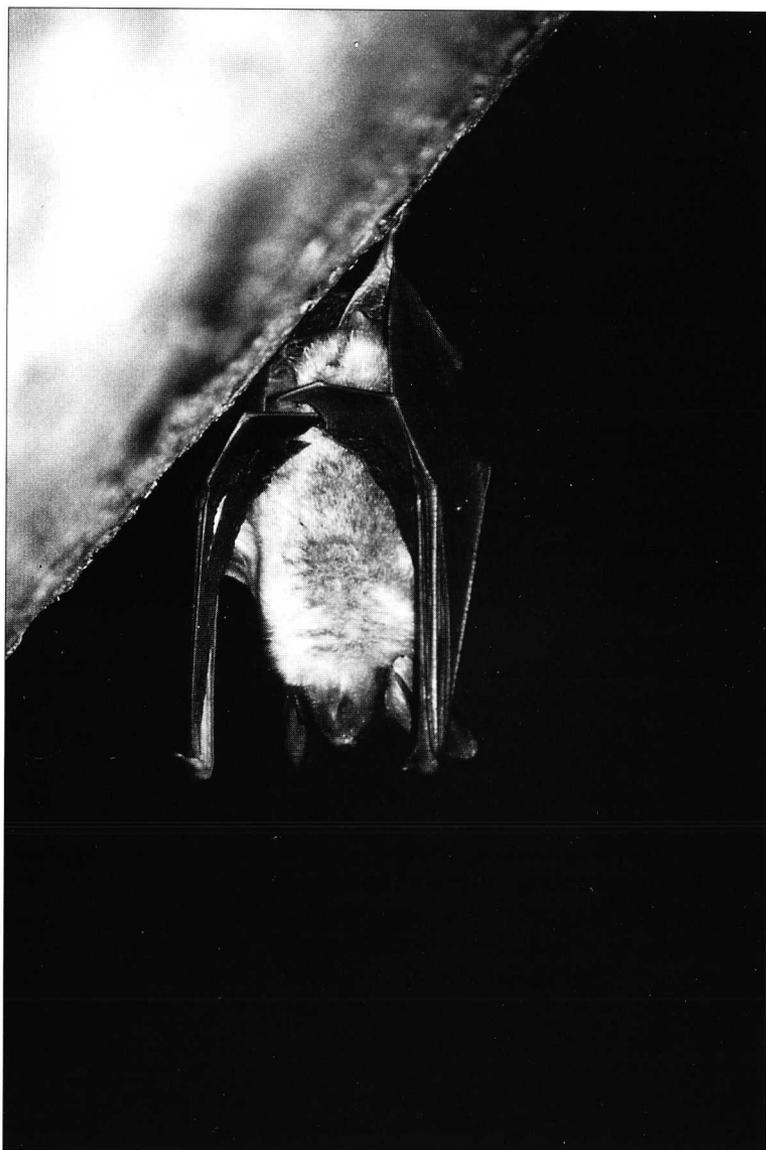


Photo 1. Notre sujet d'étude : le grand murin, *Myotis myotis* (Orval, juillet 1995) (photo T. KERVYN).

RESUME

L'étude du régime alimentaire du grand murin est réalisée par analyse des excréments recueillis périodiquement sous deux gîtes d'été. Le régime alimentaire dans le sud de la Belgique se compose sensiblement des mêmes espèces qu'ailleurs en Europe (principalement *Coleoptera Carabidae* et *Scarabaeidae* ; *Diptera Tipulidae* ; *Arachnida Aranaeidae*). La prédation s'effectue tant sur la faune épigée que sur des grands insectes volants. D'importantes variations du régime alimentaire sont observées au cours de la saison. Ces variations sont semblables pour deux années consécutives et s'expliquent par la modification de disponibilité en proies.

Le grand murin se nourrit de proies de grandes tailles et se déplaçant bruyamment. L'hypothèse selon laquelle cette chauve-souris localise ses proies par audition passive n'est pas exclue.

Introduction

La majorité des chiroptères d'Europe occidentale voient leur population décliner depuis de nombreuses années et la conservation de ces mammifères reste un problème zoologique d'actualité. Si de nombreux efforts ont été entrepris pour protéger, voire recréer, des gîtes adaptés aux exigences de ces espèces, l'importance que pouvait avoir l'environnement de ces gîtes pour la conservation de ces espèces est resté peu étudiée. Ces recherches connaissent cependant un essor récent, notamment grâce au développement d'émetteurs radio de très petite taille et de longévité suffisante.

L'étude du régime alimentaire de ces espèces s'est fortement développée ces dernières années mais les données restent ponctuelles. En Belgique, aucune étude de ce type n'a encore été menée.

L'existence d'une importante colonie de reproduction de grands murins en Lorraine belge nous a incité à entreprendre une analyse de l'écologie alimentaire de cette grande espèce (KERVYN, 1995).

Des études similaires ont été menées en Allemagne par KOLB (1958), en Suisse par ACKERMAN (1984), GEBHARD & HIRSCHI (1985), RUDOLPH (1989), GRAF (1990), GRAF *et al.* (1991, 1992), ARLETTAZ *et al.* (1993), ARLETTAZ (1994), BECK (1995), en Tchécoslovaquie par BAUEROVA (1978) et en France par SCHIERER *et al.* (1972) et PONT & MOULIN (1985).

Notre étude a pour objectif d'étudier le régime alimentaire de cette espèce à la limite septentrionale de son aire de répartition ; d'en caractériser les variations stationnelles et saisonnières, en fonction de la disponibilité en proies et de son cycle biologique, et ce durant deux saisons successives.



Photo 2. Une colonie de reproduction de grands murins. Les jeunes de l'année se distinguent par leur pelage du dos plus gris que celui des adultes, brun (Orval, juillet 1995) (photo T. KERVYN).



Photo 3. Un jeune grand murin étirant son aile (juillet 1995) (photo T. KERVYN).

Matériel et méthodes

Zone d'étude

Plusieurs gîtes ont été étudiés dans le sud de la Belgique, en Ardenne et en Lorraine belge, régions biogéographiques distinctes, mais deux sites ont été particulièrement suivis :

1. l'un, en Lorraine belge, à Orval (coordonnées UTM : 31U FR 60 ; Province de Luxembourg),
2. l'autre, en Ardenne, à Alle-sur-Semois (coordonnées UTM : 31U FR 42 ; Province de Namur).

Détermination précise du régime alimentaire de *Myotis myotis*

L'observation directe, sur le terrain, du comportement d'alimentation de *M. myotis* se révélant impossible, trois types d'approche sont envisageables pour déterminer le régime alimentaire des chiroptères. Chacun présente des avantages et des défauts :

- a) **L'analyse des contenus stomacaux** implique le sacrifice des animaux. Outre les problèmes d'ordre éthique et légal qu'elle suscite à propos d'une espèce menacée de disparition et protégée, l'utilisation de cette technique ne se justifie pas puisque d'autres méthodes fiables existent.
- b) **L'étude des restes alimentaires** a été abondamment exploitée pour les quelques espèces se nourrissant à partir d'un reposoir : l'oreillard commun, *Plecotus auritus* (ROER, 1969 ; BARTA, 1975 ; KRAUSS, 1978 ; RYDELL, 1989, ROBINSON 1990, SHIEL *et al.* 1991), l'oreillard gris, *Plecotus austriacus* (BAUEROVA, 1982), le grand rhinolophe, *Rhinolophus ferrumequinum* (JONES & RAYNER, 1989 ; JONES, 1990 ; PIR, 1994).
Pour le grand murin, on note — de manière plutôt anecdotique — des restes alimentaires constitués exclusivement d'élytres de coléoptères (LIEGL, 1987, cité par RUDOLPH, 1989 ; LIEGL & HELVERSEN, 1987 ; RUDOLPH, 1989). Leur recherche ne peut constituer, à elle seule, la base d'une étude du régime alimentaire.
- c) **L'analyse des excréments** recueillis sous les colonies de parturition est fastidieuse mais réalisable. C'est cette méthode, détaillée ci-dessous, que nous avons choisie.

Prélèvements des déjections

Les excréments ont été collectés sous les colonies d'estivage. Les prélèvements ont été réalisés toutes les deux semaines, du mois d'avril à la mi-octobre 1994, à Orval, et de mi-mars à mi-octobre 1995, à Orval et à Alle-sur-Semois.

Des feuilles de plastique sont disposées sous les endroits qui semblent les plus occupés. Ceux-ci sont repérés par les tas de guano des saisons précédentes et par les souillures sur les poutres. Lors de chaque visite, les feuilles de plastique sont renouvelées.

Méthode d'analyse des déjections

Un échantillon de 20 déjections entières (dont les deux extrémités sont obtuses) est pris, au hasard, parmi chaque relevé périodique. Ce nombre de déjections est suffisant pour obtenir une information statistiquement valable, comme en témoigne la courbe des effectifs cumulés à la **figure 1** : l'analyse d'un échantillon de 20 déjections permet d'atteindre le plateau de la richesse taxonomique. Le doublement de l'effort de recherche n'apporte aucun taxon supplémentaire. Ce nombre est par ailleurs régulièrement cité dans les études précédentes (PONT & MOULIN, 1985 ; GRAF, 1990).

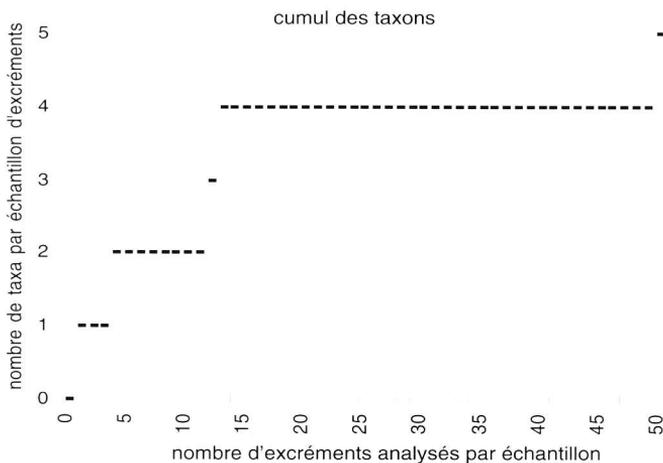


Fig. 1. Courbe des effectifs cumulés.

Chaque pelote fécale est disposée sur une lame en verre et est désagrégée dans quelques gouttes d'eau. La dissection est alors entamée sous un microscope binoculaire (zoom 20x - 80x) et les éléments identifiables peuvent être extraits. Il s'agit surtout de fragments de cuticule, de pattes, d'antennes, de mandibules et parfois d'ailes. Une seconde analyse permet de repérer des éléments plus petits ou moins abondants qui auraient échappé à l'observateur lors de la première dissection.

Détermination des proies

Bien que la proie soit mastiquée avant l'ingestion et qu'elle soit soumise à l'action de chitinases dans le tube digestif des chiroptères (JEUNIAUX, 1961, 1962), il est possible de retrouver des fragments de proie identifiables jusqu'à un niveau taxonomique parfois très fin (genre, espèce).

Nous avons trouvé certains critères de détermination dans des travaux antérieurs (WHITAKER, 1988 ; MC ANEY *et al.*, 1991 ; WOLZ, 1992 ; PIR, 1994) mais l'identification de la majorité des proies du grand murin reste non détaillée, jusqu'à présent.

Plusieurs éléments nous ont aidé dans la délicate tâche de la détermination des fragments de proies :

- un examen attentif d'insectes provenant de collections de référence ; en l'occurrence, la collection de la faune belge conservée au Musée de Zoologie de l'Université de Liège ;
- un examen attentif d'insectes provenant de captures aux alentours des colonies de reproduction ;
- la compulsion de lames comportant des fragments d'insectes identifiés dans des études antérieures de régime alimentaire de chauves-souris et aimablement mises à notre disposition par Dr R. ARLETTAZ, R. GÜTTINGER et A. BECK.

Les critères permettant la détermination des fragments de proies feront l'objet d'une publication ultérieure.

Limites de la méthode

La pertinence et les limites de la méthode détaillée ci-dessus ont déjà été traitées par différents auteurs (RABINOWITZ & TUTTLE, 1982 ; KUNZ & WHITAKER, 1983 ; DICKMAN & HUANG, 1988 ; ROBINSON & STEBBINGS, 1993 ; MARCHETTI *et al.*, 1994).

Retenons que l'analyse des excréments permet une estimation raisonnable de la nourriture ingérée, particulièrement pour les catégories de proies les plus communes. Les résultats peuvent cependant amplifier la proportion des gros insectes et de ceux dont les fragments restent les plus identifiables après l'ingestion et le passage dans le tube digestif.

Un autre élément, dont il faut être conscient, est que le transit de la nourriture au sein du tube digestif des chiroptères est particulièrement rapide (KOVTON & ZHUKOVA, 1994). Ainsi, pour *Eptesicus fuscus*, il dure environ 90 minutes (LUCKENS *et al.*, 1971) ; pour *Myotis lucifugus*, il est d'environ 45 minutes pour les individus restant actifs après le nourrissage et de plus de deux heures pour les individus entrant en repos ; pour *Nyctalus noctula*, il peut

durer seulement 28 minutes (CRANBROOK & BARRETT, 1965). Pour le grand murin, en phase d'activité, les premiers éléments de la nourriture (5 %) sont rejetés après 25 minutes, la moitié du repas à 44 minutes et 90 % après plus d'une heure (STALINSKI, 1994). Aussi, les déjections qui sont relevées sous la colonie ne correspondraient-elles qu'aux derniers moments de la chasse nocturne. Les proies typiquement crépusculaires pourraient donc être sous-estimées ou ne pas apparaître du tout.

Expression des résultats

L'abondance des fragments de proies au sein des échantillons d'excréments est exprimée de diverses manières dans les travaux antérieurs :

1. leur volume relatif (*percentage volume*) : la dissection est réalisée sur un tracé de grille. Les éléments identifiés, appartenant à un même taxon, sont rassemblés et leur volume respectif indiquera l'abondance du taxon (BAUEROVA, 1978 ; RYDELL, 1989 ; JONES, 1990 ; ARLETTAZ, 1994). Si cette méthode est valable pour l'analyse des contenus stomacaux, son emploi semble inadéquat dans l'analyse des fèces, vu l'importance (en volume) des éléments non identifiés. En outre, la prépondérance par rapport à d'autres insectes des fragments de certains taxons dont les téguments sont particulièrement durs, tels que les coléoptères, constitue une source inévitable d'erreur.
2. leur occurrence relative (*percentage occurrence*) correspond au nombre de déjections contenant le taxon, divisé par le nombre de déjections examinées, multiplié par 100. Deux inconvénients se présentent à cette méthode. D'une part, elle privilégie les taxons où les individus sont, au total, peu nombreux mais bien répartis dans l'échantillon. Et d'autre part, la somme des valeurs excède 100 % car une pelote fécale contient souvent plus d'un taxon.
3. leur fréquence relative (*percentage frequency*) qui correspond au nombre d'identifications du taxon, divisé par le nombre total d'items, multiplié par 100. Ici aussi, les taxons où les individus sont, au total, peu nombreux mais bien répartis dans l'échantillon peuvent être privilégiés. Par contre, la somme des valeurs vaut 100 % et l'importance relative de chaque taxon est facilement appréhendée.

C'est simultanément sous cette deuxième et cette troisième forme, par ailleurs préconisée par WHITAKER (1988), que nos résultats seront exprimés.

De manière à mettre sur le même pied les différentes catégories de proies et à éviter par exemple que les coléoptères ne soient avantagés par la présence de leurs élytres très résistantes ou les tipules par l'importante dispersion de leurs oeufs dans les excréments, la règle suivante a été adoptée : Seules entreront en ligne de compte les proies dont les *pattes* sont retrouvées au sein de l'excrément, les autres éléments (pièces de l'appareil buccal, antennes, écailles

des papillons, téguments particuliers,...) n'intervenant que pour faciliter ou confirmer la détermination. Pour les hannetons seulement, nous dérogerons à cette règle. ARLETTAZ (1994) indique en effet que les grosses proies sont décorquées avant d'être ingérées, ce qui rejoint l'observation de SCHIERER *et al.* (1972). Nous utiliserons, pour comptabiliser cette proie dans nos résultats, les téguments identifiables par des écailles blanches.

Résultats

Occupation des gîtes

Le site d'Orval a été occupé en 1994 et 1995 par une colonie d'environ 250 à 300 femelles adultes, auxquelles se sont ajoutés, après la parturition, environ 250 jeunes. Cette colonie représente la colonie la plus importante de grands murins connue en Belgique.

Le site d'Alle-sur-Semois a longtemps été occupé par une petite colonie. C'est par ailleurs ce que nous laissait penser le tas de guano des années précédentes découvert lors nos visites sur ce site en novembre 1994 et en mars 1995. Toutefois, ce gîte n'a été utilisé en 1995 que par un seul individu non reproducteur.

Le régime alimentaire

Notre échantillonnage nous permet d'envisager l'étude du régime alimentaire sous quatre angles différents : 1. la composition qualitative et quantitative du régime alimentaire, 2. ses variations saisonnières, 3. ses variations stationnelles, 4. ses variations entre deux années successives.

Composition du régime alimentaire

Aspect qualitatif :

Les coléoptères sont particulièrement bien représentés dans nos échantillons. On y retrouve plusieurs genres appartenant aux *Carabidae* : *Carabus*, *Cychrus*, *Nebria*, *Abax*, *Pterostichus*. Des pattes plus petites ont été retrouvées occasionnellement et sont attribuables à des genres de plus petite taille qu'il ne nous a pas été possible d'identifier. Les *Scarabaeoidea* sont représentés par les hannetons (*Melolontha melolontha*), les bousiers (*Geotrupes sp.*) et occasionnellement par des genres plus petits, peut-être des *Aphodius*. Des larves de coléoptères ont également été recensées ainsi que des coléoptères *Staphylinidae*.

Le second ordre le mieux représenté est celui des diptères, avec la famille des *Tipulidae*. Nous avons rencontré également des orthoptères, des dermptères *Forficulidae*, et des lépidoptères. Outre les myriapodes, se trouvaient encore des *Arachnida* dont des araignées (ordre des aranéides) et des faucheux (ordre des opilions).

En plus des fragments de proies, se trouvaient également d'autres éléments dans les excréments : débris végétaux de poacées et de mousses, amas de poils provenant du nettoyage de l'individu et fines couches de mucus.



Photo 4. Une femelle de grand murin relève la tête (Orval, juillet 1995) (photo T. KERVYN).



Photo 5. Le gîte d'Orval est occupé en juillet 1995 par de nombreux individus, adultes et jeunes (photo T. KERVYN).

Aspect semi-quantitatif

Ces résultats sont tirés de tous les échantillons analysés sur les deux sites et ce, pour les deux années 1994 et 1995, soit sur 640 excréments. Dans la liste qui suit, les pourcentages en caractères normaux indiquent l'occurrence du taxon, ceux en caractères italiques, la fréquence relative.

D'une manière générale, le régime alimentaire du grand murin se présente comme suit :

Tableau I : Constitution du régime alimentaire du grand murin à Orval en 1994 et 1995 et Alle en 1995 : occurrences (caractère normal) et fréquences relatives (caractère italique) de chaque taxon pour la saison entière (voir **fig. 5** p. 39).

	Orval 1994	Orval 1995	Alle 1995
<i>Coleoptera Carabidae</i>	94,5 % (66,5 %)	86,3 % (63,1 %)	98,0 % (80,7 %)
<i>Carabus sp.</i>	21,1 %	22,5 %	39,5 %
<i>Cychrus sp.</i> ²	6,0 %	3,0 %	5,5 %
<i>Nebria sp.</i> ³	4,5 %	1,7 %	1,0 %
<i>Pterostichinae</i>	58,5 %	55,0 %	59,5 %
dont <i>Abax ater</i>	19,8 %	20,8 %	28,5 %
<i>Melolontha melolontha</i>	2,5 % (1,8 %)	2,1 % (1,5 %)	2,0 % (1,6 %)
<i>Geotrupes sp.</i>	0,0 % (0,0 %)	1,3 % (0,9 %)	0,0 % (0,0 %)
<i>larvae Coleopterae</i>	3,8 % (2,6 %)	7,1 % (5,2 %)	3,5 % (2,9 %)
<i>Diptera Tipulidae</i>	19,8 % (13,9 %)	25,0 % (18,3 %)	5,0 % (4,1 %)
<i>Orthoptera</i>	1,0 % (0,7 %)	0,8 % (0,6 %)	0,0 % (0,0 %)
<i>Arachnida Araneidae</i>	19,0 % (13,4 %)	14,2 % (10,4 %)	12,0 % (9,9 %)
<i>Arachnida Opilionidae</i>	1,0 % (0,7 %)	0,0 % (0,0 %)	0,5 % (0,4 %)
<i>Myriapoda</i>	0,5 % (0,4 %)	0,0 % (0,0 %)	0,5 % (0,4 %)

Les dermaptères (*Forficula auricularia*) n'ont été retrouvés qu'en une seule occasion, de même que les *Staphylinidae*. Les lépidoptères n'ont été rencontrés qu'occasionnellement, grâce à leurs écailles.

Constatons la présence d'arthropodes aptères : myriapodes, larves de coléoptères, araignées, faucheux. La plupart des *Carabidae*, comme les *Abax* et les *Carabus* par exemple, présentent des formes brachyptères ne permettant pas le vol (DESENDER 1989). Enfin, les dermaptères et les géotrupes ont un mode de vie surtout terrestre.

² probablement *Cychrus attenuatus*, cette espèce étant la seule rencontrée dans la région.

³ probablement *Nebria brevicollis*, cette espèce étant la seule rencontrée dans la région.

Variations saisonnières

Comme on peut s'en rendre compte en examinant les **figures 2 et 3**, des modifications significatives du régime alimentaire peuvent survenir au cours de la saison d'activité, d'avril à octobre. Quelles sont-elles ? :

Tableau II : modifications saisonnières de l'alimentation du grand murin observées au cours d'une saison. Test de χ^2 avec correction de Yates pour les valeurs théoriques inférieures à 5 ; d.d.l. = 1. *** : très hautement significatif ($p < 0,001$) ; ** : hautement significatif ($p < 0,01$) ; * : significatif ($p < 0,05$) ; t : tendance ($p < 0,1$) ; ns : non significatif ($p > 0,1$) ; - : pas de données.

	Orval 1994	Orval 1995	Alle 1995
• augmentation des <i>Melolontha melolontha</i> au mois de mai	t	*	t
• diminution des <i>Melolontha melolontha</i> à la fin mai	ns	*	t
• augmentation de <i>Diptera Tipulidae</i> aux mois de mai et juin	**	**	*
• régression de <i>Diptera Tipulidae</i> en juin	ns	**	*
• augmentation de <i>Diptera Tipulidae</i> en septembre-octobre	**	***	-
• régression progressive de <i>Arachnida Aranaeidae</i> d'avril à juin	ns	ns	T
• augmentation des <i>Arachnida Aranaeidae</i> en août - septembre	t	ns	ns
• régression des <i>Arachnida Aranaeidae</i> en octobre	*	*	-
• régression des <i>Coleoptera Carabidae</i> en fin mai	ns	*	ns
• augmentation des <i>Coleoptera Carabidae</i> en juin	ns	t	ns
• régression des <i>Coleoptera Carabidae</i> en octobre	**	*	-
• apparition des <i>Abax ater</i> en avril	-	**	-
• augmentation des <i>Abax ater</i> en juin	ns	*	t
• régression des <i>Abax ater</i> en août - septembre	t	*	**
• augmentation des <i>Pterostichinae</i> en avril	-	*	*
• augmentation des <i>Pterostichinae</i> en juin	ns	*	*
• régression des <i>Pterostichinae</i> en septembre - octobre	ns	**	*
• augmentation des <i>Cychnus</i> en août et septembre	ns	ns	t
• régression des <i>Cychnus</i> en fin septembre	*	ns	ns
• augmentation des <i>Nebria</i> en septembre et octobre	*	ns	t
• régression des larves de <i>Coleoptera</i> d'avril à mai	ns	*	*

Le test de χ^2 est réalisé en comparant, pour deux récoltes successives, le nombre de fèces contenant (x) et ne contenant pas (20-x) un taxon.

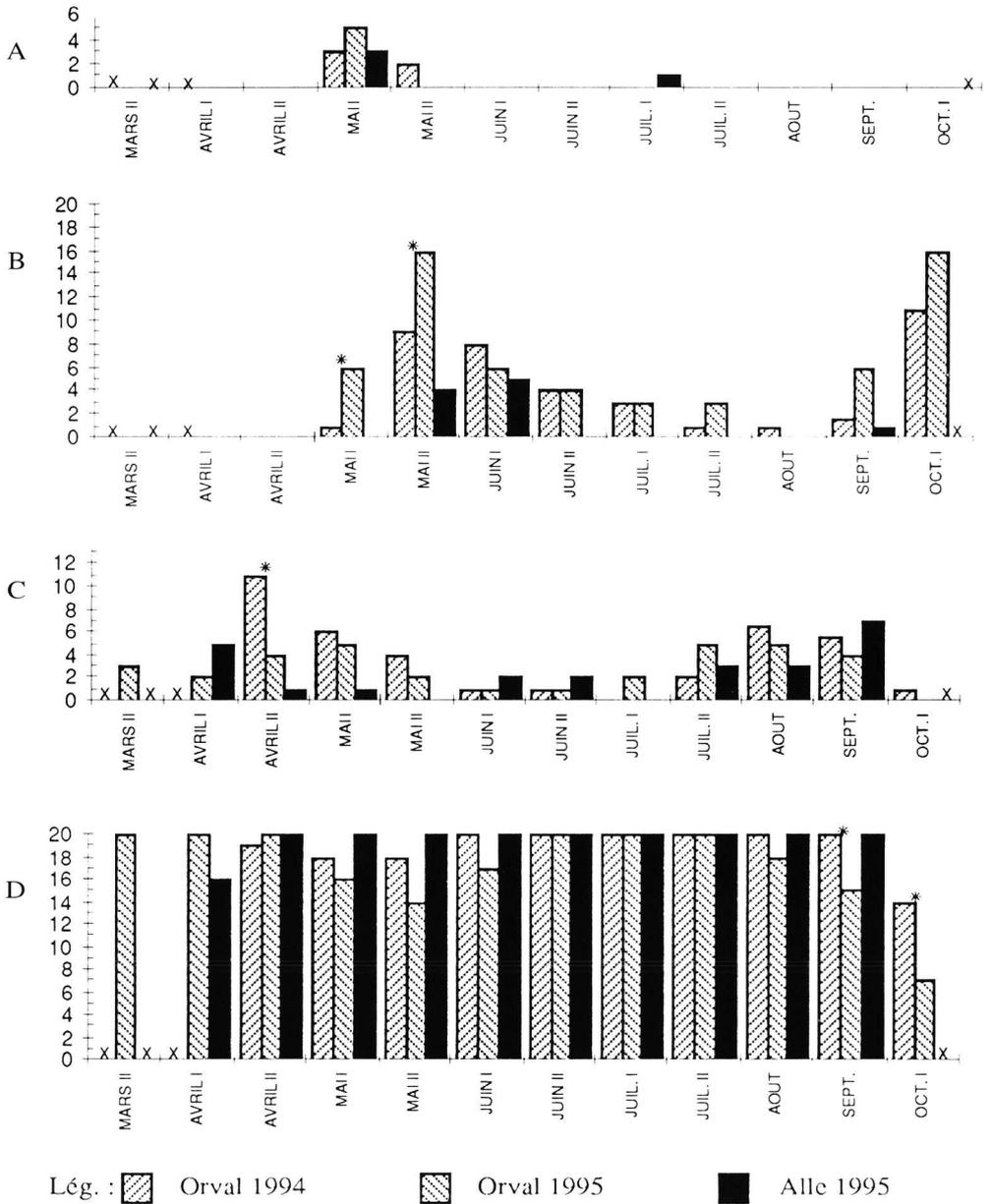
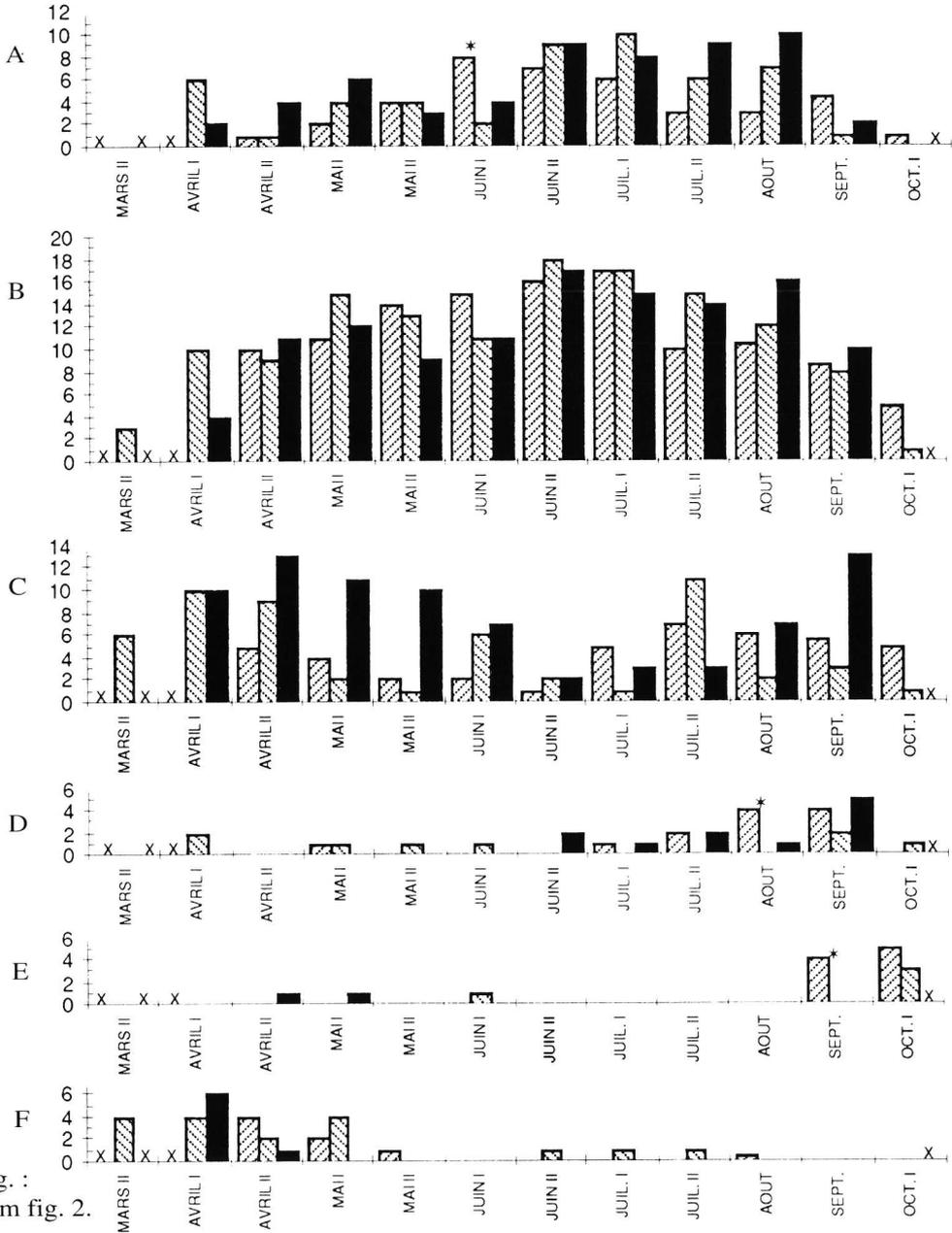


Fig. 2. Variations saisonnières de la composition du régime alimentaire : A. *Melolontha melolontha*, B. *Diptera Tipulidae*, C. *Arachnida Araneidae*, D. *Coleoptera Carabidae*. Abscisse : période d'échantillonnage. Ordonnée : nombre d'excréments comportant le taxon sur un échantillon de 20 excréments. X : pas de données. astérisque : différence significative ($p < 0,05$) entre 1994 et 1995 (test de χ^2 avec correction de Yates pour les valeurs théoriques inférieures à 5 ; d.d.l. = 1).



Lég. :
idem fig. 2.

Fig. 3. Variations saisonnières de la composition du régime alimentaire pour les *Coleoptera Carabidae* : A. *Abax ater* (Pterostichinae), B. *Pterostichinae*, C. *Carabus*, D. *Cychrus*, E. *Nebria*, F. *larvae Coleopterae*. Abscisse : période d'échantillonnage. Ordonnée : nombre d'excréments comportant le taxon sur un échantillon de 20 excréments. X : pas de données. Astérisque : différence significative ($p < 0,05$) entre 1994 et 1995 (test de χ^2 avec correction de Yates pour les valeurs théoriques inférieures à 5 ; d.d.l. = 1).

Variations stationnelles

Les deux sites diffèrent par trois éléments importants :

- 1° Ils sont situés dans des régions biogéographiques différentes.
- 2° Les échantillonnages réalisés à Orval sont collectifs ; à Alle, ils ne concernent qu'un individu.
- 3° À Orval, il s'agit d'une colonie de reproduction constituée (normalement) exclusivement de femelles, la grande majorité étant en reproduction. À Alle, il s'agit d'un individu non reproducteur.

Comparer quantitativement les valeurs n'aurait pas de sens puisque nous comparerions des échantillons collectifs à des échantillons individuels. Il serait, par exemple, à craindre que les modifications relevées pour le site d'Alle ne soient, en fait, que le résultat d'une spécialisation de l'individu qui s'y trouve.

En comparant d'un point de vue qualitatif les sites d'Orval et d'Alle en 1995, on peut remarquer ce qui suit.

Nos échantillons ne nous permettent pas d'établir de différences qualitatives majeures entre les deux sites dans la composition du régime alimentaire. Les mêmes types de proies sont exploitées dans les deux sites et aux mêmes périodes.

Seule une différence nous est apparue à un degré de résolution plus fin : au sein des échantillons, les excréments comportant des fragments identifiables de *Tipulidae* ne se présentent pas de la même manière (**fig. 4**). En effet, alors qu'à Orval les pattes de *Tipulidae* retrouvées sont souvent associées à des oeufs de la même famille, à Alle, nous n'avons retrouvé aucun oeuf. L'individu d'Alle ne s'est donc pas nourri de femelles de *Tipulidae* à maturité.

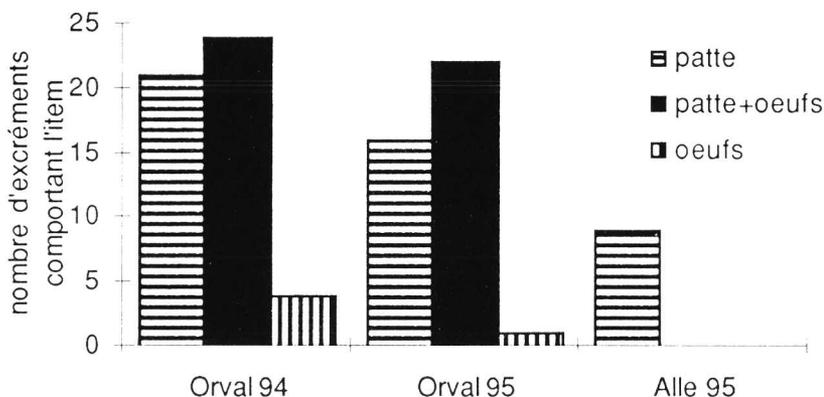


Fig. 4. Distribution des fragments identifiables dans les excréments où sont représentés les *Tipulidae*.

Variations entre deux années successives

En comparant l'occurrence de chaque taxon à chaque période, seules 8 variations significatives sont observées sur un total de 100 comparaisons (voir les astérisques aux **figures 2 et 3**).

Les variations saisonnières du régime alimentaire les plus significatives se sont retrouvées, à Orval, à la fois dans les analyses de 1994 et de 1995. Il s'agit de l'apparition des hannetons en mai, des *Tipulidae* en juin ; de la seconde apparition des *Tipulidae* en octobre et de la diminution concomitante des *Carabidae* et des *Arachnida Aranaeidae*.

Ces similarités indiquent que les variations du régime alimentaire sont donc cycliques et répétitives d'année en année.

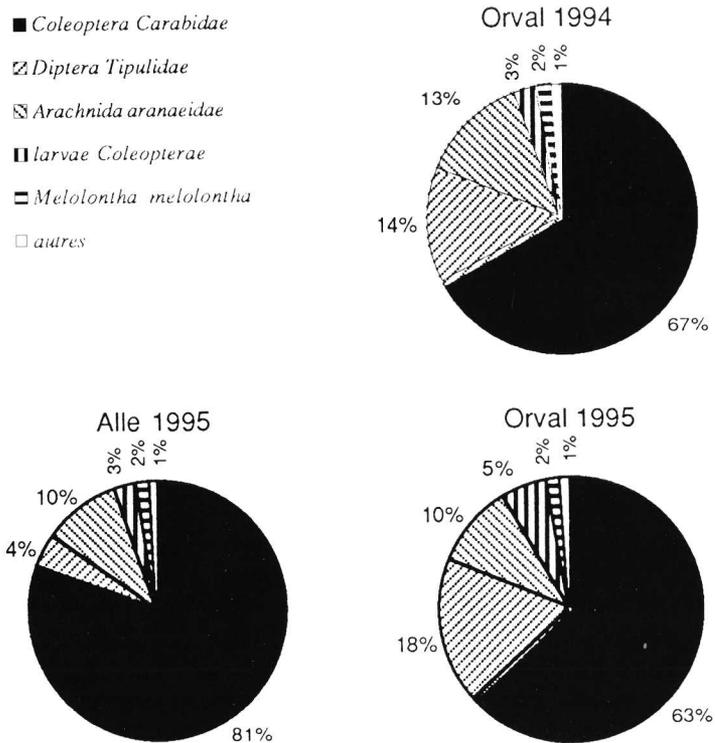


Fig. 5. Constitution du régime alimentaire du grand murin à Orval en 1994 et 1995 et Alle en 1995 : fréquences relatives de chaque taxon pour la saison entière.

Discussion

Le régime alimentaire

Aspects qualitatif et semi-quantitatif

La majorité des proies rencontrées au cours de nos recherches sont sensiblement identiques à celles identifiées dans des études antérieures. Seule l'étude de JAEGER, citée par HAINARD (1948), ANCIAUX DE FAVEAUX (1954) et KOLB (1958), fait exception. Mais ses résultats⁴ nous poussent à croire qu'il a étudié non pas le grand murin mais le grand rhinolophe ou l'oreillard.

La prédominance des *Carabidae* est relevée par tous les auteurs. Des proportions plus importantes d'orthoptères sont parfois mentionnées (PONT & MOULIN, 1985 ; GRAF, 1990 ; GRAF *et al.*, 1991, GRAF *et al.*, 1992). Cependant, ces études ont été réalisées en zone sympatrique avec le petit murin. Les travaux de GRAF portent, en partie, sur une colonie mixte de petits et grands murins (ARLETTAZ *et al.*, 1993 ; GÜTTINGER, comm. pers. ; STUTZ, comm. pers.) ; l'étude de PONT & MOULIN probablement aussi.

Il faut remarquer que la courtilière (ARLETTAZ *et al.*, 1988) est absente de nos relevés. Cet insecte a fortement régressé depuis quelques dizaines d'années de notre pays. Plusieurs stations sont encore mentionnées en Lorraine belge, principalement dans des jardins à proximité de ruisseaux (JEUNES & NATURE, 1995).

Remarquons aussi l'absence totale de vertébrés. La seule mention (PONT & MOULIN, 1986) concerne une musaraigne (*Sorex* ou *Neomys*).

L'exploitation de proies différentes, dans des milieux variés et dans diverses régions d'Europe occidentale et centrale, confirme aussi une tactique alimentaire généraliste et non pas orientée sur certaines proies.

Régime alimentaire en allopatrie du petit murin (*Myotis blythi*)

Le petit et le grand murin sont deux espèces capturant leurs proies par le glanage au sol. En sympatrie, ARLETTAZ (1994) a montré que ces deux espèces, qui peuvent vivre en colonie mixte, exploitent des milieux et des catégories de proies distinctes, le petit murin se nourrissant principalement d'orthoptères

⁴ récolte, durant 5 ans, sous le reposoir d'un individu, de 403 lépidoptères, appartenant à 65 espèces, 14 coléoptères (*Rhizotrogus* (= *Amphimallon*) *aestivus* et *solstitialis*), une courtilière, 3 phryganes, 3 tipules.

Tettigoniidae en milieu ouvert. Il ne semble donc pas y avoir de compétition alimentaire entre les deux espèces en sympatrie.

En allopatrie, il est permis de penser que le grand murin peut exploiter partiellement la niche alimentaire du petit murin et vice versa. HUSAR (1976) indique en effet que deux espèces jumelles, *Myotis evotis* et *M. auricolus*, exploitent des catégories de proies distinctes en sympatrie mais qu'en absence de compétition, leurs régimes alimentaires sont similaires.

Nos résultats, montrant une très faible proportion d'orthoptères dans le régime du grand murin, indiquent, d'une part, que son comportement de chasse est bien singularisé par rapport à celui du petit murin et, d'autre part, que son régime alimentaire est une caractéristique tout à fait spécifique, ce qu'ARLETTAZ (1994) remarque également.

Régime alimentaire à la limite septentrionale de l'aire de répartition

Aucun facteur limitant l'extension septentrionale du grand murin ne nous est apparu dans la composition du régime alimentaire, toutes les proies étant présentes dans des régions plus septentrionales.

Il faut cependant faire remarquer que, pour la Belgique, les régions lorraine et ardennaise sont les seules à offrir des massifs forestiers de grande superficie, ce qui est sûrement une condition nécessaire à l'installation de colonies de taille importante.

Comme le note GÜTTINGER (1991, 1994), les autres éléments limitants qui sont le plus souvent invoqués sont d'ordre climatique (les conditions microclimatiques nécessaires à la reproduction au sein des gîtes ne seraient pas rencontrées) ou liés à un manque de gîtes adaptés tant pour l'estivage que pour l'hibernation.

Aspect saisonnier

Les études précisant les variations saisonnières dans le régime alimentaire indiquent ces fluctuations :

- augmentation de *Melolontha melolontha* au mois de mai (-juin) puis régression (KOLB, 1958a ; BAUEROVA, 1978 ; GRAF, 1990 ; ARLETTAZ, 1994) ;
- augmentation puis régression des *Tipulidae* au mois de mai et en août - septembre (GRAF, 1990 ; KOLB, 1958a) ;
- augmentation des insectes du genre *Cychnus* en août - septembre (BAUEROVA, 1978) ;
- augmentation des *Arachnida Araneidae* en mai puis en août - septembre (BAUEROVA, 1978) ;
- augmentation de *Gryllotalpa gryllotalpa* en mai et juin puis régression

- (GRAF, 1990 ; ARLETTAZ, 1994) ;
- augmentation et régression de la tordeuse verte du chêne, *Tortrix viridana* L. (*Lepidoptera* : *Tortricidae*) en juin (KOLB 1958a) ;
 - augmentation des *Coleoptera Scarabaeidae* en août (BAUEROVA 1978).

Comme nous pouvons le constater, les quatre premiers points confortent nos observations. Les deux points suivants mentionnent des proies que nous n'avons pas rencontrées. Le dernier, enfin, n'est pas apparu dans notre analyse.

Influence de la disponibilité en proies

Les principales modifications du régime alimentaire au cours d'une saison sont clairement liées à la phénologie des proies concernées :

Les hannetons adultes émergent en mai.

Tipula oleracea, espèce de grande taille et répandue en Belgique (OOSTERBROECK & GROOTAERT, 1991), apparaît en juin et en septembre-octobre (COULSON, 1959). L'apparition de cette dernière explique aussi la diminution concomittante des *Carabidae* et des *Arachnida Aranaeidae* dans le régime alimentaire.

De même, *Abax ater* a une activité maximale centrée en juin-juillet (LOREAU, 1984, 1985), ce qui explique la prédation proportionnellement plus importante à cette période. L'apparition dans le régime alimentaire des *Cychnus* et des *Nebria* en fin de saison correspond aussi à leur phénologie respective (LOREAU, 1984, 1985).

Influence du statut reproductif

L'apparition des hannetons dans le régime alimentaire du grand murin coïncide avec la période de gestation (mai), celle des tipules avec la lactation (juin). La prédation de ces proies n'est cependant pas induite *de facto* par ces périodes où la demande énergétique est plus importante. En effet, les mêmes variations sont observées chez l'individu non reproducteur d'Alle sur Semois.

Comportement de chasse et milieu de chasse

L'écologie des proies nous permet de tirer des conclusions sur les comportements de chasse et les milieux de chasse.

La prédation de proies brachyptères, comme la plupart des *Carabidae* (DESENDER, 1989) ou aptères, comme les araignées, les opilions et les myriapodes témoigne d'un comportement de recherche de nourriture et de chasse de type « glanage au sol », comme d'autres auteurs l'ont signalé ou observé (AUDET, 1990 ; ARLETTAZ, 1994 ; R. GÜTTINGER, comm. pers.). Les grands *Carabidae* sont principalement forestiers.

Les tipules et hannetons, proies volantes de milieux ouverts, sont capturées au cours d'une poursuite en vol.

Ces proies diffusent beaucoup de bruits durant leurs déplacements. Aussi, est-il probable que ces proies ne soient localisées que par simple audition passive, comme l'a montré DEUTSCHMANN (1991). L'audition active ou écholocalisation n'interviendrait que pour éviter les obstacles en vol.

Conclusion

Le régime alimentaire du grand murin dans le sud de la Belgique est constitué des mêmes proies qu'ailleurs en Europe. Il n'y a pas de différences entre le régime alimentaire en allopatrie ou en sympatrie du petit murin, son espèce jumelle. Aucun facteur limitant l'extension septentrionale du grand murin n'a pu être mis en évidence. Les *Coleoptera Carabidae* dominent dans la composition du régime alimentaire (entre 63 et 81 % en fréquence relative), suivis des *Arachnida Araneidae* (10 à 14 %) et des *Diptera Tipulidae* (entre 4 et 18 %). Des larves des Coléoptères sont encore rencontrées (entre 3 et 5 %) ainsi que *Melolontha melolontha* (entre 1,5 et 2 %). Les proies volantes (tipules et hannetons) apparaissent dans le régime alimentaire précisément à leur période d'émergence, en mai et juin, ce qui correspond aussi à la période de gestation et de lactation des femelles. Les mêmes variations sont observées pour un individu non reproducteur. Il existe peu de variations entre deux années successives (8 différences significatives pour un total de 100 comparaisons). Les variations saisonnières sont difficilement appréciables.

REMERCIEMENTS

Le Dr Roland LIBOIS (Université de Liège - Institut de Zoologie) et Monsieur Jacques FAIRON (Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique - Centre de Recherche Chiroptérologique) ont relu attentivement le manuscrit. L'accès au gîte nous a toujours été aimablement autorisé par les propriétaires des bâtiments. Qu'ils en soient ici remerciés.

BIBLIOGRAPHIE

- ACKERMANN G. (1984). — *Diät, Aktivitätsmuster und Jagdgebiete des Groben Mausohrs Myotis myotis (Borkhausen, 1797)*. Dipl. Arbeit Univ. Zürich. 37 pp.
- ANCIAX DE FAVEAUX F. (1954). — Observations sur une colonie de Murins *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797) dans la grotte de Han-sur-Lesse (Belgique). *Rass. spele. Ital.*, **6** : 167-183.

- ARLETTAZ R. (1993). — Une femelle de Grand Murin *Myotis myotis* (Mammalia, Chiroptera) porteuse de deux embryons. *Mammalia*, **57** : 140-141.
- ARLETTAZ R. (1994). — Ecology of the sibling mouse-eared bats (*Myotis myotis* and *Myotis blythi*) : Zoogeography, niche, competition, and foraging. Ph.D. thesis, University of Lausanne. 194 pp.
- ARLETTAZ R., CURCHOD J. & THORENS P. (1988). — La Courtilière, *Gryllotalpa gryllotalpa* L. (Insecta, Orthoptera), proie du grand murin ou petit murin, *Myotis myotis* / *Myotis blythi*. *Le Rhinolophe*, **5** : 14-15.
- ARLETTAZ R., RUEDI M. & HAUSSER J. (1993). — Ecologie trophique de deux espèces jumelles et sympatriques de chauves-souris : *Myotis myotis* et *Myotis blythi* (Chiroptera : Vespertilionidae). Premiers résultats. *Mammalia*, **57** (4) : 519-531.
- AUDET D. (1990). — Foraging behaviour and habitat use by a gleaning bat, *Myotis myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae). *Journal of Mammalogy*, **71** : 420-427.
- BARTA Z. (1975). — Zur Nahrung des Braunen Langohrs (*Plecotus auritus* L.). *Lynx*, **17** : 5-6.
- BAUEROVA Z. (1978). — Contribution to the trophic ecology of *Myotis myotis*. *Folia Zoologica*, **27** (4) : 305-316.
- BAUEROVA Z. (1982). — Contribution to the trophic ecology of the grey long-eared bat, *Plecotus austriacus*. *Folia Zool.*, **31** (2) : 113-122.
- BECK A. (1995). — Fecal analyses of European bat species. *Myotis*, **32-33** : 109-119
- COULSON J.C. (1959). — Observations on the *Tipulidae* (Diptera) of the Moor House Nature Reserve, Westmorland. *Transactions of the royal entomological Society of London*, **3** (7) : 157-174.
- CRANBROOK Earl of & BARRETT H.G. (1965). — Observations on noctule bats (*Nyctalus noctula*) captured while feeding. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **144** : 1-24.
- DESENDER K. (1989). — *Dispersie vermogen en ecologie van loopkevers* (Coleoptera, Carabidae) in België : een evolutionaire benadering. Studiedocumenten van het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, n° 54.
- DEUTSCHMANN K. (1991). — *Verhalten von Myotis myotis* (Borkhausen, 1797) beim Fang fliegender Insekten und der Lokalisation von Beute am Boden. Diplomarbeit Univ. Tübingen. 86 pp.
- DICKMAN C.R. & HUANG C. (1988). — The reliability of fecal analysis as a method for determining the diet of insectivorous mammals. *Journal of Mammalogy*, **69** (1) : 108-113.
- GEBHARD J. & HIRSCHI K. (1985). — Analyse des Kotes aus einer Wochenstube von *Myotis myotis* (Borkh., 1797) bei Zwingen (Kanton Bern, Schweiz). *Mitt. Naturf. Ges. Bern N.F.*, **42** : 145-155.
- GRAF M. (1990). — *Regionaler und saisonaler Vergleich der Nahrungszusammensetzung des Groben Mausohrs Myotis myotis* (Borkhausen, 1797) (Mammalia, Chiroptera) in der Schweiz. Dipl., Arbeit Univ. Zürich., 25 pp.
- GRAF M., STUTZ H.-P. B. und ZISWILER V. (1991). — Regionaler Vergleich der Nahrungszusammensetzung des Groben Mausohrs *Myotis myotis* (Mammalia : Chiroptera) in der Schweiz. *Revue suisse de Zoologie*, **98** (4) : 703-704.

- GRAF M., STUTZ H.-P. B. und ZISWILER V. (1992). — Regionale und saisonale Unterschiede in der Nahrungszusammensetzung des Groben Mausohrs *Myotis myotis* (*Chiroptera, Vespertilionidae*) in der Schweiz. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **57** : 193-200.
- GÜTTINGER R. (1991). — Climatical constraints on nursery roosts as a limiting factor for the distribution of the Greater Mouse-eared bat (*Myotis myotis*) - a hypothesis. *Revue suisse de Zoologie*, **98** (4) : 704.
- GÜTTINGER R. (1993). — *Seasonal variation of habitat use by the gleaning bat Myotis myotis*. Abstract, VI European Bat Research Symposium, Portugal, 1993.
- GÜTTINGER R. (1994). — Ist in Mitteleuropa das Klima der primär begrenzende Faktor für das Vorkommen von Fortpflanzungs-kolonien des Groben Mausohrs (*Myotis myotis*) ? *Berichte des St. Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft*, **89** : 87-92.
- HAINARD R. (1948). — *Les mammifères sauvages d'Europe : tome I*. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel. 268 pp.
- HUSAR S.L. (1976). — Behavioural character displacement : evidence of food partitioning in insectivorous bats. *Journal of Mammalogy*, **57** : 331-338.
- JEUNES & NATURE (1995). — *L'écho des Courtils n° 1 : feuille de contact des collaborateurs de l'enquête « Courtilière »*, 5 pp.
- JEUNIAUX Ch. (1961). — Chitinase : an addition to the list of hydrolases in the digestive tract of Vertebrates. *Nature*, **192** : 135-136.
- JEUNIAUX Ch. (1962). — Digestion de la chitine chez les Oiseaux et les Mammifères. *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique*, **92** (1) : 27-45.
- JONES G. (1990). — Prey selection by the greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*) : optimal foraging by echolocation ? *Journal of Animal Ecology*, **59** (2) : 587-602.
- JONES G. & RAYNER J.M.V. (1989). — Foraging behaviour and echolocation of wild horseshoe bats *Rhinolophus ferrumequinum* and *R. hipposideros*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **25** (3) : 183-191.
- KERVYN T. (1995). — Contribution à l'étude de la tactique alimentaire du grand murin (*Myotis myotis* Borkhausen, 1797) (*Mammalia : Chiroptera*). Mémoire de licence. Université de Liège.
- KOLB A. (1958). — Nahrung und Nahrungsaufnahme bei Fledermäusen. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **23** : 84-94.
- KOVTUN M.F. & ZHUKOVA N.F. (1994). — Feeding and digestion intensity in chiropterans of different trophic groups. *Folia zoologica*, **43** (4) : 377-386.
- KRAUSS A. (1978). — Materialien zur Kenntnis der Ernährungsbiologie des Braunen Langohres (*Plecotus auritus* L.) (*Mammalia : Chiroptera*). *Zool. Abh.*, **34** : 325-337.
- KUNZ T.H. & WHITAKER J.O. Jr (1983). — An evaluation of fecal analysis for determining food habits of insectivorous bats. *Can J. Zool.*, **61** : 1317-1321.
- LIEGL A. (1987). — *Untersuchungen zur Phänologie und Ökologie von Fledermäusen an zwei Karsthöhlen in der Frankischen Schweiz*. Diplomarbeit, Universität Freiburg i. Br.
- LIEGL A. & HELVERSEN O.V. (1987). — Jagdgebiet eines Mausohrs (*Myotis myotis*) weitab von der Wochenstube. *Myotis*, **25** : 71-76.
- LOREAU M. (1984). — Les niches écologiques des Carabides en milieu forestier. I. Composantes spatio-temporelles. *Académie royale de Belgique, Bulletin de la Classe des Sciences*, **70** : 480-525.

- LOREAU M. (1985). — Annual activity and life cycles of carabid beetles in two forest communities. *Holarctic Ecology*, **8** : 228-235.
- LUCKENS M.M., van EPS J. & DAVIS W.H. (1971). — Transit time of food through the digestive tract of the bat *Eptesicus fuscus*. *Exp. Med. Surg.*, **29** : 25-28.
- Mc ANEY C.M., SHIEL C., SULLIVAN C. & FAIRLEY J. (1991). — *The analysis of bat droppings*. Occasional Publication of the Mammal Society, **14** : 1-48. ISBN 0 906282 12 8.
- MARCHETTI C., LOCATELLI D.P. & BALDACCINI N.E. (1994). — The use of Filth-test to assess insectivorous bird's diet. *Frustula Entomologica*, **17** (30) : 55-63.
- OOSTERBROEK P & GROOTAERT P. (1991). — *Tipulidae*. In : Grootaert P., De Bruyn L. & De Meyer M. (1991). — Catalogue des *Diptera* de Belgique. *Documents de travail de l'I.R.Sc.N.B.*, **70** : 19-22.
- PIR J.B. (1994). — *Etho-ökologische Untersuchung einer Wochenstubenkolonie der großen Hufeisenmause (Rhinolophus ferrumequinum, Schreber 1774) in Luxemburg*. Diplomarbeit Justus-Liebig Universität Gießen.
- PONT B. & MOULIN J. (1985). — Etude du régime alimentaire de *Myotis myotis*. Méthodologie - premiers résultats. *Actes du IXème Colloque Francophone de Mammalogie « Les chiroptères »*, Rouen, 19-20 oct. 1985 : 23-33.
- PONT B. & MOULIN J. (1986). — Un cas de consommation d'une musaraigne par le grand Murin (*Myotis myotis*). *Mammalia*, **50** (3) : 398-401.
- RABINOWITZ A.R. & TUTTLE M.D. (1982). — A test to the validity of two currently used methods of determining bat prey preferences. *Acta Theriologica*, **27** : 283-293.
- ROBINSON M.F. (1990). — Prey selection by the brown long-eared bat (*Plecotus auritus*). *Myotis*, **28** : 5-18.
- ROBINSON M.F. & STEBBINGS R.E. (1993). — Food of the serotine bat, *Eptesicus serotinus* - is faecal analysis a valid qualitative and quantitative technique ? *Journal of Zoology*, Lond., **231** : 239-248.
- ROER H. (1969). — Zur Ernährungsbiologie von *Plecotus auritus* (L.). *Bonn. zool. Beitr.*, **20** (4) : 378-383.
- RUDOLPH B.-U. (1989). — *Habitatwahl und Verbreitung des Mausohrs (Myotis myotis) in Nordbayern*. Dipl. - Arbeit Univ. Erlangen - Nürnberg, 137 pp.
- RYDELL J. (1989). — Food habits of northern (*Eptesicus nilssoni*) and brown long-eared (*Plecotus auritus*) bats in Sweden. *Holarct. Ecol.*, **12** : 16-20.
- SCHIERER A.J., MAST C. & HESS R. (1972). — Contribution à l'étude écoéthologique du grand Murin (*Myotis myotis*). *Terre et Vie*, **26** : 38-53.
- SHIEL C.B., Mc ANEY C.M. & FAIRLEY J.S. (1991). — Analysis of the diet of Natterer's bat *Myotis nattereri* and the common long-eared bat *Plecotus auritus* in the West of Ireland. *Journal of Zoology*, Lond., **223** : 299-305.
- STALINSKI J. (1994). — Digestion, defecation and food passage rate in the insectivorous bat *Myotis myotis*. *Acta theriologica*, **39** : 1-11.
- WHITAKER J.O. Jr (1988). — Food habits analysis of insectivorous bats. In : Kunz T.H. (Ed) : *Ecological and behavioural methods for study of bats*. Smithsonian Inst. Press, Washington D.C. & London.
- WOLZ I. (1992). — *Zür Ökologie der Bechsteinfledermaus Myotis bechsteini (KUHLE, 1818) (Mammalia : Chiroptera)*. Ph.D. - Uni. Erlangen-Nürnberg.