

Chauves-souris arboricoles en Bretagne (France) : typologie de 60 arbres-gîtes et éléments de l'écologie des espèces observées

Philippe PÉNICAUD

61, rue de Callac, 29600 Morlaix, France

Abstract. Tree-dwelling bats in Brittany (France) : typology of 60 tree roosts, and fragments of an ecology of the observed species. From 1992 to 1999, prospecting in woodlands in the Northwest of Brittany has allowed the discovery of 60 natural roosts for tree-dwelling bats. Various kinds of occupied hollows have been found inside trees, but those created by the partial healing of narrow cracks, mainly resulting of storm and/or frost (especially in oaks), are so particularly sought out by bats, that systematic inspection inside this kind of hollows (with ladders, light and small mirrors), quickly turned out to be a really « productive » method, as to the discovery of bats : at least 58 % of the suitable narrow crevices are used by bats (results needing an average of 2,2 visits per crevice). Five bat species have been recorded : the brown long-eared bat (or *sp.*) [*Plecotus auritus* (or *sp.*)]; the Natterer's (*Myotis nattereri*), Daubenton's (*Myotis daubentoni*), and whiskered bat (*Myotis mystacinus*) ; the Pipistrelle *sp.* (*Pipistrellus sp.*). The tree roosts can be occupied all through the year, reproduction and hibernation included. Besides, it has been noticed that tree-dwelling bats often move around, from one roosting site to another, probably according to similar trips every year. The observed numbers (bats inside trees, or flying off) go from 1 up to 26 individuals, and several nursery roosts are recorded.

Some protective measures for suitable trees are now being taken in a few national forests.

Key-words : typology of bat tree roosts, narrow crevices, 5 bat species, fragments of ecology, Brittany, preservation of suitable trees, France.

INTRODUCTION

Objectifs de la recherche

Comme dans les autres régions françaises, l'essentiel des recherches (prospections, suivis) sur les chauves-souris en Bretagne a été orienté, jusque là, vers les sites « traditionnels », comme les gîtes d'hibernation souterrains (anciennes mines et ardoisières, souterrains, blockhaus, canalisations...), et les colonies de reproduction en milieu bâti (églises, châteaux, bâtiments publics et privés,...) (NICOLAS 1988). On a aujourd'hui bien progressé dans la connaissance de ce type de gîtes dans la région, même si l'on continue à découvrir des colonies d'estivage intéressantes (Boireau, comm. pers.), ainsi que de nouvelles cavités souterraines abritant des effectifs hibernants conséquents, comme des grottes marines (Ros, comm. pers.), et toujours d'anciennes

ardoisières, par exemple dans la vallée de l'Aulne (Nicolas, comm. pers.). Ces gîtes concernent principalement 3 espèces: Le Grand et le Petit Rhinolophe, ainsi que le Grand Murin.

Sans parler de la Pipistrelle commune et la Sérotine commune, essentiellement anthropophiles été comme hiver, l'écologie des autres espèces est par conséquent moins bien connue, leurs effectifs hibernant dans les gîtes souterrains étant toujours faibles.

Le cas du Murin de Daubenton est particulièrement explicite: les comptages hivernaux cumulés en cavités souterraines y donnent des chiffres ridiculement bas, alors que cette espèce est couramment observée, à la belle saison, sur tous les plans d'eau et rivières de la région. Par ailleurs, on n'en connaît que quelques colonies de reproduction en milieu bâti.

Les autres types de gîtes sont ainsi quasiment ignorés, et c'est pour tenter de compléter, du moins

partiellement, la connaissance des chiroptères régionaux que les arbres abritant des chauves-souris ont été recherchés.

Les espèces arboricoles potentiellement concernées sont les Murins de Daubenton, de Natterer, de Bechstein et à moustaches, la Barbastelle, l'Oreillard roux, éventuellement la Sérotine commune et la Pipistrelle commune, ainsi que, très improbablement, la Pipistrelle de Nathusius et les Noctules (*spp.*), les données sur ces deux dernières étant très rares dans la région.

En découvrant des arbres-gîtes occupés, on pourrait mieux connaître l'écologie des espèces présentes, les périodes d'occupation, et éventuellement compléter les inventaires dans le cadre des atlas de répartition.

Un premier bilan portant sur 9 arbres-gîtes paraît en 1993 (NICOLAS et PENICAUD). Par la suite, la typologie des gîtes les plus favorables commençant à se préciser, des prospections ciblées ont entraîné la multiplication des découvertes, dont quelques résultats partiels sont publiés en 1996, 1999 et 2000 (PENICAUD).

En dehors du cadre de cette étude, quelques gîtes à chauves-souris arboricoles ont été récemment découverts en Bretagne, dans le département de l'Ille-et-Vilaine (35) : Choquené (comm. pers.) y a repéré un hêtre et un chêne abritant respectivement des Murins de Daubenton dans une longue fissure, et une espèce de chauve-souris indéterminée (guano seul). Par ailleurs, une dizaine de Sérotines communes ont été observées s'envolant d'un trou de pic (dans un chêne) par Le Bris (comm. pers.), et deux cavités abritant cette même espèce ont été trouvés par Farcy (comm. pers.) : dans un chêne dont l'accès au gîte est caché par une épaisse couverture de lierre, et un trou de pic dans un vieux pin sylvestre.

A ma connaissance, aucun programme de prospections systématiques n'a encore été mené ailleurs en France: les données de gîtes naturels à chauves-souris arboricoles y sont disséminées et fragmentaires, alors que, dans différentes régions, des programmes de poses de gîtes artificiels (« nichoirs ») sont initiés, pour les inventaires et/ou pour la protection de ces espèces.

Concernant justement la protection, il était intéressant de se demander si une meilleure connaissance des gîtes des chauves-souris arboricoles pouvait impliquer des mesures de préservation différentes - ou complémentaires - de la mise en place des nichoirs, dans le but de compenser la disparition des arbres abattus. En l'occurrence protéger les arbres-gîtes eux-mêmes.

Période et zone d'étude

Entre mai 1992 et juin 1999, 60 gîtes ont été découverts dans le nord du département du Finistère (29) et l'ouest des Côtes d'Armor (22).

Le paysage s'y caractérise par un bocage à talus boisés plus ou moins ouvert selon les secteurs d'activité agricole et les communes (remembrées ou non). Il est globalement plus ouvert près de la côte (zone légumière) et plus resserré dans l'intérieur des terres (élevage et cultures).

Dans la zone d'étude, les surfaces boisées se répartissent en une multitude de petites parcelles (souvent sur les pentes de vallées), de quelques massifs privés plus importants et d'une forêt domaniale (Fig. 1). La plupart des secteurs forestiers se situent en dessous de 200 m. d'altitude. La crête des Monts d'Arrée, culminant à 384 m. (Roc Trévezel), est recouverte de landes à bruyères, molinies et ajoncs, et de quelques parcelles de résineux.

Le peuplement forestier prépondérant (non résineux) est le "taillis sous futaie" à chêne dominant, associé le plus souvent au hêtre, au châtaignier, au bouleau ou au pin sylvestre, ainsi qu'au saule au bord des cours d'eau. En dehors de quelques peuplements récents de peupliers le long des rivières, les véritables hautes futaies régulières de feuillus, essentiellement de hêtres et parfois de chênes, ne couvrent plus, dans l'ouest de la Bretagne, que des parcelles résiduelles (parcs, allées de châteaux, secteurs restreints des forêts domaniales,...).

La plupart des bois parcourus lors des prospections se situent dans un rayon d'une quinzaine de kilomètres autour de la ville de Morlaix. En revanche, la recherche a été peu développée dans deux secteurs boisés relativement importants : la vallée du Douron et la forêt domaniale d'Huelgoat.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Trouver des gîtes abritant des chauves-souris arboricoles n'est pas une affaire commode, en raison de l'extrême discrétion de l'envol crépusculaire ou nocturne des chiroptères. Souvent le fait du hasard, ces découvertes sont parfois dues à l'audition de leurs petits cris sociaux émis par temps chaud (RICHARDSON, 1985), ou par les « chants » des noctules mâles (SCHWAAB, 1996). On peut aussi se placer le soir au pied d'arbres supposés être favorables et guetter un éventuel envol, visuellement ou/et au détecteur d'ultrasons. SCHWAAB a ainsi découvert des gîtes occupés (Noctules communes, de Leisler, Murin de Natterer) en forêt de Romersberg,

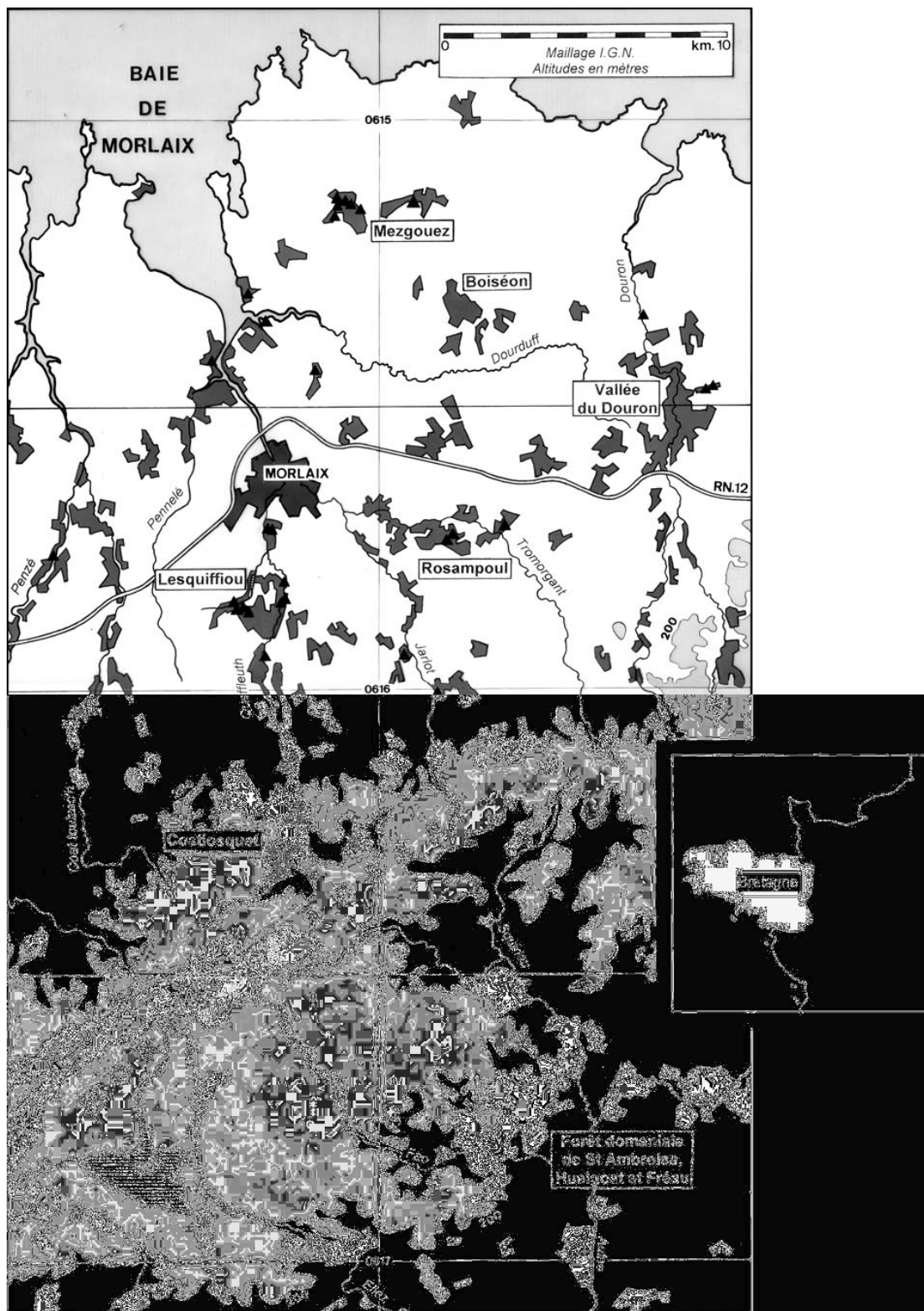


Fig. 1 : Situation et carte de la zone d'étude : principaux massifs forestiers et localisation des 60 arbres-gîtes à chauves-souris répertoriés

en Lorraine (1996). Si le suivi après marquage par des bâtonnets phosphorescents peut être efficace, de même que le radio-pistage (SCHOFIELD *et al.*, 1997), d'autres méthodes de recherche moins traumatisantes ou moins coûteuses sont envisageables: remonter progressivement le trajet des chiroptères en chasse, repérés en début de nuit, peut éventuellement donner des résultats, mais implique de mobiliser plusieurs personnes sur quelques soirées consécutives pour chaque recherche de gîte (Giosa, comm. pers.).

Une autre technique consiste à parcourir les bois en groupe, en début de nuit, mais surtout juste avant le lever du jour, à la belle saison, muni de détecteurs d'ultrasons. Durant cette dernière période, les chauves-souris tournoient en vol pendant quelques minutes à proximité immédiate de leur abri – avant de s'y réfugier pour la journée, indiquant donc elles-mêmes l'emplacement de leur gîte (HELMER, 1983). Cette méthode nécessitant des équipes d'une dizaine de personnes pour repérer et suivre les animaux, s'est développée et affinée par la suite, en particulier aux Pays-Bas, où elle donne d'excellents résultats (LIMPENS, 1993; LUSTRAT, 1991). Elle commence à être pratiquée en France.

Enfin, il faut noter que des colonies de chauves-souris sont parfois découvertes lors de travaux d'élagage (Arthur, comm. pers.), et aussi, malheureusement, à l'occasion des abattages hivernaux (GAISLER *et al.*, 1979; LUSTRAT, 1997 & 1998; Arthur, Giosa et Le Reste, comm. pers.).

Dans la présente étude, la méthode, déjà pratiquée par RICHARDSON (1985) a consisté à repérer les arbres comportant toutes sortes de cavités, à l'occasion de prospections dans les parcelles. Au cours de cette démarche, l'inspection des anciennes loges de pics donnant des résultats décevants (plusieurs dizaines d'inspections infructueuses), c'est vers le repérage d'arbres fissurés, fendus ou vrillés que s'est assez rapidement orientée la recherche (tout en continuant à visiter d'autres cavités, y compris les trous de pics, mais moins systématiquement). En effet, l'occupation de ce type de gîte par les chauves-souris s'est avérée nettement plus fréquente (PENICAUD, 1996 & 1999).

Si les prospections ont été effectuées toute l'année, selon la disponibilité et sans protocole précis, elles ont cependant été plus nombreuses de décembre à avril, en raison de la meilleure visibilité dans le sous-bois des forêts caducifoliées durant cette période. Leur intensité a nettement diminué en automne.

Lors des prospections, une paire de jumelles est indispensable, pour élargir le champ d'investigation

en progressant dans les sous-bois. Lorsqu'il est présent, il faut tenir compte de la position du soleil, pour ne pas se trouver à contre-jour (le repérage des arbres présentant des fissures n'est pas facile, d'autant que les plus favorables sont les plus étroites). Quelques indices peuvent malgré tout favoriser leur découverte: les cicatrices limitant les fissures sont lisses, contrastant avec la rugosité du reste de l'écorce (surtout chez le chêne), mais cette différence n'est en général visible que d'assez près. Par contre, les troncs sont souvent légèrement renflés à la hauteur des fissures (par l'écartement du bois et la formation des bourrelets cicatriciels), ce qui se remarque alors de loin. Chez les arbres restés pliés ou coudés, cet épaississement est plus accentué. Par ailleurs, dans les secteurs où les arbres sont recouverts de mousse, on repère facilement certains d'entre eux, qui en sont dépourvus sur une portion nettement délimitée du tronc. Cette marque est souvent due à des animaux qui s'agrippent régulièrement à l'écorce, au niveau d'une cavité qu'ils fréquentent – peut-être des chauves-souris. A la fin de l'hiver et au printemps, on peut aussi trouver des gîtes potentiels en se fiant aux manifestations sonores des oiseaux cavernicoles à proximité immédiate de leur nid: chants des mésanges bleues, charbonnières, sittelles, tambourinage du pic épeiche...

Les gîtes potentiels n'ont pas été recherchés dans les branches situées à grande hauteur: les cavités y sont certainement nombreuses mais les inspections systématiques auraient été impossibles avec le matériel utilisé ici. En outre, on peut supposer que, compte tenu du type de peuplement forestier prépondérant dans la région, leur diamètre généralement faible est moins favorable à l'installation des chauves-souris (dimensions de l'espace interne, isolation).

Une fois repéré un arbre « favorable », et si le gîte potentiel est accessible (distance du véhicule, hauteur dans l'arbre, praticabilité du terrain, accord éventuel du propriétaire), une échelle de taille adéquate est apportée sur place, et l'inspection interne du gîte potentiel est pratiquée à l'aide d'un miroir elliptique (pour un champ visuel optimal à 45°) articulé sur une tige, et d'une lampe dichroïque, suffisamment puissante (12 W.) alimentée par une batterie portative de 12 V. Quatre tailles de miroirs sont utilisées (largeur 1,5 à 4 cm.) en fonction de l'espace intérieur (Fig. 2). Si ce matériel simple a permis de nombreuses découvertes, il a cependant le gros inconvénient de ne pas toujours permettre l'inspection complète des cavités, qui présentent souvent des tournants, des espaces internes parfois



Fig. 2 : Inspection d'une fissure étroite dans un chêne, avec échelle, lampe et miroir adapté (gîte 2, côté sud-est).

séparés, et peuvent être encombrées de grosses échantures de bois gênant la visibilité.

Les chauves-souris se trouvent dans le haut des cavités, sauf par temps chaud, où elles sont parfois visibles au niveau de l'accès. Dans quelques cas exceptionnels, elles ont été observées en bas des fissures.

Dans plusieurs cas, leur présence a pu être mise en évidence à partir du sol, à l'aide d'un projecteur (et éventuellement d'une paire de jumelles, voire d'une longue-vue), soit grâce à un angle de vue favorable, soit parce qu'elles s'étaient rapprochées de l'ouverture en fin d'après midi, par temps doux (voir tableau 2, gîtes n° 10, 11, 14, 16, 22, 25, 41, 45 et 52) ⁽¹⁾.

Un seul gîte a été découvert grâce aux petits cris trahissant la présence des chiroptères, abritant en l'occurrence une colonie de Murins de Daubenton (10).

Il va de soi que la durée d'observation des animaux découverts dans leur gîte est réduite à quelques secondes - voire quelques dizaines de secondes (le temps de la détermination et du comptage) afin de limiter le dérangement.

Si les découvertes de gîtes occupés se répartissent tout au long de l'année, la majorité d'entre elles ont été faites de février à mai (Fig. 3). Ce regroupement est en rapport avec la période où les prospections sont accentuées, avec un léger décalage. La baisse du nombre de découvertes de juin à septembre s'explique probablement par le fait que, durant cette période, les chauves-souris - du moins les femelles - se rassemblent pour la reproduction, ces regroupements ne se situant pas forcément dans les arbres. D'où une diminution du nombre de gîtes occupés durant la belle saison.

Le creux de novembre est lié à une baisse de l'intensité des recherches en automne.

Les objectifs essentiels de cette étude étant de proposer une typologie des arbres occupés par des chauves-souris et de décrire les espèces présentes, les gîtes ont été, dans l'ensemble, peu suivis après leur découverte

(Fig. 4) : le nombre moyen de visites ultérieures est de 4,3 par gîte, et pour 54 d'entre eux (90 %), il se limite à 6. Quinze (soit 25 %) n'ont pas été revisités, et le même nombre ne l'a été qu'une seule fois. Pour la grande majorité des autres, les visites ont été espacées

d'un ou plusieurs mois, voire réparties une fois par an à des époques différentes, leur nombre dépendant aussi de l'ancienneté de la découverte.

Cependant, quelques gîtes ont fait l'objet d'un réel suivi - quoique sans protocole précis, en particulier ceux dans lesquels les effectifs observés étaient assez conséquents, et ceux où la reproduction a été prouvée (dans ce dernier cas, les visites ont été relativement rapprochées durant la période d'élevage des jeunes). Ainsi, 4 gîtes ont été inspectés plus de 10 fois - le suivi étant régulier pour seulement 2 d'entre eux (plus de 50 visites en 7 ans).

⁽¹⁾ tous les nombres en caractères gras dans le texte se réfèrent aux numéros attribués à l'ensemble des gîtes occupés, répertoriés dans le tableau 2.

TYPOLOGIE DES ARBRES OCCUPÉS

Espèces d'arbres

Des essences variées peuvent receler des gîtes à chauves-souris arboricoles. Dans le tableau 1, qui n'a rien d'exhaustif, mais rassemble divers exemples illustrant cette diversité, les X représentent les citations bibliographiques et les communications de données personnelles.

Les publications proviennent de France pour BARATAUD *et al.* (1997), LUSTRAT (1997 &

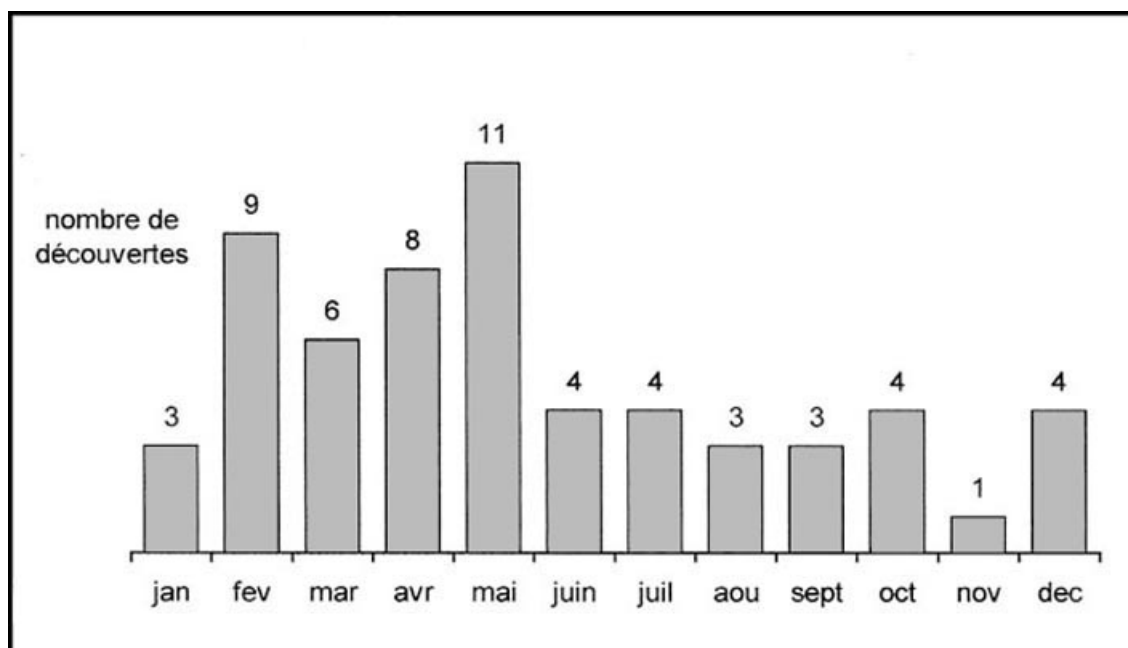


Fig. 3 : Répartition dans l'année des découvertes de gîtes occupés, toutes années confondues.

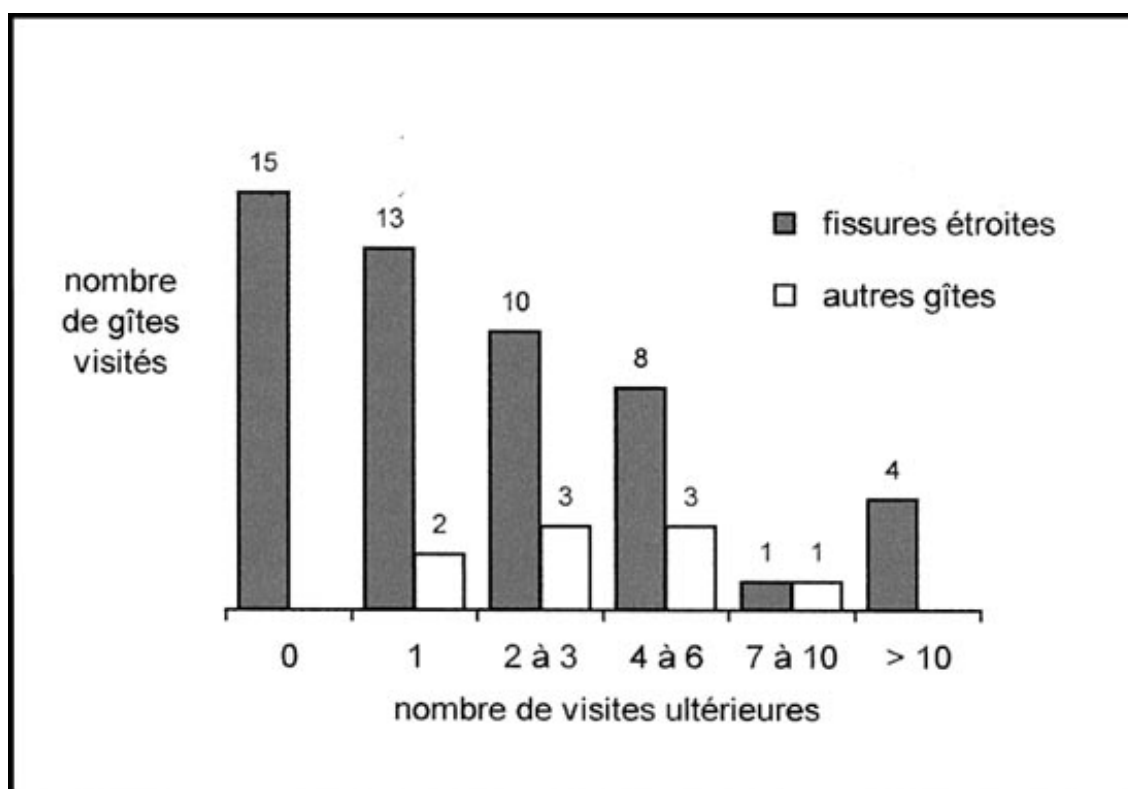


Fig. 4 : Nombre de visites ultérieures (fructueuses ou non) à la découverte de l'occupation des gîtes.

Tableau 1 : Espèces de chauves-souris et essences des arbres-gîtes (d'après quelques références bibliographiques françaises, européennes, et des communications personnelles). (*): Témoignage, chauve-souris indéterminée, ou espèce non précisée.

	Noctule commune	Noctule de Leisler	Noctule sp.	Murin de Daubenton	Murin de Natterer	Murin à moustaches	Murin de Bechstein	Oreillard sp.	Pipistrelle de Nathusius	Pipistrelle sp.	Sérotine commune	Barbastelle	Chauve-souris (*)
Feuillus													
Chêne spp.	XXXXXX	XXX	-	XX	XXX	X	XX	X	-	XX	XXX	XX	XXX
Hêtre	XXXXXX	-	-	XXXXXX	XXX	-	X	X	-	-	-	-	X
Platane	XXXXXX	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-
Frêne spp.	-	-	X	XXX	-	-	X	-	-	-	-	-	-
Robinier	X	-	-	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-
Châtaignier	X	X	-	-	X	-	-	X	-	-	-	-	-
Tilleul spp.	-	-	-	X	-	-	X	X	-	-	-	-	-
Marronnier	X	-	-	-	X	-	-	X	-	-	-	-	-
Saule spp.	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	X	-
Lierre	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(X)	-	-	XX
Poirier spp.	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	X
Bouleau spp.	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-
Chêne rouge	-	-	-	X	-	-	-	X	-	-	-	-	-
Erable plane	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Orme spp.	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Résineux													
Pin sylvestre	X	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X	X	-
Cèdre	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X
Douglas	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-
Séquoia spp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X

1998), NOBLET (1983 & 1987), POTTIER (1992), ROUE S.G. (1999) et SCHWAAB (1996). Les communications personnelles sont de Arthur, Bardet, Choquené, Cosson, Farcy, Frontera & Roué S.Y. (cités dans ROUE S.G., 1999), Giosa, Jourde, Le Bris, Le Reste, Schwaab, et Sirugue (cité dans ROUE S.G., 1999) ⁽¹⁾.

Quelques autres exemples de données sont extraites de publications venant de pays voisins:

Grande Bretagne : RICHARDSON (1985), SCHOFIELD *et al.* (1997); Allemagne : KIEFER (1996), SCHÖBER & GRIMMBERGER (1991), WISSING (1996), OHLENDORF, STEINHÄUSER (non encore publiés); Suisse : CHAPUISAT *et al.* (1988), CHAPUISAT & RUEDI (1993); Pays-Bas : LIMPENS *et al.* (1997) ⁽¹⁾, et, cités dans MAYLE

(1990): SMITH (1985) (GB), GAISLER *et al.* (1979) (CZ), et HELMER (1983) (NL).

Il ressort de ces exemples que les essences le plus souvent citées dans la littérature sont les chênes (*spp.*) et le hêtre. On n'a pas reporté les nombres d'arbres par référence, ce qui aurait encore accentué leur prépondérance: aux Pays-Bas, où les inventaires sont les plus complets, sur 180 arbres-gîtes à Murins de Daubenton, 119 sont des chênes *spp.* ou des hêtres, sans compter 10 chênes rouges (LIMPENS *et al.*, 1997). L'espèce de chêne la plus souvent utilisée par les chauves-souris est le chêne pédonculé.

Noter que quelques gîtes sont situés sous l'écorce des arbres, en particulier pour les résineux (pin sylvestre et séquoia). Dans le cas du lierre, il s'agit de petits espaces entre ses troncs épais et ceux des arbres supports.

n°	Arbre	Type	H	D	Orient.	Milieu	Situation	Espèce(s)	Eff.	R?	Cohabitation
1	Chêne	Fiss T	3,5	50	NW-SE	Bois	Dans le bois	M N	26	R	Mes. ch., nn.
2	Chêne	Fiss T	3	45	SE-N	Bois	Talus chemin	O R	20	R	Mes. ch,bl,nn, (Mulot)
								M N	15	-	-
3	Chêne	Fiss T	2,5	20	SE	Bois	Talus chemin	M sp.	1	-	-
4	Chêne	Fiss T	4,5	25	NE	Bois	Talus dans bois	M N	1	-	-
5	Hêtre	Fente T	6	50	NW	Bois	Bord chemin	O sp.	1	-	-
6	Hêtre	Fente T	3	40	W	Parc	Bord chemin	M N	1	-	-
								O(R)	7	-	-
7	Pin	Fiss T	1,6	50	SE	Bois	Talus dans bois	O(R)	4	-	-
8	Hêtre	Fente T	3,5	75	S	Parc	Lisière pâture	M D	13	-	(Sittelle)
9	Pomm.	T creux	1,8	30	SW	Bocage	Verger	CS sp.	2	-	-
10	Hêtre	Dbl TP T	5	45	NE	Parc	Allée de château	M D	11	R	-
11	Hêtre	Dbl TP B	7,5	25	N	Parc	Allée de château	M D	2	-	-
12	Chêne	Fiss T	2,5	25	SE-NW	Vallée boisée	Dans le bois	P sp.	1	-	-
13	Chêne	Fiss T	4,5	35	NW-SE	Vallée boisée	Dans le bois	O(R)	1	-	Mes. ch.
								M D	5	-	Mes. ch.
14	Chêne	Fiss T	7	40	S	Bois	Dans le bois	O(R)	10	R	Mes. sp.
15	Chêne	Fiss T	5,5	30	SE-(NW)	Bois	Dans le bois	O sp.	1	-	Mes. sp.
								M sp.	1	-	Mes. sp.
16	Chêne	Fiss T	4,5	20	W	Bois	Dans le bois	O(R)	11	-	Mes. bl.
								M N	1	-	-
17	Frêne	Ech cass T	3,5	30	W-E	Vallée/bocage	Bord de rivière	O(R)	1	-	-
18	Chêne	Fiss T	4,5	30	E-W	Vallée boisée	Dans le bois	O(R)	8	-	Mes. bl.
19	Chêne	Fiss T	5	18	E	Vallée boisée	Dans le bois	O(R)	5	-	Mes. bl., (Mulot)
20	Chêne	Fiss T	3,5	35	N-(S)	Grand bois	Dans le bois	M N	1	-	-
21	Chêne	Fiss T	3,7	25	NW-SE	Grand bois	Dans le bois	O(R)	1	-	-
22	Chêne	Fiss T	3,5	20	SE-(NW)	Petit bois	Dans le bois	M N	1	-	-
23	Chêne	Fiss T	4	20	Nb fiss	Vallée boisée	Dans le bois	P sp.	1	-	-
24	Chêne	Fiss T	5	20	E	Bois/bocage	Bord pte route	M N	1	-	-
25	Chêne	Fiss T	11	35	E-W	Vallée boisée	Bord rivière	CS sp.	1	-	-
26	Châtaî.	Fiss T	3	25	S-(NW)	Vallée boisée	Dans le bois	O(R)	3	-	-
								M N	1	-	-
27	Chêne	Fiss T	4,5	20	E	Grand bois	Dans le bois	O(R)	2	-	-
28	Chêne	Fiss T+TP	6,5	25	N-SE	Grand bois	Talus dans bois	M sp.	1	-	Mes. bl.
29	Chêne	Fiss T+TP	4,5	20	SE	Grand bois	Dans le bois	O(R)	1	-	-
30	Chêne	Fiss T	3,5	25	E	Grand bois	Bord chemin	O(R)	1	-	-
31	Chêne	Fiss T	3	25	E	Grand bois	Dans le bois	O(R)	1	-	-
32	Chêne	Fiss T	4,5	35	N-S	Grand bois	Dans le bois	M N	2	-	-
33	Chêne	Fiss T	3,5	25	SW-(NE)	Grand bois	Dans le bois	M N	1	-	-
34	Chêne	Fiss T+TP	6	35	SE	Grand bois	Dans le bois	CS sp.	?	-	Mes. bl.
35	Chêne	Fiss T	4	23	E	Grand bois	Dans le bois	O(R)	8	-	-
								M N	1	-	-
36	Chêne	Fiss T	4,5	30	NE	Grand bois	Dans le bois	M N	1	-	Mes. sp.
								O(R)	1	-	-
37	Chêne	Fiss T	3	30	?	Grand bois	Dans le bois	O(R)	1	-	-
38	Chêne	Fiss T	2	30	N-S	Grand bois	Dans le bois	M N	3	-	-
39	Chêne	Fiss T	5,5	40	W-(E)	Grand bois	Talus dans bois	O(R)	5	-	nid sp.?
40	Chêne	Fiss T	4,5	30	SE	Grand bois	Dans le bois	O(R)	1	-	-
41	Chêne	Fiss T	2	30	N-S	Petit bois	Dans le bois	O(R)	1	-	-
42	Chêne	Fiss T	3,5	40	SE-NW	Bois	Dans le bois	P sp.	1	-	-
								O(R)	5	(R)	-
43	Chêne	Fiss T	3	20	SE-(NW)	Bois	Dans le bois	O(R)	1	-	-
44	Chêne	Fiss T	5	30	W	Petit bois	Dans le bois	M N	1	-	-
45	Hêtre	T creux	2	30	SW	Lande/bocage	Talus chemin	O sp.	1	-	-
46	Chêne	Fiss T+TP	6	30	N-(S)	Lande/lac	Talus chemin	MD+MM	5	-	-
47	Chêne	Insert Br/T	3,5	35	N	Petit bois	Dans le bois	M D	2	-	-
48	Chêne	Fiss B	5,5	30	W	Vallée boisée	Bord de rivière	M D	5	-	-
49	Chêne	Fiss T	6,5	30	SW	Forêt	Bord chemin	CS sp.	?	-	(Sittelle)
50	Chêne	Fiss T	2,3	20	E	Bois	Dans le bois	M N	1	-	-
51	Chêne	Fiss T	4,2	25	SW-(NW)	Vallée boisée	Dans le bois	M N	1	-	Mes. bl.
52	Chêne	Fiss T	8	30	N-(S)	Bois mixte	Dans le bois	M D	11	-	-
53	Châtaî.	Fiss T	2,8	30	S-(N)	Bois	Dans le bois	O(R)	3	-	-
54	Chêne	Fiss T+TP	5	25	SE-(NW)	Vallée boisée	Dans le bois	M D	2	-	Mes. bl.
55	Chêne	Fiss T+TP	6	35	E-(S)	Vallée boisée	Dans le bois	M N	1	-	-
56	Chêne	Fiss T	4,5	18	NW	Boc prox bois	Talus chemin	M N	1	-	-
57	Robin.	Fiss T	4,5	32	SE-(N)	Vallée boisée	Bord chemin	P sp.	1	-	-
58	Chêne	Fiss T	4,8	30	SE-(NW)	Vallée boisée	Dans le bois	O(R)	7	-	-
59	Chêne	Fiss T	3,3	25	SE	Boc prox bois	Lisière pâture	M D	1	-	-
60	Chêne	Fiss T	3,4	19	N-(S)	Bois	Dans le bois	M D	1	-	-

Tableau 2 : Récapitulatif des gîtes à chauves-souris arboricoles occupés.

Type de gîte: Fiss = fissure(s) étroite(s), Fente = fente large, Ech cass = grosse écharde cassée, Insert Br = Insertion de branche tombée, TP = trou de pic (Dbl = double), T = tronc, B = branche. H = hauteur du plus haut de l'accès en mètres. D = diamètre du tronc ou de la branche en haut de l'accès, en centimètres. Orient. = orientation () = secondaire. Espèces: O(R) = Oreillard (roux), M N = Murin de Natterer, M D = Murin de Daubenton, M M = Murin à moustaches, P = Pipistrelle, CS sp. = chauve-souris indéterminée. Eff. = effectif maximum visible observé pour un gîte. R = reproduction. Cohabitation avec Mes. = Mésange, bleue (bl.), charbonnière (ch.), nonnette (nn.), indéterminée (sp.). () = cohabitation non simultanée (voir texte).

Dans la présente étude, sur les 60 arbres-gîtes décrits (voir tableau 2), on compte 48 chênes (pédonculés et sessiles), 6 hêtres, 2 châtaigniers, 1 frêne, 1 pommier, 1 robinier et 1 pin sylvestre. Tous les arbres sont vivants, sauf le pin, mort et cassé à faible hauteur.

(¹) Ne sont extraites, de cette publication, que les données concernant les 3 principales espèces rencontrées ici, à savoir l'Oreillard (*sp.*), le Murin de Natterer et le Murin de Daubenton.

Types de gîtes

Compte tenu de la position des chauves-souris lors de leur repos diurne, toute cavité abritée à l'intérieur d'un arbre (tronc, branche d'un diamètre suffisant), située au dessus de l'ouverture (fissure étroite - au moins un centimètre, fente large, trou de pic, cassure, creusement à l'insertion d'une branche tombée, « carie » due à des champignons parasites, large ouverture, écorce décollée) peut *a priori* constituer un gîte. Mais encore faut-il que l'espace intérieur soit sain et suffisamment profond, sans être trop resserré ni trop spacieux. En outre, le passage des animaux doit pouvoir se faire sans contact avec l'écoulement éventuel de l'urine et des crottes. On verra plus loin que d'autres critères rendent certains types de cavités plus attractifs que d'autres.

Dans la bibliographie française, la plupart des gîtes à chauves-souris arboricoles décrits (lorsque leur type est précisé) sont situés dans d'anciennes loges de pics, abritant essentiellement des Noctules communes et de Leisler. Assez peu de données concernent les autres espèces susceptibles d'utiliser des gîtes dans les arbres. A ce jour, la Noctule de Leisler n'est pas recensée en Bretagne, et l'on n'y a répertorié que quelques données de Noctules communes. Par ailleurs, les fissures n'ont pas été beaucoup prospectées dans les autres régions de France et seules quelques gîtes de cette nature sont connus, or ce sont justement ces fissures qui se sont avérées les plus accueillantes pour les espèces de chauves-souris découvertes dans la présente étude. Elles représentent la grande majorité des gîtes occupés: 51 sur 60.

- Fissures étroites:

Le vent, certaines gélivures, et parfois la foudre, sont à l'origine de la formation de ces fissures. Il est certain que l'ouragan du 16 octobre 1987, d'une puissance exceptionnelle, a multiplié les cas en Bretagne (Le Reste, comm. pers.), mais ce type particulier de cavité existe dans d'autres régions de France. En effet, des chauves-souris y ont déjà été

observées: ainsi, en Lorraine, une longue fissure dans un chêne abrite une colonie de reproduction d'une centaine de Murins à moustaches (Schwaab, comm. pers.). En Auvergne, Giosa (comm. pers.) en a repéré deux, qui abritent respectivement un groupe de 23 Noctules de Leisler et des Sérotines communes. En Picardie, dans un hêtre (Bardet, comm. pers.), et en Seine et Marne, dans un chêne (LUSTRAT, 1997), ce sont des Noctules communes.

Les récentes tempêtes du 26 et 27 décembre 1999, qui ont gravement endommagé les forêts du nord, puis d'une grande partie du sud de la France, vont certainement – et paradoxalement – permettre la formation de nouveaux gîtes dans presque toutes les régions françaises: en quelques années de cicatrisation, de nombreux arbres fissurés, fendus ou vrillés recèleront des abris favorables aux chauves-souris.

Ce sont les bourrelets de cicatrisation qui créent le gîte protégé, étroit et étiré en hauteur, dans la partie supérieure interne des fissures. Certaines ouvertures se rétrécissent d'ailleurs progressivement au fil des ans (Fig. 5: en 1999, l'accès présenté est encore utilisé par les chauves-souris, et l'autre face de l'arbre comporte une fissure moins resserrée). Dans plusieurs cas, on a observé que des accès presque refermés devaient être maintenus par une intervention active, sans doute d'oiseaux cavernicoles. D'autres fissures ont plutôt tendance à s'écarter davantage, sans doute à cause de la pénétration progressive des bourrelets lignifiés dans l'espace intérieur, et des effets répétés du vent sur des cicatrices encore faiblement greffées. Les arbres cassent très rarement au niveau des fissures déjà cicatrisées, et cette solidité a pu être vérifiée dans les semaines qui ont suivi les tempêtes de décembre 1999: sur 33 fissures favorables déjà connues (dont 14 utilisées par les chauves-souris), aucune n'a souffert. En outre, 18 nouvelles fissures favorables – et non abîmées – ont été découvertes depuis, et un chêne a même été trouvé avec un tronc présentant une fissure cicatrisée intacte, mais tout récemment cassé à environ 2,50 mètres au dessus de celle-ci.

Au cours des prospections, il a été noté que les différentes espèces d'arbres ne « réagissent » pas de la même façon à ce traumatisme: les hêtres, lorsqu'ils ne se cassent pas carrément, contiennent des espaces très resserrés mais surtout très humides, suintants ou pourrissants. RICHARDSON (1985) note que les fissures des saules, en bordure des rivières et plans d'eau, abritent souvent des Murins de Daubenton. Ici, ces milieux ont été peu prospectés, et les quelques saules observés présentent le plus souvent des cavités réduites et peu profondes, ou sont

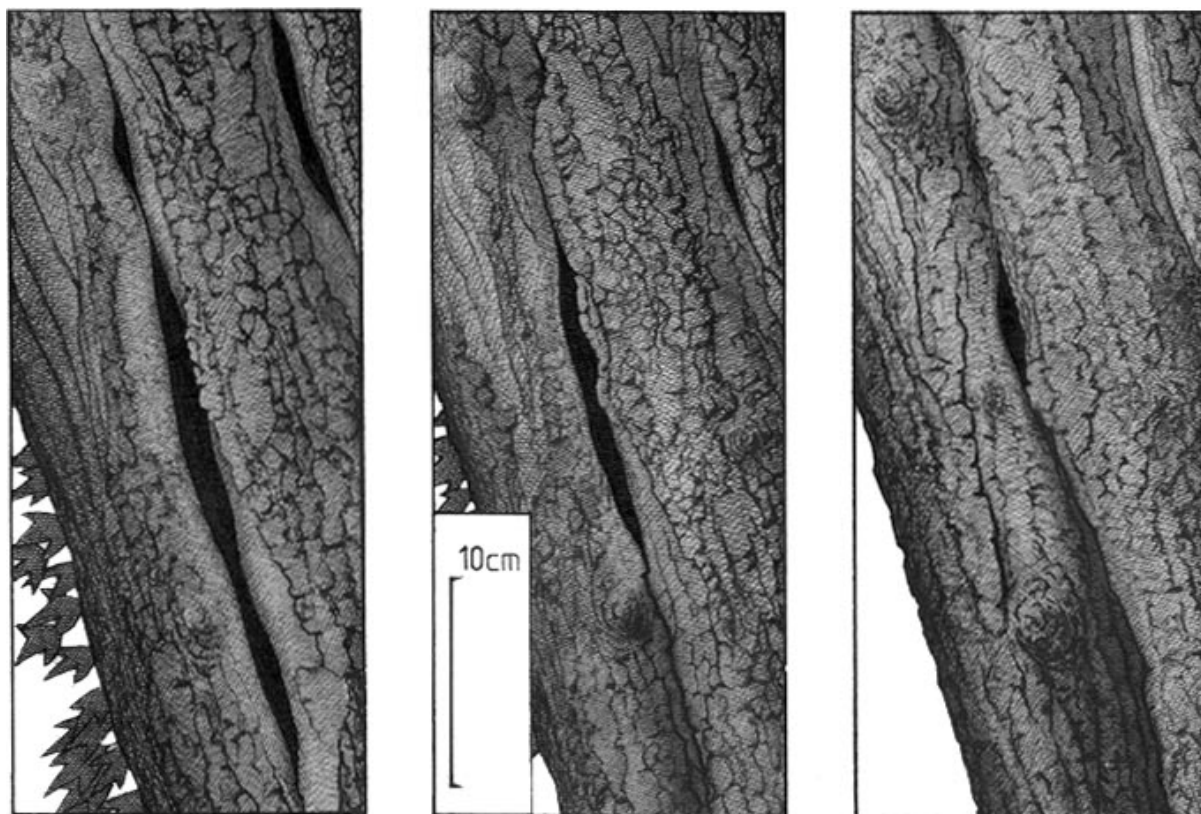


Fig. 5 : Rétrécissement progressif des fissures d'un chêne, en 7 ans (gîte 1, côté nord-ouest, en 1993, 1996 et 1999).

au contraire fendus de part en part, mais avec une cicatrisation insuffisante, les espaces créés restant alors béants et peu abrités. Cette espèce d'arbre et ce type de milieu mériteraient sans doute d'être davantage prospectés. Dans le cas des *châtaigniers*, c'est probablement l'action combinée du vent et du gel qui provoque le décollement des parties superficielles du tronc (« roulure ») (Fig. 6b). Une partie plus ou moins importante du cœur demeure en général intact, si bien que, lorsqu'il y a un espace intérieur, celui-ci est sain, mais ses dimensions sont souvent trop étroites pour permettre aux chauves-souris de s'y faufiler.

Sous l'action de la tempête, le *chêne* peut plier et se fendre littéralement de part en part. Si l'ouverture ainsi créée n'est pas trop béante au départ, l'espace interne induit par la cicatrisation a souvent des dimensions convenables (Fig. 6a). De plus il est sec et sain. Par ailleurs, sur les premiers mètres de leur tronc, les chênes sont le plus souvent dépourvus de branches, qui pourraient gêner les allées et venues des chauves-souris; cet avantage en faveur du chêne est déjà noté par GAISLER *et al.* pour les Noctules communes (1979). Outre le fait que cette essence est dominante dans la région, toutes ces remarques expliquent que 47 des 51 fissures étroites occupées

(Fiss dans le tableau 2) sont situées dans des chênes (Fig. 7), pour seulement 2 dans des châtaigniers (26 et 53 – Fig. 6b), 1 dans un pin mort (7: petite fissure peu profonde – Fig. 8a), et 1 dans un robinier (57: structure interne semblable au chêne – Fig. 8b). 50 se trouvent au niveau du tronc (T), 1 seule le long d'une branche maîtresse (B)(48).

En général, ces gîtes ont l'aspect extérieur typique présenté dans la figure 7 (a,b et c), mais les fissures peuvent aussi être très allongées, ou dans des troncs vrillés, coudés, voire presque cassés (Fig. 9 a à d).

Les abris ont souvent deux - voire plusieurs - accès, de chaque côté de l'arbre, lorsque l'un d'eux ne s'est pas déjà refermé, ou presque.

Enfin, ces fissures présentent le triple avantage d'être à une température relativement constante, au cœur d'arbres vivants, de permettre l'écoulement éventuel du guano bien séparément du point de passage des chauves-souris (toujours en haut de la fissure), et de mettre le gîte à l'abri des prédateurs dont la taille ne leur permet pas de se faufiler à l'intérieur.

Les arbres présentant ces fissures favorables ne sont pas fréquents, et si un maximum de 18 a été repéré sur un massif d'une trentaine d'hectares, c'est en général un (ou quelques uns) qui ont été dénombrés par parcelle prospectée - très souvent aucun.

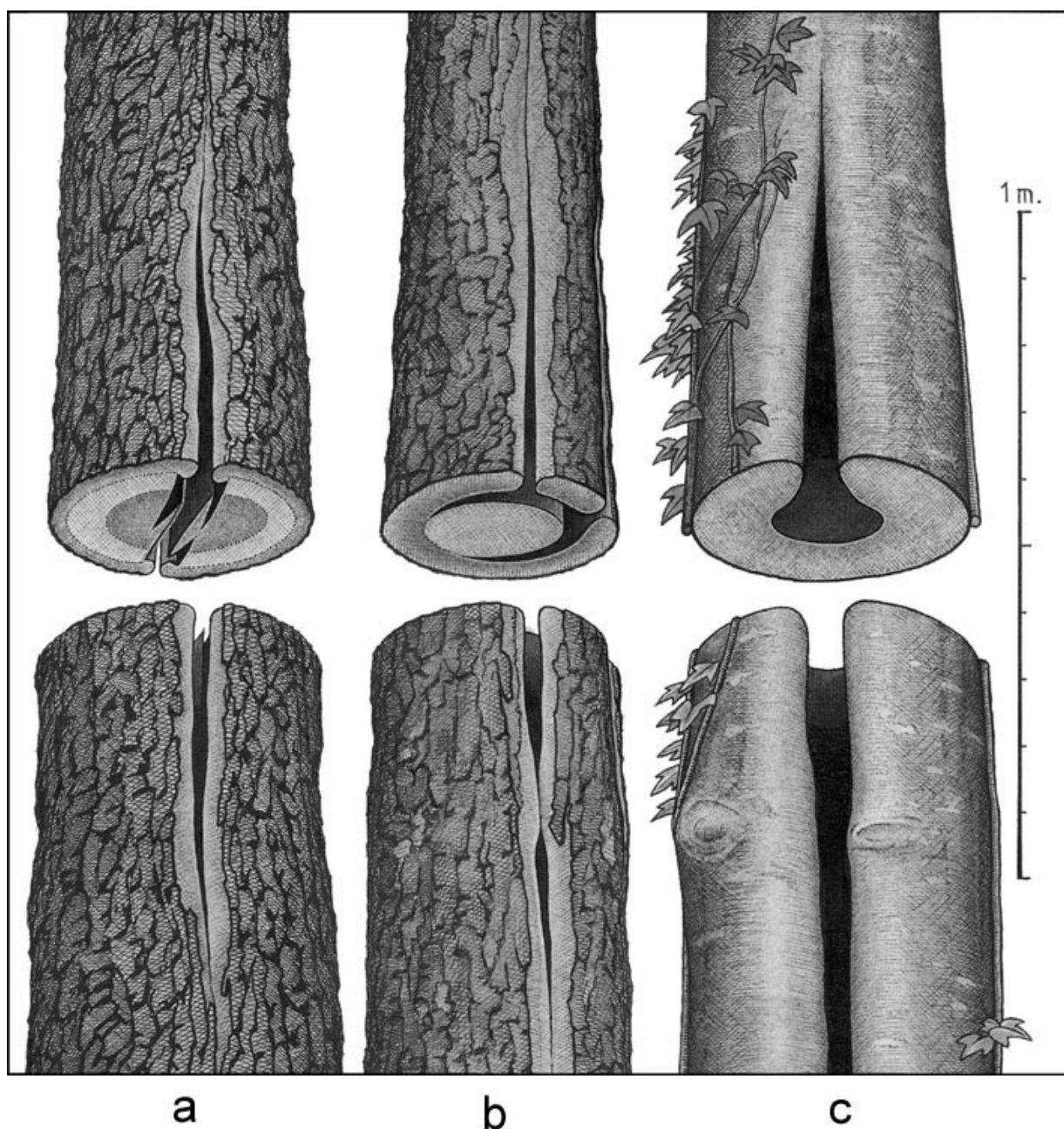


Fig. 6 : Aspect extérieur et coupe schématique montrant la structure interne de 3 gîtes :
 a - fissure étroite typique dans un chêne (gîte 13)
 b - fissure étroite typique dans un châtaignier : "roulure" (gîte 53)
 c - fente large dans un hêtre (gîte 6).

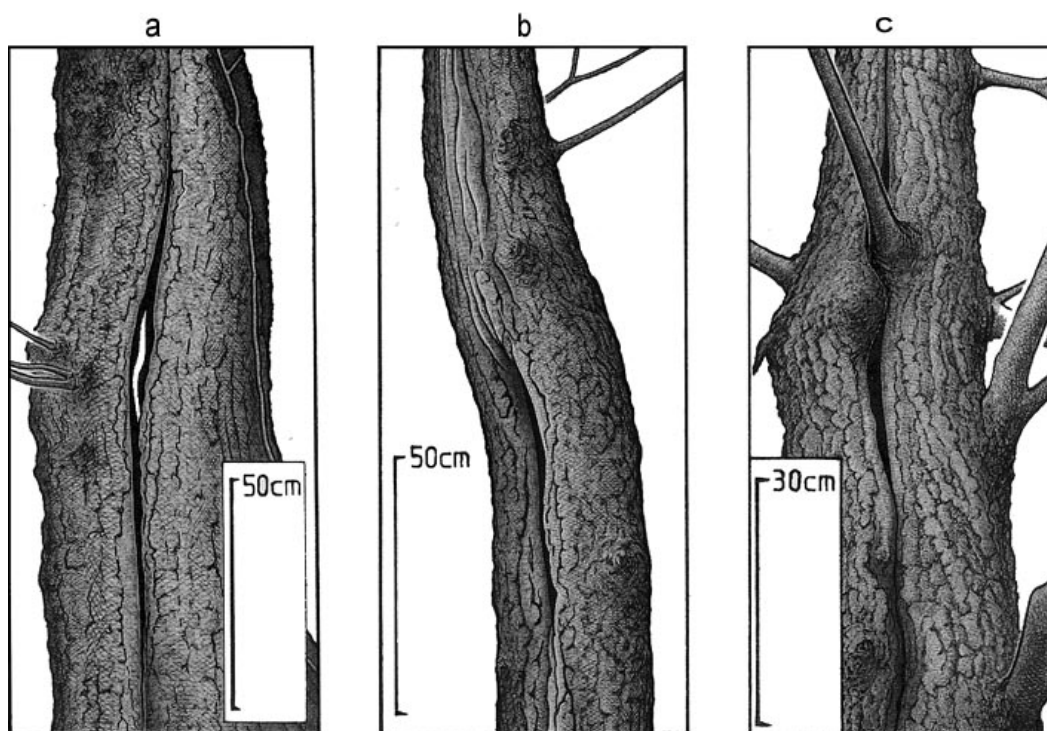


Fig. 7 : Fissures étroites typiques dans des chênes :

- a - gîte 2, côté nord
- b - gîte 58
- c - gîte 16.

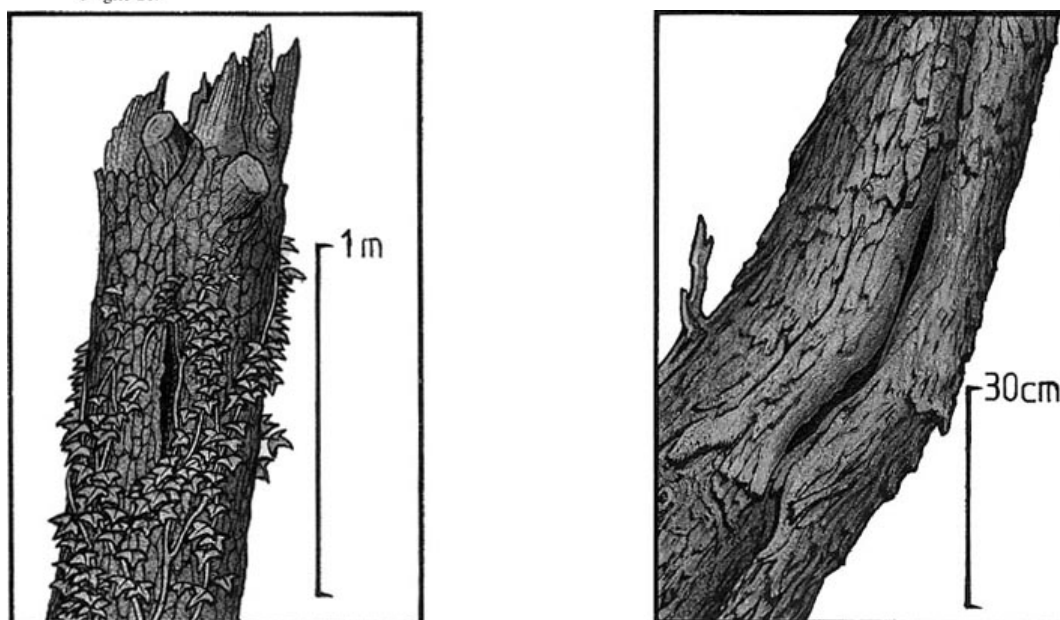


Fig. 8 : Fissures étroites dans d'autres essences d'arbres :

- a - dans un pin mort (gîte 7)
- b - dans un robinier (gîte 57).

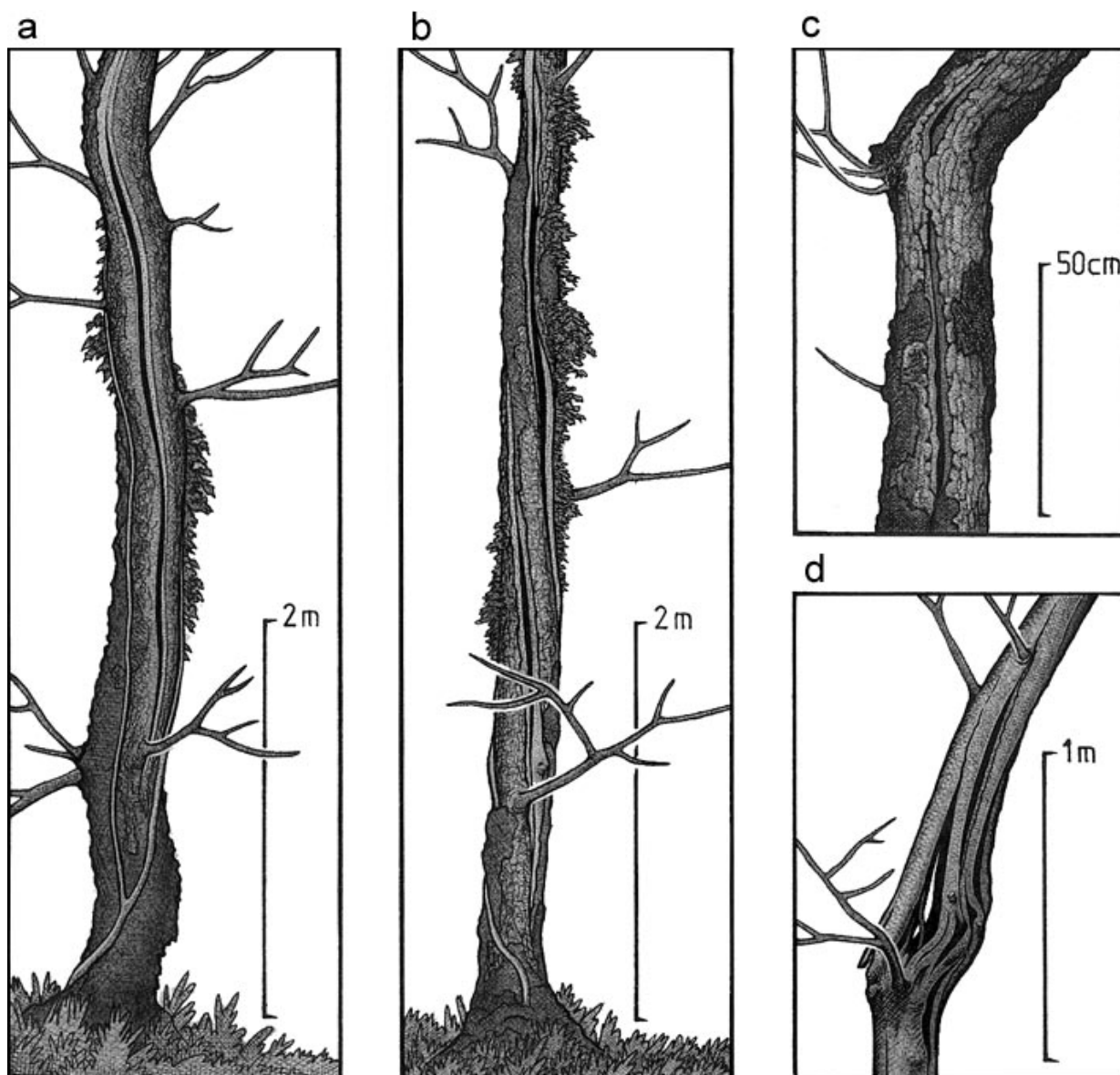


Fig. 9 : Fissures étroites atypiques dans des chênes :

a - fissure longue (gîte 36)

b - tronc vrillé (gîte 32)

c - tronc coudé (gîte 43)

d - tronc presque cassé (gîte 23).

- Intérêt de la prospection et le l'inspection des arbres à fissures étroites:

Comme évoqué plus haut, c'est vers cette catégorie de gîtes potentiels que s'est rapidement orientée la recherche. Sur 109 fissures jugées favorables (largeur entre 1 et 3 cm., longueur d'au moins 5 cm., espace intérieur apparemment suffisant et sain), 88 ont pu être inspectées avec le matériel adéquat (échelle, lampe, miroirs): 80 chênes, 5 châtaigniers, 1

robinier, 1 saule et 1 pin mort. 51 d'entre elles abritaient des chauves-souris (58 %).

Le nombre moyen de visites nécessaires pour découvrir leur présence est de 2,2 ⁽¹⁾. Une seule a suffi dans 26 cas (51 % des fissures occupées), et 44 occupations étaient démontrées en seulement 3 visites (86 % des fissures occupées) (Fig. 10) ⁽²⁾.

En d'autres termes, 30 % des fissures considérées comme favorables (26 sur 88) se sont avérées occupées dès la première visite (moyenne sur l'année, à moduler selon la saison – voir plus haut),

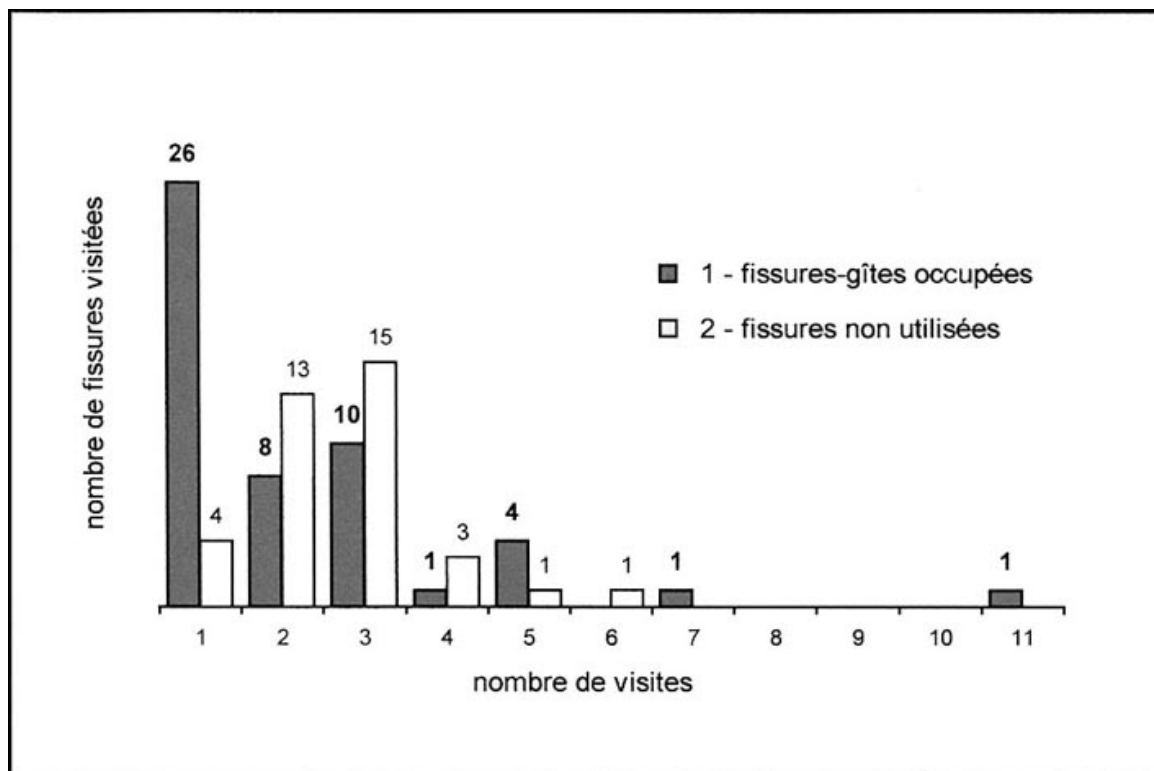


Fig. 10 : Nombre de visites dans des fissures étroites favorables
 1 - nécessaires à la mise en évidence de l'occupation des gîtes
 2 - n'ayant pas révélé la présence de chauves-souris

ce qui représente une « rentabilité » de prospection très intéressante, compte tenu des limites imposées par le matériel rudimentaire utilisé ⁽³⁾.

Les 37 autres fissures définies comme favorables, mais où aucun chiroptère n'a été observé, ont été visitées en moyenne 2,6 fois (Fig. 10). Cette valeur, légèrement supérieure à celle obtenue pour les gîtes occupés, semble indiquer que toutes les fissures étroites ne sont pas utilisées. On a pourtant constaté qu'en persévérant, la proportion des fissures « favorables » devenant « gîtes utilisés » continuait d'augmenter.

21 fissures jugées favorables n'ont pas pu être inspectées, entre autres raisons à cause de leur hauteur excessive. La moyenne des hauteurs estimées de ces dernières fissures est d'environ 7,2 mètres (Fig. 13).

Ce taux d'occupation des fissures étroites (58 %) est important, comparé à d'autres types de gîtes. Dans le massif du Harz, en Allemagne, GÜNTHER et HELLMANN (1998) ont pratiqué environ 1500 contrôles dans 330 anciennes loges de Pic épeiche, et y ont observé un taux d'occupation de 3,6 % (par 2 espèces de chauves-souris). En comparant ces résultats avec ceux obtenus dans des nichoirs plats (dont plus de la moitié étaient investis par 5 espèces,

en 2 mois et demi), ils en déduisent que les chauves-souris arboricoles semblent préférer les cavités dont les dimensions de l'entrée sont nettement plus réduites que les trous du Pic épeiche. Bien qu'il ne s'agisse pas de gîtes semblables, ces constatations vont dans le même sens que les observations décrites ici.

Dans une chênaie de Belgique, VAN DER WIJDEN *et al.* (2000) observent également que les cavités naturelles dont l'accès et l'espace intérieur sont étroits semblent plus attractives que les anciens trous de pics, en particulier pour le Murin de Natterer.

⁽¹⁾ sont aussi comptées comme visites fructueuses celles qui ont permis de constater cette présence depuis le sol (14, 16, 22, 25, 41 et 52), ainsi que les deux cas où seul du guano de chauves-souris *sp.* a été trouvé dans le bas de la fissure (34, 49).

⁽²⁾ les visites prises en compte sont espacées d'au moins un mois.

⁽³⁾ il est certain qu'un appareillage plus sophistiqué (de type endoscope) aurait induit des découvertes supplémentaires et une amélioration de l'efficacité des prospections, particulièrement par temps froid, quand les chauves-souris s'enfoncent le plus profondément possible dans le haut des fissures.

- Autres types de gîtes:

Les 9 autres gîtes occupés sont les suivants (Fig. 6c et 11):

Deux *doubles trous de pics* dans des *hêtres* (dans un tronc – **10** : Fig. 11a ; et dans une branche maîtresse – **11**). Dans ce cas, les anciennes loges se rejoignent sous l'effet du pourrissement et se prolongent vers le haut par une colonne centrale creuse (Fig. 12). Noter que l'évacuation de l'urine et des crottes peut alors se faire par le trou inférieur. Pour trois autres *hêtres* (**5**, **6** et **8** :), les gîtes se situent dans des cavités accessibles par des *fentes plus larges* et de longueurs variables (30 cm. à 2,50 m.) (Fig. 6c, 11b et c), d'origine indéterminée (creusées par pourrissement à la suite de caries, de gélivures, ou de la chute d'anciennes branches). L'une d'elle est refermée partiellement par de la boue séchée (nid de sittelle abandonné) (Fig. 11b). Dans le dernier *hêtre* occupé, au *tronc creux* (abattu en 1998), l'accès pouvait se faire par une large ouverture au bas de l'arbre et par des petits trous en hauteur (**45** : Fig. 11d).

L'intérieur d'un *pommier creux* occupé (**9**) est aussi accessible par plusieurs ouvertures plus ou moins larges, correspondant à d'anciennes bases de branches tombées ou coupées, de différentes tailles (Fig. 11e).

Une autre *insertion d'une grosse branche morte tombée*, où s'est constitué une petite cavité remontant dans le tronc et abritant des Murins de Daubenton, est située dans un *chêne* (**47** : Fig. 11f).

Enfin, un dernier gîte, dans un *frêne*, se trouve à l'abri d'une *grosse écharde* pointée vers le sol (épaisse d'environ un tiers du tronc), et en partie cicatrisée dans le haut (**17** : Fig. 11g) . Là aussi, la tempête est très probablement à l'origine de la cassure.

Autres données concernant les gîtes

- Hauteur:

La hauteur des gîtes occupés est mesurée (ou estimée, par rapport aux échelles utilisées) du plus haut point de l'accès jusqu'au sol. Dans 9 cas, les arbres sont situés sur des talus; les hauteurs sont alors mesurées à l'aplomb du gîte. Celles-ci vont de 1,6 à 11 mètres (Fig. 13), pour une moyenne de 4,3 mètres (ensemble des gîtes), ce qui est très inférieur à la plupart des hauteurs de gîtes décrits ailleurs.

Il y a deux explications à cette valeur relativement basse: d'une part, le peuplement forestier le plus représentatif de la zone d'étude est le taillis sous futaie à chêne dominant, où la nature du sol (schisteux ou granitique) ne favorise pas le développement de fûts volumineux et réguliers, même chez les arbres âgés (Le Reste, comm. pers.). Les hautes futaies y sont donc peu communes. La seconde raison est due aux limites techniques de la méthode utilisée. En effet, on peut voir sur la Figure 13, que, même si les branches élevées n'ont pas été prospectées, les fissures favorables non visitées, au niveau des troncs, sont nettement plus hautes (moyenne d'environ 7,2 m.) que celles qui l'ont été, qu'elles soient occupées (moyenne 4,4 m.) ou non (moyenne 3,6 m.).

Il ne semble pas y avoir de préférence particulière en matière de hauteur de gîte de la part de telle ou telle des 5 espèces de chauves-souris recensées.

- Diamètre des arbres :

Les arbres-gîtes occupés sont de taille variable. Les diamètres des troncs (ou des branches), mesurés à hauteur du gîte, vont de 18 à 75 centimètres, pour une moyenne de 30,3 centimètres. Noter qu'en raison du léger renflement fréquemment observé au niveau des fissures-gîtes, les mensurations des troncs peuvent être surestimées par rapport au reste de l'arbre.

- Orientation des accès:

Sur la figure 14, le nombre d'orientations représentées est supérieur à 60, car les ouvertures sont souvent doubles (parfois multiples), en particulier pour les fissures. On ne constate apparemment pas de préférence nette quant à l'orientation de l'accès, contrairement à ce qui est habituellement rapporté, en l'occurrence pour le sud ou le sud-est. Il faut dire que la plupart des gîtes décrits jusque-là dans la littérature se situent dans d'anciennes loges de pics, l'orientation moyenne des trous étant plutôt induite par le comportement de ces oiseaux.

Si l'on suppose que l'échantillon est représentatif, on peut éventuellement considérer ici que, outre un léger avantage pour le sud-est, deux orientations opposées se dégagent plus nettement, au nord-ouest et au sud-est. L'axe prépondérant des cassures (représentant la quasi-totalité des gîtes) pourrait alors être tout simplement lié à la direction (perpendiculaire) des vents dominants dans la région (sud-ouest).

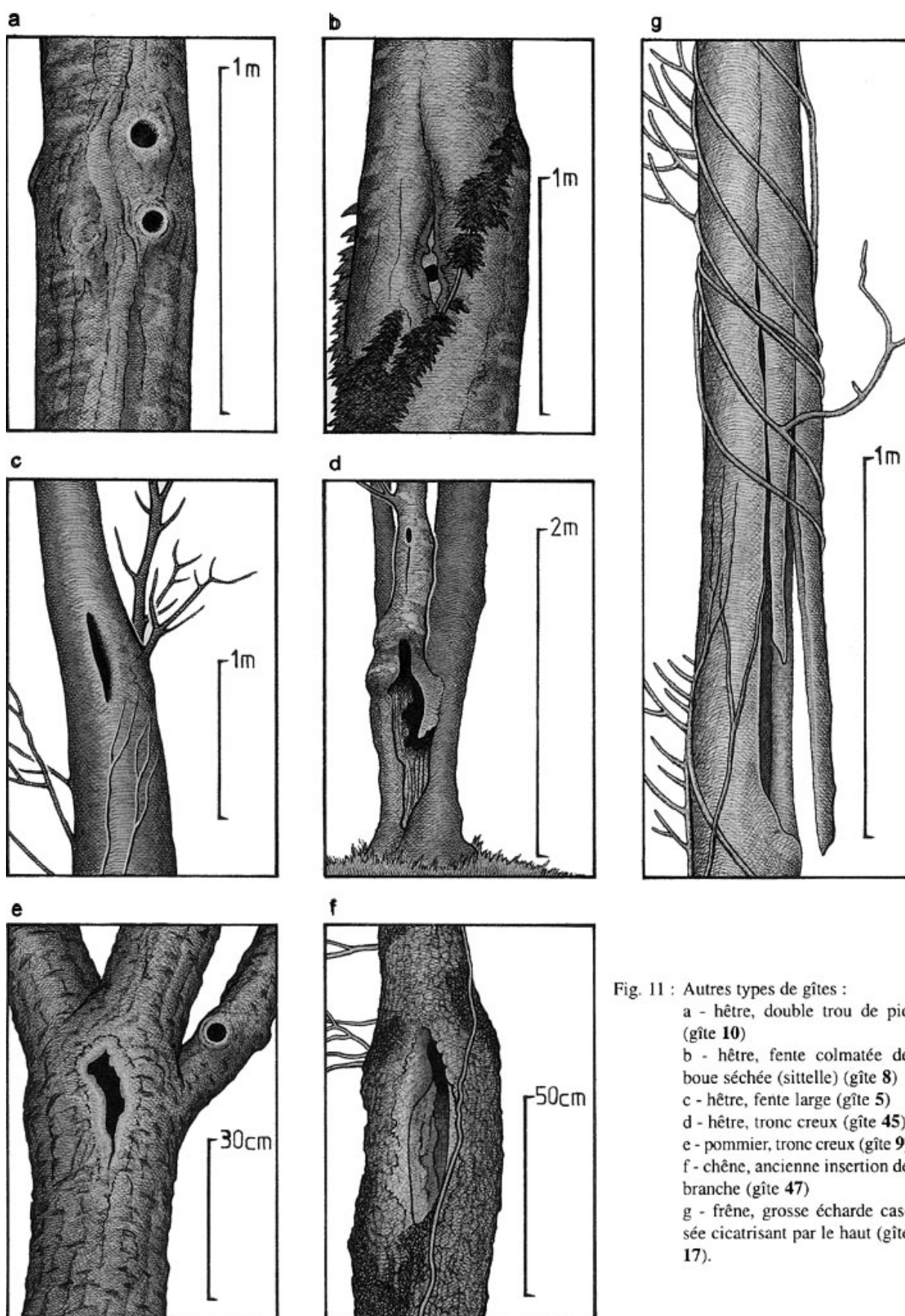


Fig. 11 : Autres types de gîtes :
a - hêtre, double trou de pic (gîte 10)
b - hêtre, fente colmatée de boue séchée (sittelle) (gîte 8)
c - hêtre, fente large (gîte 5)
d - hêtre, tronc creux (gîte 45)
e - pommier, tronc creux (gîte 9)
f - chêne, ancienne insertion de branche (gîte 47)
g - frêne, grosse écharde cassée cicatrisant par le haut (gîte 17).

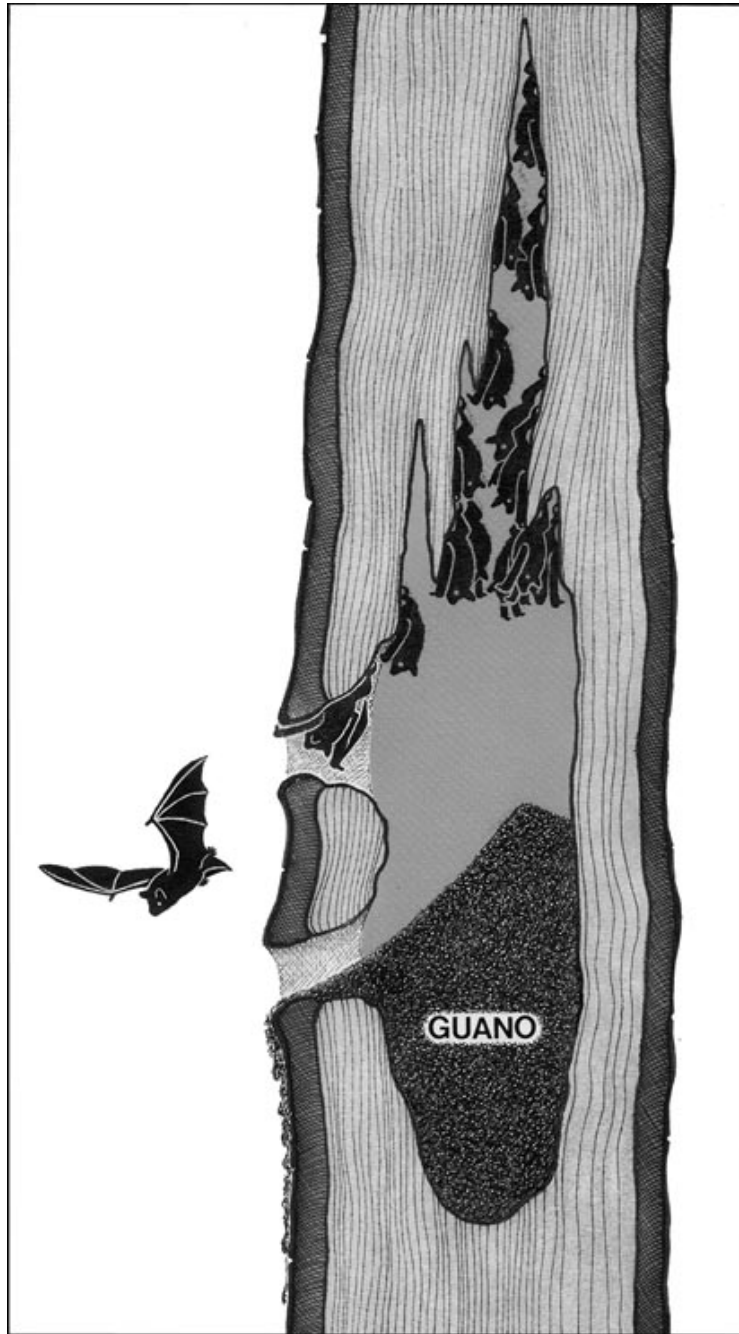


Fig 12 : Coupe schématique longitudinale montrant la structure interne d'un gîte à double trou de pic.

- Biotopes:

54 arbres-gîtes sur 60 sont situés en zones boisées, d'étendue variable, en peuplement de feuillus dominants ou mixte, mais le plus souvent entourées de bocage. Beaucoup sont dans les pentes des vallées ou à proximité (Fig. 1).

Les six restant sont dans le bocage à proximité d'un bois (56 et 59), dans un verger non loin d'une rivière

(9), au bord d'une rivière traversant des pâtures (17), sur un talus bordant un chemin dans la lande (45), le dernier dans la même situation, mais au cœur de landes et tourbières, à proximité d'un lac (46).

Les séances de captures au filet et d'écoute au détecteur d'ultrasons montrent que les plantations de résineux peuvent être utilisées comme territoires de chasse par les chauves-souris, en raison de l'abondance des insectes qu'elles abritent, mais elles

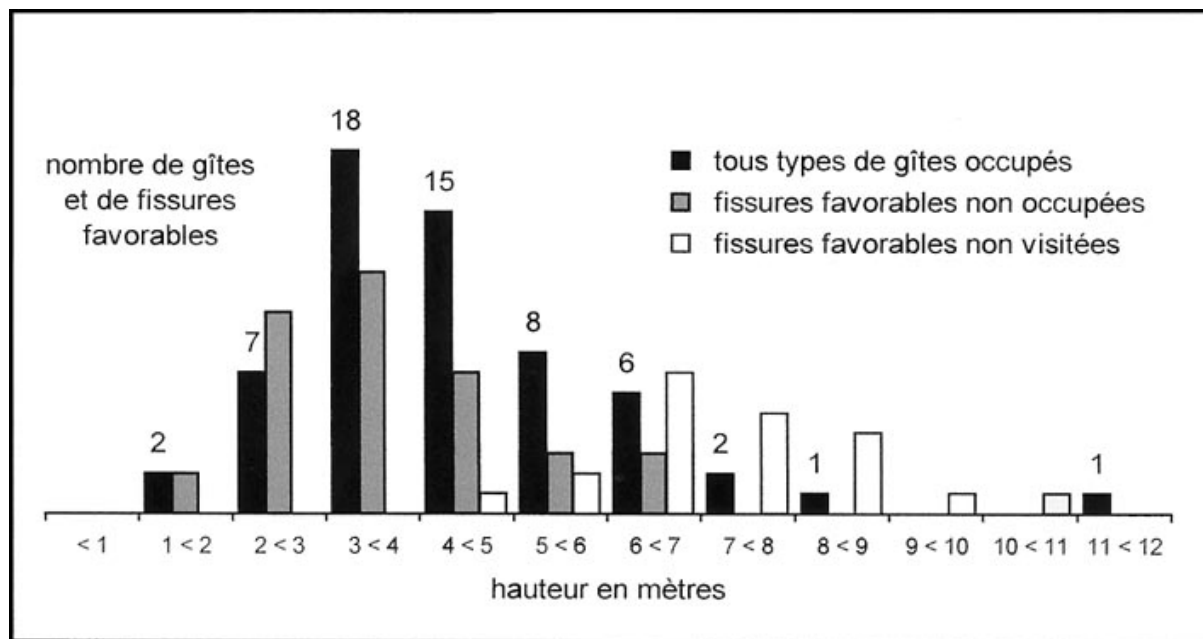


Fig. 13 : Hauteur des gîtes

n'ont quasiment pas été prospectées - peut-être à tort, la résine semblant constituer un obstacle à l'utilisation des cavités.

Les découvertes faites hors du milieu forestier sont minoritaires, puisque c'est dans ce milieu que l'essentiel des prospections a été effectué. Cela ne signifie pas que les gîtes des espèces de chauves-souris dites forestières - c'est à dire chassant essentiellement dans ce biotope particulier, s'y trouvent systématiquement. Ce fait est illustré ailleurs: leurs gîtes peuvent par exemple se trouver dans les milieux anthropisés, comme celui d'une colonie de reproduction de Murins de Bechstein, occupant une cavité d'un tilleul, dans un village de l'Indre (Frontera & Roué S.Y., comm. pers., cités dans ROUE S.G., 1999.).

- Situation des gîtes dans le milieu:

Concernant le milieu boisé, seulement 13 arbres-gîtes sur 54 sont situés en bordure de parcelle (chemin, rivière, clairière, lisière) comme cela est souvent décrit, en tous cas pour les Noctules (GAISLER *et al.* 1979). La plupart se trouvent à l'intérieur même des parcelles (41 cas), même à sous-bois très dense. Mais si les Oreillards, par exemple, peuvent chasser avec une grande agilité dans ce milieu (BARATAUD, 1990), cela semble indiquer que les chauves-souris y recherchent aussi activement leurs gîtes de repos et doivent donc avoir, au départ, une connaissance précise du type de gîte qu'elles recherchent (au moins la première fois). En l'occurrence, les fissures

verticales étroites semblent être les plus prisées, en tous cas pour les espèces décrites ici.

Une découverte anecdotique illustre cette hypothèse: le 25 février 1999, une petite fissure est repérée dans un chêne, mais une écharde en interdit l'accès de tout animal d'une taille supérieure à celle des nombreux cloportes présents à l'intérieur. L'arbre, situé sur un talus bordant un chemin, est distant d'environ deux cents mètres du bois le plus proche. A tout hasard, l'écharde est enlevée, et un Murin de Natterer y est observé le 6 mai, soit à peine plus de deux mois plus tard (56) !..

- Fissures associées à des trous de Pics (Fig. 15):

Dans un certain nombre de cas, des trous de pics se situent à la hauteur des fissures, dans le bourrelet cicatriciel, ou sur le côté (28). Leurs dimensions (diamètre de 4,5 cm. environ) suggèrent que le Pic épeiche en est l'auteur principal, et leur creusement est toujours ultérieur à la fissuration, si l'on en juge par l'aspect de leur cicatrisation (absente ou plus récente), ou simplement parce qu'on les a vu apparaître après la découverte de la fissure (29). Celle-ci n'est donc pas une conséquence de la fragilisation due au creusement.

Les pics semblent attirés par ces portions de bois déjà creux, et sans doute le bois des bourrelets est-il plus tendre à creuser. Cette modification ultérieure des fissures ne semble pas constituer un obstacle à l'occupation par les chauves-souris, tant que le nouveau trou ne se situe pas tout en haut de la

cicatrice (plusieurs cas observés), auquel cas le gîte

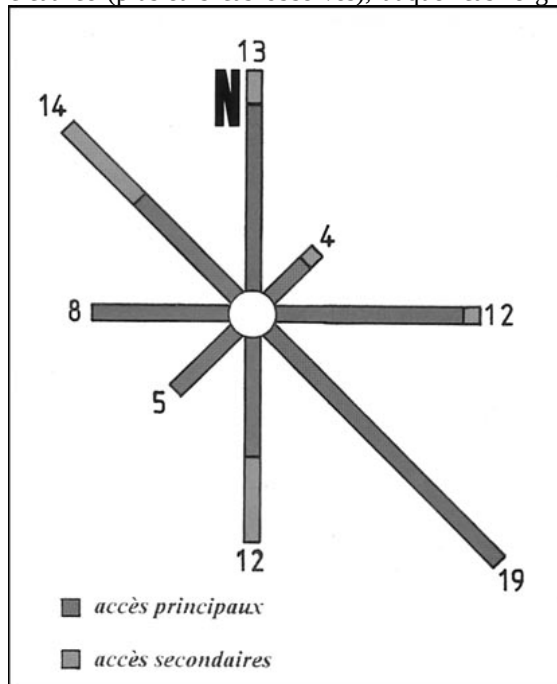


Fig. 14 : Orientations des accès, pour l'ensemble des gîtes

n'est plus protégé des intempéries, donc abandonné par la suite (29). Plusieurs fissures découvertes dans ces conditions n'ont donc pas été considérées comme favorables. Par contre, si le trou ne se trouve pas tout en haut de la fissure, il peut aussi maintenir ou restaurer un accès pour les chauves-souris dans une fissure refermée (55), et peut aussi représenter une aubaine... pour le naturaliste, qui profite d'un regard mieux placé (28 et 46).

Reste à savoir pourquoi les Pics épeiches attaquent ces fissures (ou même s'y acharnent, comme le montre le gîte 29 – voir Fig. 15c), où ils ne creusent pas de loge pour nicher. Si elles leur fournissent des caisses de résonance pour leurs tambourinages, on peut se demander alors pourquoi le creusement atteint presque toujours l'espace intérieur. La recherche de nourriture est certainement une autre motivation. Mais, outre son attirance pour les insectes et leurs larves, on sait que le Pic épeiche peut avoir, à l'occasion, des « vellétés carnivores », et se spécialiser dans le « pillage des nids de mésanges pour en dévorer les œufs ou les jeunes oiseaux, après effraction » (GEROUDET, 1961). S'il s'intéresse aux animaux du bas des fissures - les mésanges (34), ceux du haut (les chauves-souris) ne lui conviendraient-ils pas aussi ? Jusque-là, d'autres oiseaux sont répertoriés pour être des prédateurs de chauves-souris (rapaces nocturnes et diurnes, mais

aussi pie, étourneau, goéland argenté) (BEKKER & MOSTERT, 1991), mais pas le Pic épeiche.

- Lierre, branches et arbustes attenants:

La plupart des arbres-gîtes décrits dans ce document sont épargnés par le lierre. Tout au plus supportent-ils quelques tiges feuillées, n'occultant pas les accès aux gîtes. Il est généralement admis que le lierre est un obstacle à l'envol et au retour des chauves-souris. Mais lors de l'abattage d'un gros chêne complètement envahi de lierre, plusieurs dizaines de chauves-souris se sont envolées d'un trou du tronc (Le Reste, comm. pers.) ; de même, Farcy (comm. pers.) rapporte le cas de Sérotines communes s'envolant d'un chêne, où la couverture de lierre est telle qu'on ne peut même pas décrire la nature de leur gîte, à environ 7 mètres de haut. Par ailleurs, les espaces étroits parfois présents entre les gros troncs de lierre et les arbres-supports peuvent eux-mêmes servir de gîte (RICHARDSON, 1985), et Cosson (comm.pers.) a observé avec une quasi-certitude des Pipistrelles *sp.* s'envolant d'une épaisse couche de lierre recouvrant des troncs d'arbres, dans les marais du Vigueirat (Bouches-du-Rhône).

Il est donc plus logique de penser que son développement pourrait au contraire constituer une protection supplémentaire - après la découverte du gîte par les chauves-souris, sans gêner leurs allées et venues, mais que sa présence induit sans aucun doute un obstacle à la découverte ultérieure des gîtes ... par les naturalistes.

Par contre, un réseau dense de branches ou un buisson épais (aubépine, houx, prunellier, poirier sauvage) situé juste devant ou contre une entrée de cavité rendent impossible l'envol et le retour normal des animaux.

- Indices de présence:

L'écoulement noirâtre (guano et urine) sous un trou d'arbre est couramment décrit comme un indice de présence de chauves-souris. Il est certain que c'est le cas pour de grosses colonies, par exemple de Noctules, n'ayant pas d'autre possibilité d'évacuation. Ici, les écoulements observés lors des prospections sont sans rapport, mais dus au seul suintement d'un mélange d'eau stagnante et de bois en décomposition à l'intérieur des troncs, en particulier pour les hêtres, mais aussi parfois pour les chênes. Arthur (comm. pers.) fait la même constatation dans le cas des platanes. Ce « vrai faux indice » est d'ailleurs à l'origine des nombreuses inspections infructueuses dans d'anciennes loges de pics, au début de la recherche. On a même constaté que les chauves-souris

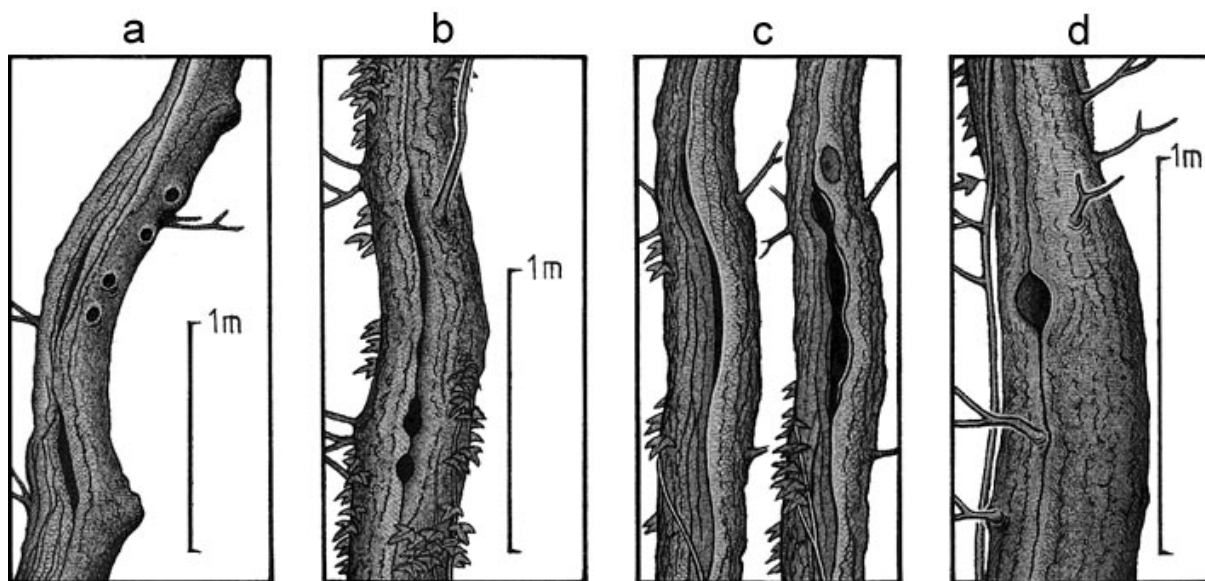


Fig. 15 : Gîtes situés dans des fissures de chênes, associés à des trous de pics :

- a - gîte 28
- b - gîte 34
- c - gîte 29 (avant et après 1997)
- d - gîte 55.

n'utilisent généralement pas ce genre de cavité (humide et malsaine) où le liquide stagne au ras de la partie inférieure. Cependant, certaines fissures, suffisamment étirées en hauteur, peuvent être occupées et présenter simultanément cet écoulement au bas de l'ouverture, mais sans rapport avec leur présence. Dans ce cas, on peut penser qu'il ne gêne pas les animaux s'abritant dans le haut de l'espace interne.

Par contre, on a constaté que, lorsque les déjections remplissent le bas du gîte (ce qui est rarement le cas, en particulier pour les fissures, qui se prolongent aussi vers le bas), elles débordent à peine à l'extérieur, et ne sont pas visibles du sol. Sans doute le trop plein est-il rapidement séché, ou dispersé par le vent ou/et la pluie.

Par ailleurs, si la présence du guano dans le bas de la cavité, le seul indice valable à mon sens, indique forcément l'occupation présente ou passée par des chauves-souris (on peut facilement estimer sa fraîcheur selon que les crottes sont luisantes ou non), son absence ne signifie pas forcément l'absence de chauves-souris. Ainsi, sous une colonie d'une vingtaine d'Oreillards roux, visitée plusieurs fois en juillet 1997 (2), seules quelques crottes fraîchement tombées étaient visibles à chaque fois, sur un fond net. Sans doute le guano nourrissait-il quotidiennement quelque invertébré coprophage, dans ce gîte situé très bas (moins d'un mètre du talus

adjacent), et où des limaces, chenilles et cloportes ont été observés.

Par ailleurs, des araignées peuvent tout à fait tisser leur toile dans la journée, dans un gîte occupé, en particulier en hiver, et seules les vieilles toiles épaisses, blanchies et poussiéreuses pourront amener à conclure à l'absence de chauves-souris.

ÉLÉMENTS DE L'ÉCOLOGIE DES CHAUVES-SOURIS ARBORICOLES OBSERVÉES

Espèces présentes

Les cinq espèces trouvées dans les gîtes sont

- 1 - L'Oreillard (roux) [*Plecotus (auritus)*]
- 2 - Le Murin de Natterer (*Myotis nattereri*)
- 3 - Le Murin de Daubenton (*Myotis daubentonii*)
- 4 - Le Murin à moustaches (*Myotis mystacinus*)
- 5 - La Pipistrelle sp. (*Pipistrellus* sp.).

L'identification des Oreillards roux (**OR** dans le tableau 2) n'a été effectuée formellement qu'une seule fois lors d'une séance de captures au filet à proximité du gîte 2, en complétant l'examen des caractères externes par les mesures du pouce et des pieds, et les mensurations dentaires (C-M³) selon les critères définis par MENU et POPELARD (1987). Tous les autres nous ont semblé également être des Oreillards de type roux, sauf dans deux gîtes, où un individu paraissait plus foncé que ses voisins (18 et 58). En Bretagne, la distinction des deux espèces (O. roux et

gris) paraît possible chez les individus adultes, selon des critères visuels : aspect de la face, forme du tragus et couleur du pelage. Mais, puisqu'un doute subsiste, ils sont notés "Oreillards (roux)" [O(R)].

Dans plusieurs autres gîtes, la détermination des chauves-souris observées n'a pu être faite avec précision : vue incomplète de l'espace intérieur (3, 15 et 28), observation du sol avec phare + jumelles, sans détermination possible, compte tenu de la hauteur (5 et 25), guano seul (34 et 49), témoignage (9 et 45). Dans ces différents cas, les espèces sont notées Murin sp. (M sp.), Oreillard sp. (O sp.), ou encore chauve-souris sp. (CS sp.).

Par ailleurs, l'identification des pipistrelles observées n'a pas été effectuée, car elle aurait nécessité une manipulation. Elles restent donc notées Pipistrelle sp. (P sp.) (12, 23, 42 et 57).

La Barbastelle (*Barbastella barbastellus*) n'a pas été trouvée. Bien que considérée comme rare dans la région, elle est assez uniformément répartie, avec plusieurs sites de reproduction connus, dont 2 près de Morlaix. On pouvait donc s'attendre à la découvrir dans les arbres, en particulier en hiver.

Le Murin de Bechstein (*Myotis bechsteini*), très arboricole et forestier, n'a pas été non plus découvert (sauf, peut-être, dans le gîte 28), probablement en raison de sa rareté dans le secteur, et parce que les deux principaux massifs forestiers de la zone d'étude ont été peu prospectés (il est observé et a été capturé en forêt d'Huelgoat).

L'absence des Noctules sp. n'a rien d'étonnant, puisque les données les concernant sont exceptionnelles en Bretagne, et réparties uniquement dans l'est et le sud de la région.

Répartition des espèces de chauves-souris selon les essences des arbres et les types de gîtes

Le contenu des tableaux 3 a et b montre que les différentes espèces de chauves-souris recensées ici choisissent globalement les mêmes abris : l'arbre le plus fréquenté est le chêne, essence dominante dans la région. C'est aussi celle qui, du fait de sa structure interne, peut procurer aux chauves-souris les gîtes les plus convenables (voir plus haut).

Les fissures étroites sont les abris les plus recherchés, par toutes les espèces.

Ces préférences sont clairement établies pour l'Oreillard (roux) et le Murin de Natterer, espèces représentées ici par des échantillons significatifs. Le Murin de Daubenton semble pouvoir utiliser des gîtes un peu plus diversifiés, mais, pour l'affirmer avec certitude, il faudrait disposer de données plus nombreuses.

Effectifs

- Limites techniques des comptages:

Sauf lorsqu'il s'agit de comptages effectués lors de l'envol crépusculaire ou nocturne (1, 2, 6, 8, 16, 35 et 52), les effectifs notés représentent seulement les chauves-souris visibles à l'intérieur des cavités. Le plus souvent, ils sont donc sous-estimés, ne serait-ce que parce que les animaux se cachent mutuellement dans des espaces aux dimensions souvent réduites : seuls les plus bas placés sont bien visibles. La différence est également due aux limites de la méthode d'observation (voir matériel et méthodes). Ainsi, par exemple, le 21 avril 1994, 5 Oreillards roux sont visibles dans le gîte n° 2 dans la soirée ; mais à la nuit tombée, 11 individus s'en envolent, observés à la lunette à intensification de lumière. Dans ce même gîte, au cours de l'hiver 1994, les animaux disparaissent dans le haut de la fissure lorsque le temps est vraiment froid, et se rapprochent de l'ouverture lors des périodes de redoux. D'autre part, on a souvent remarqué que des individus découverts bien réveillés peuvent remonter dans le haut d'un gîte (particulièrement dans le cas des fissures) jusqu'à ne plus être visibles. Autre exemple allant dans le même sens : en mai 1998, seulement 5 individus sont observés dans le gîte n° 46, mais la mauvaise cicatrisation du haut de la fissure permet d'entendre de nombreux petits cris d'autres chauves-souris non visibles.

Enfin, il est évident que les observations faites depuis le sol dans la journée donnent des effectifs partiels, et le restent par la suite, pour les gîtes les moins accessibles.

Toutes ces remarques impliquent que les dénombrements rapportés sont en partie tronqués, et que leur interprétation doit tenir compte de ces approximations.

- Résultats des comptages:

Malgré ces réserves, l'ensemble des comptages (effectifs maximaux observés par gîte) est présenté dans le tableau 3 c :

Deux espèces, l'Oreillard roux (ou de type roux) et le Murin de Natterer, occupent la majorité des gîtes découverts [respectivement 25 (¹) et 19], ce qui constitue une première information intéressante, compte tenu de la rareté relative des contacts avec ces espèces en été (captures au filet, écoutes, observations, colonies connues dans la région), ou dans les gîtes d'hibernation traditionnels (cavités souterraines, où l'Oreillard (roux) n'est recensé que très rarement). On peut donc penser que ces deux espèces sont

Tableau 3 : Nombre d'arbres-gîtes répertoriés...

a - ... selon les espèces qu'ils abritent et leur essence:

	Chêne	Hêtre	Châtaign.	Frêne	Pommier	Robinier	Pin mort
Oreillards	21	3	2	1	-	-	1
Murin de Natterer	17	1	1	-	-	-	-
Murin de Daubenton	8	3	-	-	-	-	-
Murin à moustaches	1	-	-	-	-	-	-
Murins sp.	3	-	-	-	-	-	-
Pipistrelles sp.	3	-	-	-	-	1	-
Chauves-souris sp.	3	-	-	-	1	-	-

b - ... selon les espèces qu'ils abritent et le type de gîte utilisé:

	Fissures étroites	Fentes larges	Trous de pics	Troncs creux	Echarde cassée	Insertion de branche
Oreillards	24	2	-	1	1	-
Murin de Natterer	18	1	-	-	-	-
Murin de Daubenton	7	1	2	-	-	1
Murin à moustaches	1	-	-	-	-	-
Murins sp.	3	-	-	-	-	-
Pipistrelles sp.	4	-	-	-	-	-
Chauves-souris sp.	3	-	-	1	-	-

c - ... selon les espèces qu'ils abritent et leurs effectifs maximaux observés:

	Effectifs maximaux observés													Nombre de gîtes par espèce
	1	2	3	4	5	7	8	10	11	13	15	20	26	
Oreillard roux, (roux) & sp.	15	1	1	1	3	2	2	1	1	-	-	1	-	28
Murin de Natterer	15	1	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	19
Murin de Daubenton	2	3	-	-	2	-	-	-	2	1	-	-	-	10
M. de Daubenton et M. à moustaches	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Murins sp.	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
Pipistrelles sp.	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
Chauves-souris sp.	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
TOUTES ESPECES	40	6	2	1	6	2	2	1	3	1	1	1	1	67

(N.B.: les 9 gîtes abritant 2 espèces de chauves-souris, non simultanément, sont comptabilisés séparément pour chaque espèce. De plus, dans a et b, la donnée de Murins à moustaches est notée à part. Les 2 gîtes où seul du guano a été trouvé, ne sont évidemment pas pris en compte en c. D'où des totaux ne correspondant pas aux 60 arbres-gîtes).

relativement mieux représentées dans la région qu'on ne le pensait jusque-là.

La majorité des gîtes à Oreillards (roux) abritent des individus isolés, mais, pour quelques uns, les groupes ont des effectifs relativement conséquents, parmi lesquels deux colonies de reproduction certaine (10 et 20 individus observés).

Presque tous les Murins de Natterer observés sont isolés, sauf dans 2 gîtes abritant 15 et 26 individus (au moins). Noter qu'il s'agit probablement du même groupe observé à des périodes différentes dans 2 chênes distants d'environ 600 mètres, et se reproduisant uniquement dans l'un d'eux.

A l'inverse, le Murin de Daubenton, fréquemment contacté en été, est relativement moins bien représenté, dans seulement 10 gîtes. Or, si l'on se réfère aux Pays-Bas, où des inventaires ont été faits de façon exhaustive, la quasi-totalité des 189 gîtes connus pour cette espèce sont situés dans des arbres, été comme hiver (LIMPENS *et al.*, 1997). Sans doute n'a-t-on pas ici suffisamment prospecté près des cours d'eau, étangs et zones humides (seuls 4 gîtes sur 10 sont situés à proximité de l'eau).

Pour cette espèce, seuls 2 gîtes abritent des individus isolés, mais on a dénombré plusieurs petits groupes, dont un reproducteur, comptant 11 animaux.

Un seul arbre abrite le Murin à moustaches (au moins 2 individus), ce qui confirme sa rareté dans le secteur.

Les Pipistrelles (*sp.*) ne sont représentées que dans 4 gîtes, par des individus isolés. L'espèce n'a pas été déterminée, mais s'il s'agit de Pipistrelles communes (ce qui est probable, d'après leur taille), ce n'est pas étonnant, si l'on considère l'attachement de cette espèce au milieu bâti, hiver comme été.

(¹) Ne sont pas pris en compte les 3 gîtes à Oreillards *sp.*

Sexes

Si l'on excepte les quelques femelles capturées près du gîte 2 en 1994, aucun individu observé dans les cavités n'a été sexé, ce qui rajoute une part d'incomplétude aux résultats obtenus, et d'approximation dans leur interprétation. On peut seulement supposer que les groupes reproducteurs ne rassemblent que (ou essentiellement) des femelles.

Périodes d'occupation

Comme on l'a vu plus haut (voir "matériel et méthodes" et Fig. 4), les gîtes ont été, dans l'ensemble, peu suivis: 50 % d'entre eux n'ont été

visités qu'une seule ou 2 fois. Dans la plupart des autres, les comptages ont été faits à des mois différents sur 2 ou plusieurs années. On ne dispose de comptages sur les 12 mois (en regroupant les années) que pour 2 gîtes (1 et 2).

De plus, il faut ajouter ici que les comptages hivernaux sont encore moins fiables que ceux effectués de début avril à fin octobre, car, par temps froid, les individus s'enfoncent le plus profondément possible dans les cavités, et deviennent souvent invisibles avec le matériel utilisé ici, particulièrement dans les fissures.

Cycle annuel et effectifs:

Dans la Figure 16, et malgré ces remarques préalables, sont rassemblés les comptages mensuels effectués dans tous les gîtes. Pour ceux suivis sur plusieurs années, c'est, pour chaque mois, l'effectif maximum observé qui a été retenu (la « meilleure » année). Les variations des effectifs observés au cours de l'année sont représentées pour l'ensemble des gîtes, puis pour chaque espèce séparément (l'aspect global des histogrammes ne reflète que les fluctuations du nombre de visites et de découvertes dans l'année – Fig. 3).

On constate d'emblée que les arbres sont utilisés toute l'année, mais avec une différence entre la belle et la mauvaise saison: d'avril à septembre, les groupes les plus importants sont observés - en liaison avec la reproduction, ce qui n'exclue pas l'existence de petits groupes et des individus isolés durant cette période. D'octobre à mars, on n'observe que ces deux dernières catégories d'effectifs. Les gîtes sont donc aussi utilisés par ces espèces pour hiberner, ce qui pose le problème des travaux d'abattages hivernaux. Quelques différences apparaissent entre les différentes espèces:

Les Oreillards (roux), en dehors des colonies de mise bas, peuvent rester en petits groupes toute l'année, y compris pour l'hibernation. En été, sans doute s'agit-il de groupes de mâles. A l'inverse, les Murins de Natterer sont observés soit en groupes relativement importants, d'avant les mises bas jusque bien après l'envol des jeunes, soit isolés, que ce soit en été ou pour hiberner.

Pour le Murin à moustaches qui n'a été observé qu'une seule fois, pour le Murin de Daubenton, mais surtout pour les Pipistrelles *sp.*, les échantillons sont évidemment trop faibles pour proposer une interprétation valable. Cependant, il faut noter que les Murins de Daubenton isolés n'ont pas souvent été observés (ce qui n'apparaît pas forcément sur l'histogramme correspondant, qui regroupe plusieurs données par gîte).

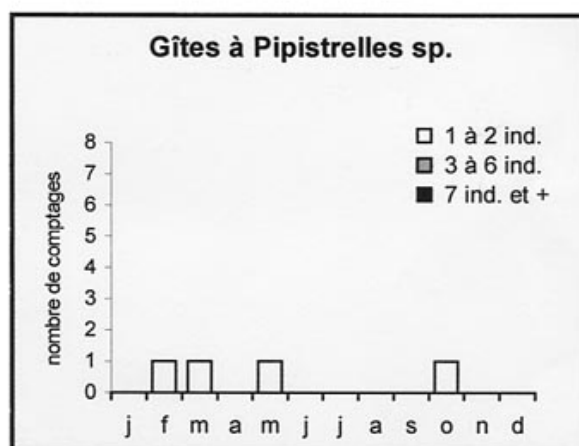
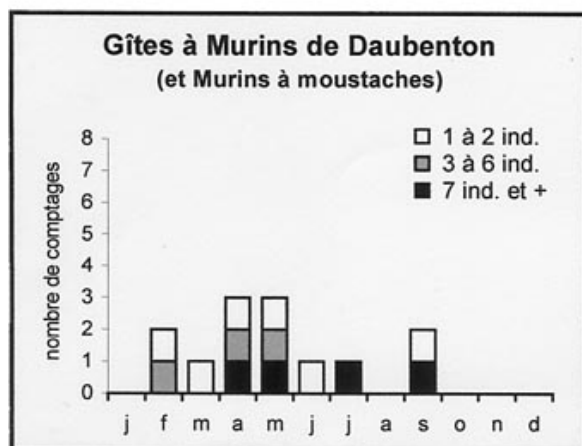
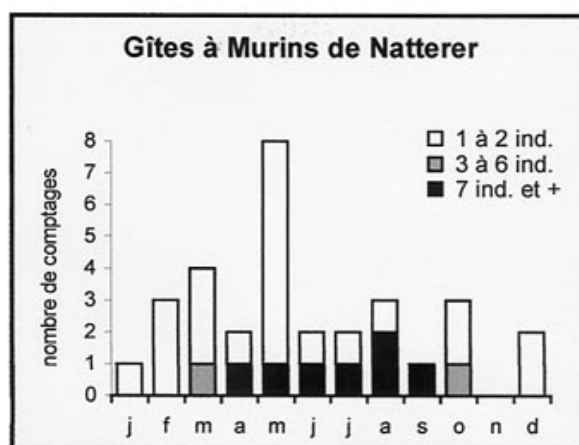
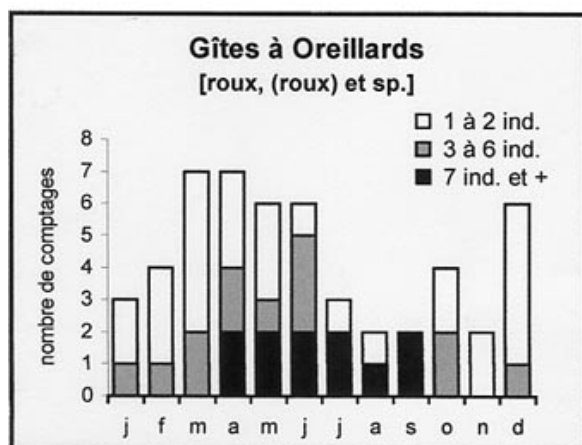
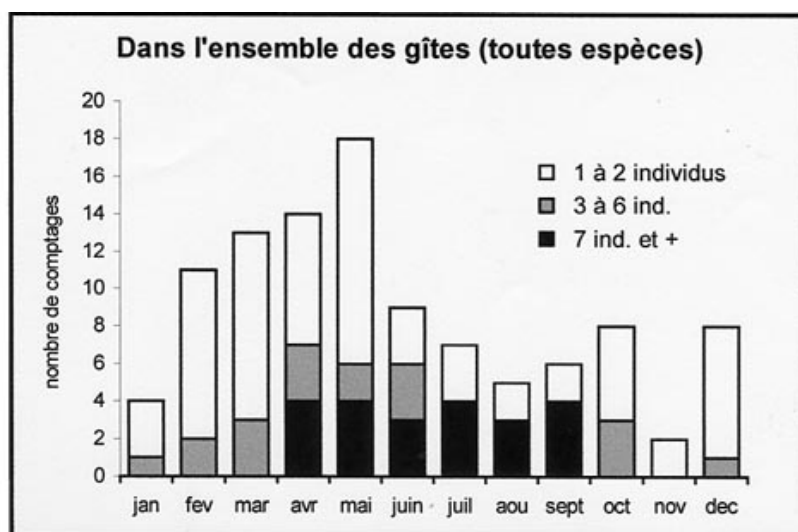


Fig. 16 : Répartition des comptages dans l'année : effectifs maximaux observés (pour les gîtes suivis, sont retenus ceux de la "meilleure" année).

Les Pipistrelles *sp.* sont absentes des arbres de juin à septembre, sans doute en liaison avec la reproduction en milieu bâti (s'il s'agit de Pipistrelles communes ou de Kühl) ou le départ vers le nord-est de l'Europe (pour le cas moins probable où il s'agirait de Pipistrelles de Nathusius).

Durée des occupations et mouvements:

On convient en général que les chauves-souris arboricoles changent fréquemment de gîte. Cela est décrit par exemple pour le Murin de Daubenton (CHAPUISAT *et al.*, 1988; HELMER, 1983) et le Murin de Bechstein (SCHOFIELD *et al.* 1997). Arthur (comm. pers.) note que les groupes de Noctules communes (essentiellement des mâles) passent en moyenne 10 à 15 jours dans les différentes cavités que leur offrent les platanes de la "Trouée verte" à Bourges.

Ici, on distingue différents comportements selon la saison:

Pour l'hibernation, les Oreillards (roux) (en petits groupes ou isolés), et les Murins de Natterer (isolés) passent toute la mauvaise saison dans le même gîte. Pendant cette période, les premiers peuvent se rapprocher de la sortie par temps doux, et même partir en chasse (dès février) si la température atteint 7 ou 8 °C le soir, tout en revenant au même gîte. Cette espèce est relativement peu sensible au froid, et l'on a même trouvé plusieurs fois des individus isolés dans des fissures peu profondes, à quelques centimètres de l'extérieur, par temps de neige. A l'inverse, les Murins de Natterer ne bougent absolument pas, de novembre à mars inclus.

Pendant la mise bas et l'élevage des jeunes, les groupes reproducteurs d'Oreillards (roux) (en juin-juillet) et de Murins de Natterer (en mai-juin) ne changent apparemment pas de gîte.

Quant aux groupes non-reproducteurs et aux individus isolés, ils changent régulièrement de gîte en été. Il en va de même pour tous les individus (groupés ou non), pendant les périodes intermédiaires, dans les gîtes de transit. Les durées d'occupation sont alors variables, allant de quelques jours à trois semaines ou un mois. Ici, elles sont difficiles à évaluer précisément, mais on observe que, chaque année, les mêmes gîtes sont utilisés, à la même époque et par des effectifs globalement constants.

Ainsi, dans le gîte 2, utilisé le plus souvent par des Oreillards roux, ce sont pourtant une quinzaine de Murins de Natterer qui prennent le relais, tous les ans au mois d'août. Le gîte 16 est occupé en avril par 7 à 11 Oreillards (roux) (en 1997, année de sa découverte, 1998 et 1999), puis il est déserté et l'on

retrouve à peu près le même effectif, en mai, dans le gîte 14, distant de quelques centaines de mètres.

Le gîte 18, très favorable, a nécessité 11 visites pour constater son utilisation par les chauves-souris [8 Oreillards (roux) en juin 1998]. En fait, elles n'avaient tout simplement pas été effectuées au bon moment, puisqu'en juin 1999, 8 Oreillards (roux) y étaient à nouveau observés.

Ces quelques exemples, parmi d'autres, montrent qu'en fait, tout se passe comme si les groupes de chauves-souris (pour ces deux espèces en tous cas) empruntaient chaque année un circuit identique, de gîte en gîte (sous réserve, bien sûr, qu'il s'agisse des mêmes individus). Un comportement semblable est constaté chez les Noctules communes, à la semaine près, dans les platanes berruyers entre autres (Arthur, comm. pers.).

Ce besoin de changer régulièrement de gîte nécessite de disposer de plusieurs cavités favorables dans un périmètre relativement restreint. C'est sans doute la raison pour laquelle, comme on l'a souvent constaté, c'est dans les zones boisées qui en contiennent plusieurs que l'on a les meilleures chances de découvrir des gîtes occupés.

Reproduction

Si les individus adultes sont difficiles à voir et à dénombrer dans les cavités, c'est encore plus vrai pour les jeunes de l'année, surtout lorsqu'ils sont encore petits et perdus dans la masse des femelles (des nouveau-nés et jeunes de quelques jours n'ont pu être observés que dans un cas). De plus, et particulièrement dans ces conditions, la durée du dérangement doit être limitée au maximum. On a alors souvent complété les observations internes par des comptages en sortie de gîte.

La reproduction a été prouvée de façon certaine dans 4 arbres-gîtes:

1 - Gîte 1 (chêne, fissures, découverte en mai 1993, Fig. 5 et 17b):

Ce gîte, constitué de deux espaces internes apparemment distincts, abrite exclusivement des Murins de Natterer. On y a observé des jeunes en 1993, 1998 et 1999 (reproduction certaine). En 1996, la reproduction est probable: des adultes sont présents pendant la période de mise bas, ce qui n'est pas le cas en 1997. En 1994 et 1995, le gîte n'a pas été suivi au bon moment. L'effectif maximum observé simultanément est de 26 (17 adultes et 9 jeunes), début juillet 1999.

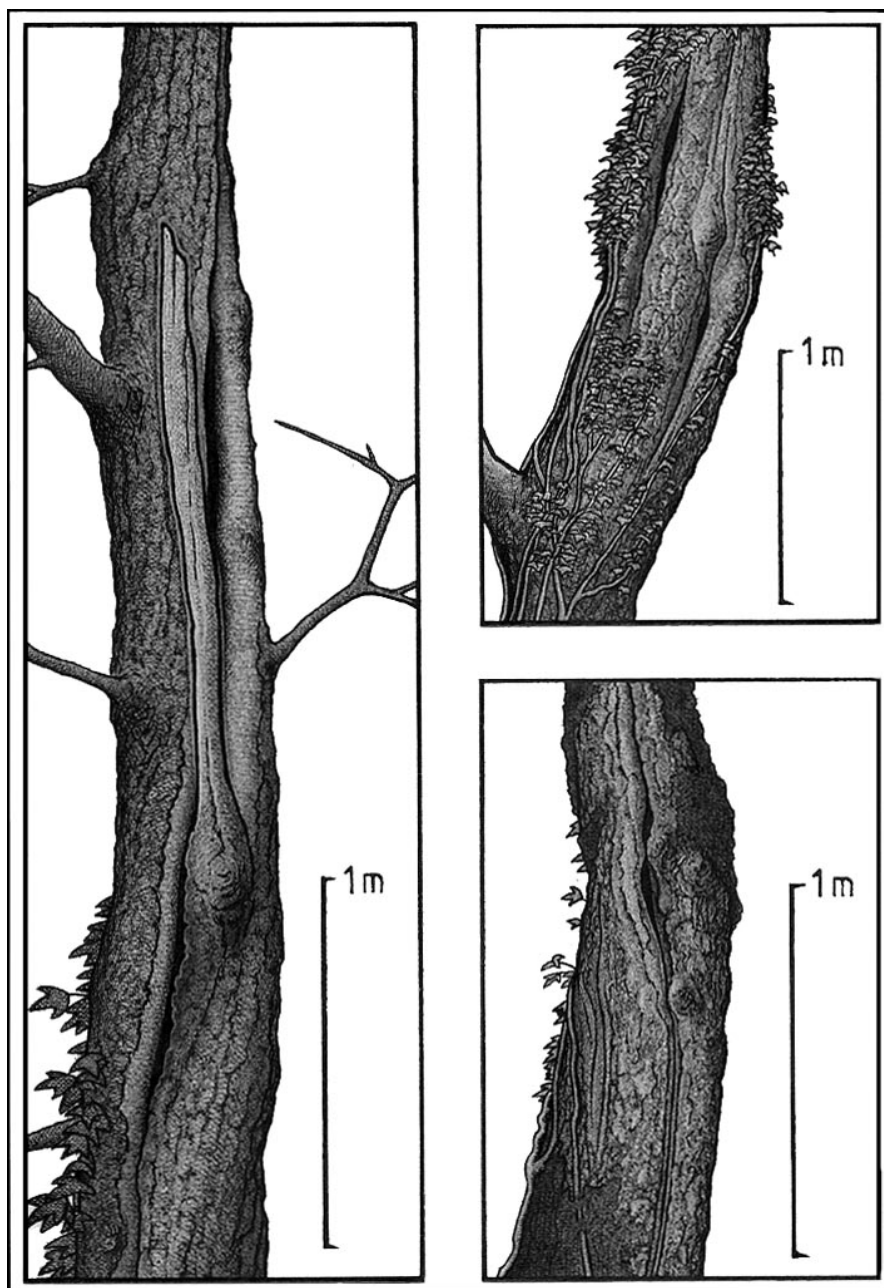


Fig. 17 : Gîtes de reproduction dans des fissures de chênes :

a - gîte 14

b - gîte 1 (côté sud-est)

c - gîte 42. Dans ce dernier gîte, la reproduction n'est pas certaine (voir texte)

[voir aussi Fig. 2 et 7a (chêne) ; et 11a (hêtre)]

Noter que les mises bas ont lieu dans l'un des espaces, pendant que des mésanges (nonnettes en 1999, charbonnières les autres années) élèvent leurs petits dans l'autre; mais dès que les oisillons sont envolés, les chauves-souris investissent l'ancien logement des oiseaux. On peut donc penser que les Mésanges s'imposent dans le choix de leur abri pour nicher.

Chez le Murin de Natterer, malgré des variations annuelles, on constate que les premières mises bas peuvent être très précoces, par rapport à la plupart des autres espèces. Si des nouveau-nés n'ont été observés que début juin en 1993, des jeunes déjà bien développés, au pelage gris clair, sont présents en 1999, à la même époque. Des prises de vues en sortie de gîte ont pu montrer que parmi les 17 individus

s'envolant le soir du 1^{er} juillet de cette dernière année, il y avait 1 jeune (au moins 7 restant à l'intérieur avec 2 adultes) ; le 6 juillet, en plus de 10 adultes, on comptait 6 jeunes à l'envol. Ce fait avait déjà été observé fin juin 1988, au sein d'une petite colonie s'abritant entre les pierres de taille d'un ancien moulin de la région, où un jeune était vu en train de téter, pourtant bien développé et probablement apte à voler. La précocité des mises bas, chez cette espèce, est aussi observée par Arthur dans le département du Cher (comm. pers.).

2 - Gîte **2** (chêne, fissure, découverte en mai 1993, Fig. 2 et 7a):

Ce gîte, proche du précédent, abritait la plupart du temps des Oreillards (roux), sauf en août, où ce sont les Murins de Natterer (très probablement le groupe du gîte **1**) qui prennent le relais chaque année. La reproduction n'est certaine qu'en 1997, où 5 ou 6 jeunes déjà bien développés sont observés à la mi-juillet. L'effectif total observé y est alors de 20 individus. Pas de reproduction en 1994 et 1996. Pas de suivi en 1993 et 1995.



Oreillard roux sortant d'une fissure longue (gîte n° 2)

A partir de début août 1997, et malgré des visites

régulières, aucun Oreillard (roux) n'a été observé dans ce gîte pendant deux ans. Cette espèce l'utilisait chaque année pour hiberner, et parfois comme abri de transit pour des petits groupes. Il faut dire qu'une petite maison abandonnée, située non loin, et où 20 à 45 individus de cette espèce étaient observés (dans un appentis) tous les ans au printemps et en automne depuis 1990, a été rénovée à partir de l'automne 1997. Mais, le 28 août 1999, deux Oreillards (roux) y étaient à nouveau observés...

3 - Gîte **10** (hêtre, double trou de pics, découverte en mai 1992, Fig. 11a):

Dans ce gîte, où 11 Murins de Daubenton sont présents en mai 1992, le suivi n'a pas été régulier. Mais, fin juillet 1995, au moins 3 adultes et 6 jeunes bien développés y sont observés. L'un d'eux n'est pas encore apte à voler. La reproduction est donc certaine, au moins cette année-là.

4 - Gîte **14** (chêne, fissure, découverte en mai 1997, Fig. 17a):

A la mi-juillet 1997, 10 Oreillards (roux) dont 2 jeunes bien développés y sont présents. La reproduction est donc certaine. En 1998, une observation incomplète depuis le sol (ce gîte est situé assez haut) permet de dénombrer au moins 10 individus à la mi-juin, mais pas de jeune visible. Cette année-là, la reproduction n'est que probable.

Noter que le diamètre moyen de ces 4 arbres-gîtes de mise bas est de 45 cm., donc bien supérieur à celui de l'ensemble des gîtes (30,3 cm.).

Dans le gîte **42** (chêne, fissure, découverte juin 1998, Fig. 17c), la reproduction n'est pas confirmée: l'un des 5 Oreillards (roux) observés le 28.06.98 présente les caractères d'un jeune de l'année, déjà bien développé. Mais les conditions d'observations sont mauvaises, et la date semble précoce pour cette espèce. Cependant la quantité importante de guano observée par l'ouverture opposée semble indiquer que l'effectif est nettement supérieur. La reproduction est une hypothèse plausible, mais à vérifier.

Cohabitation entre espèces différentes de chauves-souris

La plupart des gîtes sont monospécifiques, mais l'utilisation d'une même cavité par deux espèces, à des périodes différentes, n'est pas rare (9 cas sur 60). En revanche, la cohabitation simultanée entre deux espèces semble exceptionnelle et n'a été observée ici qu'une seule fois : le gîte **46** (fissure avec trous de

pics dans un chêne) abrite, en mai 1998, au moins 5 petits *Myotis*, dont 2 Murins à moustaches, 1 Murin de Daubenton (et 2 autres petits *Myotis* non déterminés).

En France, jusqu'à présent et à ma connaissance, il n'est décrit que deux autres cas de cohabitation simultanée entre différentes espèces de chauves-souris arboricoles dans un même gîte : d'une part des Noctules de Leisler et des Pipistrelles *sp.*, d'autre part des Noctules de Leisler, une Pipistrelle commune et une Pipistrelle de Kuhl., hibernant dans deux chênes de la forêt de Tronçais (Allier) (Giosa, comm. pers.). MAYLE (1990) recense deux mentions de cas similaires: entre Noctules *sp.* et Murins de Daubenton, elle est rapportée par SMITH en Grande Bretagne (1985), et GAISLER *et al.* (1979) citent des Noctules communes, des Murins de Daubenton et des Noctules de Leisler partageant le même gîte dans un arbre. Un autre cas de cohabitation, entre Noctules communes et Murins de Daubenton, est décrit en Suisse par CHAPUISAT & RUEDI (1993).

Utilisation des gîtes par d'autres animaux, et cohabitation

Au cours des inspections dans les cavités, toutes sortes d'animaux ont été trouvés: parmi les invertébrés, citons en premier lieu les cloportes, mais aussi des limaces, des araignées, moins souvent des carabidés, des lépidoptères (adultes et chenilles), et rarement des guêpes ou des abeilles. Les oiseaux sont très présents par leurs nids au printemps, mais ils sont aussi observés lors de visites tardives, qui les surprennent dans leurs cavités-dortoirs: Mésanges bleue, charbonnière et nonnette, Sittelle, Etourneau, Pic épeiche et Pic vert. Plusieurs fois, des Mulots sylvestres ont été trouvés, ainsi qu'un nid de Muscardin occupé, deux années de suite dans une même cavité.

L'utilisation simultanée des cavités ne semble possible qu'avec quelques espèces: s'ils sont en petit nombre, cloportes et limaces peuvent côtoyer les chauves-souris. La cohabitation avec les mésanges est souvent observée dans les fissures. Lorsque celles-ci sont suffisamment allongées, il n'est pas rare de voir les unes occuper le haut, les autres le bas. Dans quelques cas, on a observé que des espaces internes distincts permettent aussi cette cohabitation (exemple : gîte 1, voir Fig. 5 et 17b).

Par contre, d'autres animaux rencontrés au cours des inspections de cavités la rendent tout à fait impossible: les étourneaux peuvent évincer de leur gîte, et même tuer les Noctules (RICHARDSON,



Murin de Natterer prêt à s'envoler d'une fissure courte (gîte n°1)

1985) ou les Sérotines, en milieu bâti (Arthur, comm. pers.). Les abeilles également sont capables de tuer des Noctules (KIEFER, 1996).

Ici, des Mulots sylvestres ont été découverts dans plusieurs fissures non occupés par des chauves-souris, mais aussi dans 2 arbres-gîtes, en l'absence de ces dernières. L'utilisation d'une cavité par ce "rongeur" est absolument incompatible avec la tranquillité des chiroptères, car il est bien placé derrière le chat et la Chouette effraie parmi les prédateurs des chauves-souris (BEKKER et MOSTERT, 1991). C'est sans doute le plus redoutable pour les espèces de chauves-souris recensées dans cette étude, car il est forestier, habile grimpeur, et peut aisément se faufiler dans les fissures étroites.

MESURES DE PROTECTION

En principe, les chauves-souris, mammifères protégés par la loi, doivent aussi bénéficier de la préservation de leurs habitats (gîtes, territoires).

Dans la mesure où une typologie des gîtes utilisables par les chauves-souris arboricoles est mise en évidence, il devient envisageable de protéger les arbres eux-mêmes, ce qui n'exclut pas, en complément, la pose de nichoirs adaptés. Les deux

méthodes ont leurs limites, la première risquant d'être incomplète, la seconde, sélective.

En forêt domaniale de Coat an Noz - Coat an Hay, dans les Côtes d'Armor, plusieurs anciennes mines de plomb argentifère protégées par des grilles adaptées abritent 8 espèces de chauves-souris (arrêté de biotope en projet). En tout et à ce jour, 11 espèces ont été inventoriées dans ce massif forestier de 800 hectares, dont 6 considérées comme arboricoles. L'Office national des forêts y applique un plan de gestion écologique des peuplements de feuillus (essentiellement chênes, hêtres et châtaigniers), en "futaie irrégulière avec mélange d'essences". En se basant sur les résultats de la présente étude, tous les arbres sains présentant des possibilités de gîtes favorables aux chauves-souris y sont systématiquement inventoriés, cartographiés, marqués (de triangles bleus) et préservés. L'inventaire et le suivi y sont effectués en partenariat avec le Groupe mammalogique breton.

Une convention-cadre G.M.B. - O.N.F., visant, entre autres, à généraliser ce processus de protection au plan régional, a été signée le 9 juin 1998.

Parallèlement, d'autres actions se développent actuellement dans la région, comme deux inventaires assurés par Bretagne vivante - S.E.P.N.B., visant à préserver les arbres favorables aux chauves-souris: en forêt domaniale de Rennes (Ille-et-Vilaine), en liaison avec les gardes O.N.F., et dans le cadre du programme Natura 2000 (Choquené, comm. pers.); en forêt de Lann ar Warem, près de Lannion (Côtes d'Armor) (Guérin, comm. pers.). Dans ce deuxième cas, il s'agit d'une propriété du Conservatoire du littoral, géré par l'O.N.F. et les communes voisines.

L'intégration de ce type de protection est également prévue, régionalement, dans d'autres programmes conservatoires.

Ailleurs en France, des actions similaires se mettent en place (la liste des exemples qui suivent n'est pas exhaustive; merci à ceux qui ne s'y retrouveront pas de m'en excuser):

Une convention entre le Conservatoire du patrimoine naturel de Champagne-Ardenne et l'O.N.F. permet le maintien des arbres creux et des clairières (ROUE S.G., 1999).

A Rambouillet, c'est l'O.N.F. qui met en place un protocole d'étude et de protection des chauves-souris forestières et de leurs gîtes, sur le massif forestier et le domaine présidentiel (TILLON, 1999).

En forêt de Haguenau (Alsace), sur 800 hectares, une démarche identique est en cours, à la demande de l'O.N.F.: dans le cadre d'un projet LIFE, le Groupe d'étude et de protection des mammifères d'Alsace doit assurer l'inventaire des chauves-souris présentes

dans le massif, dans le but, notamment, de proposer des mesures de sauvegarde des arbres-gîtes (Sané, comm. pers.).

Dans la région P.A.C.A., le Groupe chiroptères de Provence mène des actions d'inventaires (en cours ou en projet) sur différents sites : en forêt domaniale du Mont Ventoux, dans le cadre de Natura 2000; dans le massif de la Sainte Baume (forêt domaniale et communale), en partenariat avec Espaces naturels de Provence ; dans le Lubéron, en liaison avec le Parc naturel régional ; dans le secteur du Vigueirat, au sud de la plaine de la Crau, avec le Conservatoire du Littoral (Cosson, comm. pers.).

La protection des arbres favorables aux chauves-souris peut aussi être envisagée dans d'autres conditions: acquisitions, arrêtés préfectoraux de protection de biotope, réserves naturelles: ainsi, dans les Pyrénées orientales, tous les arbres de la forêt de la Massane (réserve naturelle) sont protégés, incluant donc des gîtes à chauves-souris arboricoles (ROUE S.G., 1999 et Roué S.Y., comm. pers.).

Ces types de programmes sont certainement appelés à se multiplier dans les années qui viennent. Il serait cependant souhaitable qu'ils soient également étendus aux forêts privées. Outre la protection des gîtes, ils devraient aussi intégrer tout un ensemble de mesures pour une gestion sylvicole écologique et favorable aux chauves-souris, préconisées dans plusieurs rapports d'étude, comme ceux de PIANTANIDA (1994), SCHWAAB (1996) et ISSARTEL (1999).

Enfin, au plan national, une convention est en cours d'élaboration ⁽¹⁾ entre la Société française pour l'étude et la protection des mammifères (S.F.E.P.M.) et l'O.N.F., visant, entre autres, à sauvegarder les gîtes des chauves-souris forestières et leurs territoires de chasse en forêts domaniales.

Il est impossible d'aborder la protection des gîtes sans évoquer les tempêtes exceptionnelles des 26 et 27 décembre 1999. On estime en général que 4 % de la forêt française ont été détruits, soit environ 300 millions d'arbres (données O.N.F.). Si les conséquences sur les forêts bretonnes ont été relativement moins importantes qu'ailleurs – malgré des vents de force équivalente, cela tient probablement en partie au fait que les deux tiers de la région (à l'ouest d'une ligne Vannes – Saint Malo) ont déjà subi un événement de même ampleur en 1987, auquel seuls les arbres les plus résistants ont survécu. Dans de nombreuses autres régions, les dégâts sont immenses – des forêts totalement détruites dans certains secteurs.

La mortalité chez les chiroptères arboricoles et forestiers – peu étudiés jusqu'à présent – est

certainement considérable, bien que difficile à évaluer. Lors de la chute d'un arbre-gîte, on sait que toutes les chauves-souris s'abritant à l'intérieur ne meurent pas forcément – le risque étant malgré tout supérieur en période d'hibernation. Quoi qu'il en soit, des gîtes innombrables ont dû être détruits : en Charente maritime, par exemple, Jourde (comm. pers.) n'a retrouvé intacts que 4 des 20 arbres-gîtes qu'il avait recensés auparavant (Noctules de Leisler dans des châtaigniers creux).

Ces récents événements rendent plus évidente et urgente la nécessité de préserver, parmi les arbres épargnés, non seulement ceux qui présentent toutes sortes de cavités favorables aux chauves-souris, *mais aussi les arbres fissurés, fendus ou vrillés lors de ces tempêtes*, qui leur fourniront des gîtes après quelques années de cicatrisation.

Par ailleurs, on a constaté que les peuplements d'essences autochtones, en futaies irrégulières et en taillis sous futaie, ont mieux résisté que les vieilles futaies régulières et les plantations monospécifiques de résineux. On peut souhaiter que ces enseignements induisent une politique de reboisement plus écologique – à grande échelle, comme la futaie irrégulière avec mélange d'essences, par ailleurs la plus favorable à la diversité biologique en milieu forestier.

(¹) à ce jour (juin 2000).

CONCLUSION

La méthode de recherche pratiquée dans cette étude (prospection systématique des cavités favorables aux chauves-souris) a démontré son efficacité, en permettant de décrire les caractéristiques de 60 arbres-gîtes, utilisés principalement par 3 espèces de chauves-souris sur les 5 recensées. Les fissures étroites, formées surtout sous l'effet du vent et par la cicatrisation ultérieure des troncs ou des branches (essentiellement des chênes), sont les gîtes les plus prisés par ces espèces, en tous cas dans la région : les chauves-souris sont présentes dans au moins 58 % de ces fissures, à un moment ou un autre de l'année.

Les résultats présentés dans le cadre de cette étude suggèrent que les autres types de cavités sont moins attractifs pour les chiroptères, du moins dans la région. Pour autant, il convient de considérer que des abris d'origine et de nature variées peuvent accueillir des chauves-souris arboricoles. Les anciennes loges de Pics, par exemple, constituent la part prépondérante des gîtes décrits et recensés jusqu'à présent, en particulier pour les Noctules (commune et

de Leisler), la Sérotine commune, et le Murin de Daubenton. Il est important de le rappeler ici, notamment si l'on se place dans l'optique des mesures de protection à mettre en œuvre, où toutes les cavités plus ou moins favorables aux chauves-souris devraient être prises en compte.

Cependant, la rentabilité intéressante de l'inspection systématique des fissures étroites devrait inciter les chiroptérologues à rechercher et visiter les arbres présentant ces cavités particulières.

Dans d'autres régions de France « *a priori* » moins régulièrement soumises à des vents violents, on connaissait déjà – avant les récentes tempêtes – des fissures semblables, à plus ou moins grande hauteur (¹), selon le type de boisement et la nature du sol. Il est certain que si les arbres fendus lors de ces tempêtes sont préservés, ils deviendront autant d'arbres-gîtes d'ici quelques années.

Dans la présente étude, certaines parties des arbres (hautes branches) et certains milieux (rivulaire, peuplements de résineux, ...) n'ont pas ou peu été prospectés. De plus, le matériel rudimentaire utilisé n'a pas toujours permis l'inspection intégrale des cavités. Les résultats des découvertes présentés ici sont donc forcément incomplets, en termes de nombre d'espèces et d'effectifs. La sous-représentation du Murin de Daubenton en est l'illustration la plus évidente. Il faudrait donc compléter cette recherche systématique en l'étendant à ces autres secteurs, avec un matériel plus performant.

Concernant les autres espèces observées, on a pu constater ici la relative fréquence de l'Oreillard (roux) et du Murin de Natterer, jusque-là peu contactés en utilisant les méthodes classiques de recensement (captures, prospections dans les bâtiments et les cavités souterraines).

En outre, il apparaît clairement que les arbres-gîtes peuvent être occupés toute l'année, en tant que gîtes de mise bas ou de transit, mais aussi en hiver. Les abattages hivernaux, menés de façon indifférenciée, n'entraînent donc pas seulement la disparition des gîtes, mais aussi, très souvent, celle des chauves-souris elles-mêmes.

Enfin, c'est aussi dans le but de protéger les habitats des chauves-souris arboricoles que cette étude a été menée. Les résultats présentés contribuent à affiner la connaissance des différents types de cavités susceptibles de leur servir de gîtes. Comme c'est déjà le cas ponctuellement, ces données devraient pouvoir être utilisées dans divers programmes d'inventaires et de préservation des arbres indispensables à leur survie.

(¹) Sans doute faudrait-il parfois rehausser les échelles pour les inspecter, ou envisager d'autres techniques d'ascension dans les arbres.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier Annaïck Lesné, Nadine Nicolas, Gurvan Poho, et Hildegard Wanzlawe, pour leur sérieux coup de main lors des prospections, et tout particulièrement Yannick Coat, qui m'a signalé systématiquement les arbres présentant des possibilités de gîtes pour les chauves-souris, repérés au cours de ses sorties naturalistes. Une quinzaine d'entre eux se sont avérés abriter des chiroptères.

Guy Le Reste, garde O.N.F. de la forêt domaniale de Coat an Noz - Coat an Hay, m'a quant à lui apporté bon nombre de conseils dans le domaine forestier. Je lui en suis reconnaissant, ainsi que pour sa motivation en matière de gestion écologique de la forêt et son esprit d'initiative en faveur des espèces forestières protégées, en particulier les chauves-souris.

Merci à Laurent Arthur, Josselin Boireau, Samuel Dubie, Sébastien Y. Roué pour leur aide dans la recherche bibliographique, et à Laurent Arthur, Olivier Bardet, Josselin Boireau, Guy-Luc Choquené, Emmanuel Cosson, Olivier Farcy, Pascal Giosa (et l'équipe de Chauves-souris Auvergne pour leur bulletin « *La Barbastelle* »), Joël Guérin, Philippe Jourde, Yann Le Bris, Guy Le Reste, Nadine Nicolas, Jacques Ros, Sébastien Y. Roué, Raphaël Sané et François Schwaab pour leurs données personnelles inédites, et/ou leurs informations sur les mesures de protection en cours ou en projet.

Michel, merci pour la mise à disposition de ton matériel informatique...

Enfin, la bonne volonté de Laurent Arthur (encore lui !..), Michèle Lemaire et François de Beaulieu, qui ont bien voulu relire ce document et y apporter leurs remarques, suscite toute ma reconnaissance.

—
Les dessins et les photos sont de Philippe Pénicaud (tous droits de reproduction réservés).

RÉSUMÉ

De 1992 à 1999, des prospections menées dans des massifs forestiers du nord-ouest de la Bretagne ont permis la découverte de 60 gîtes naturels à chauves-souris arboricoles. Les cavités occupées sont de différents types, mais les abris créés par la cicatrisation partielle de fissures, dues surtout au vent et /ou au gel (essentiellement dans des chênes) sont

particulièrement recherchés par les chiroptères, au point que l'inspection systématique de ce type de cavité (à l'aide d'échelles, de lampes et de petits miroirs) s'est avérée rapidement « rentable » pour la découverte des chauves-souris : au moins 58 % des fissures étroites favorables sont utilisées (résultat obtenu après une moyenne de 2,2 visites par fissure favorable).

Cinq espèces sont inventoriées : l'Oreillard roux (ou *sp.*) [*Plecotus auritus* (ou *sp.*)]; les Murins de Natterer (*Myotis nattereri*), de Daubenton (*Myotis daubentoni*), et à moustaches (*Myotis mystacinus*) ; la Pipistrelle *sp.* (*Pipistrellus sp.*). Les arbres peuvent être occupés toute l'année, y compris pour la reproduction et l'hibernation. Par ailleurs, les animaux changent fréquemment de gîte, selon un circuit probablement identique d'année en année. Les effectifs observés (à l'intérieur des arbres ou en sortie de gîte) vont de 1 à 26 individus, et plusieurs colonies de reproduction sont recensées.

Des mesures de préservation des arbres favorables commencent à être appliquées en forêts domaniales.

BIBLIOGRAPHIE (non exhaustive)

- BARATAUD, M. 1990. Eléments sur le comportement alimentaire des Oreillards brun et gris *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758) et *Plecotus austriacus* (Fischer, 1829). *Le Rhinolophe* 7 : 3-10.
- BARATAUD, M., N. CHAMARAT & J.P. MALAFOSSE. 1997. Les chauves-souris en Limousin, biologie et répartition: bilan de 12 années d'étude. Coll. Découverte de la Nature en Limousin. F.L.E.P.N.A. et G.M.L., Limoges, 54 pp.
- BEKKER, J.P. & K. MOSTERT. 1991. Predation on bats in the Netherlands ; facts and assumptions. *Myotis* 29 : 91-96.
- CHAPUISAT, M., P. DELACRETAZ, A. REYMOND, M. RUEDI, & O. ZUCHUAT. 1988. Biologie du Murin de Daubenton (*Myotis daubentoni*) en période de reproduction. *Le Rhinolophe* 5 : 10-11.
- CHAPUISAT, M. & M. RUEDI. 1993. Les chauves-souris dans le canton de Vaud: statut et évolution des populations. *Le Rhinolophe* 10 : 1-38.
- GAISLER, J., V. HANAK & J. DUNGEL. 1979. A contribution to the population ecology of *Nyctalus noctula* (Mammalia : Chiroptera). *Acta Sc. Nat. Brno* 13 (1) : 1-38.
- GEROUDET, P. 1961: Les Passereaux et ordres apparentés . I : du coucou aux corvidés. Delachaux & Niestlé, Neuchatel, 238 pp.
- GÜNTHER, E. & M. HELLMANN. 1998. Die Höhlen des Buntspechtes (*Picoïdes major*) von Fledermäusen nicht gefragt ? *Nyctalus (N.F.)* 6 (5) : 468-470.
- HELMER, W. 1983. Tree-dwelling Daubenton's bat (*Myotis Daubentoni*) near Nijmegen. *Lutra* 26 : 1-11.

- ISSARTEL G. 1999. Propositions de mesures pour une gestion sylvicole favorable aux chauves-souris forestières. D.I.R.E.N. Rhône-Alpes – C.O.R.A. Rapport d'étude. 9 pp.
- KIEFER, A. 1996. Grosse Abendsegler (*Nyctalus noctula*, Schreber 1774) durch Bienen (*Apis mellifera*) getötet. *Fauna Flora Rheinland-Pfalz* 21 : 174.
- LIMPENS, H. J. G. A. 1993. Bat-detectors in a detailed bat survey: a method. In : KAPTEYN K. (Ed.): Proceedings of the first European Bat Detector Workshop. Netherlands Bat Research Foundation, Amsterdam : 79-90.
- LIMPENS, H., K. MOSTERT & W. BONGERS. 1997. Atlas van de Nederlandse vleermuizen. K. N. N. V. Uitgeverij, Utrecht, 260 pp.
- LUSTRAT, P. 1991. Compte-rendu du 1^{er} séminaire européen de travail au bat detect, Gorssel (Hollande), 1-5 juillet 1991. In : Actes des 4^{èmes} Rencontres nationales chauves-souris, 1991 : 54-57.
- LUSTRAT, P. 1997 Hivernage de la Noctule commune (*Nyctalus noctula*) en Seine et Marne. *Arvicola* 9 (2) : 6.
- LUSTRAT, P. 1998. Les chauves-souris de la Forêt de Fontainebleau. *La Faune Sauvage, Bull. Assoc. des Amis de la Forêt de Fontainebleau* 1 : 26-28.
- MAYLE, B. A. 1990. A biological basis for bat conservation in British woodlands - a review. *Mammal Rev.* 20 (4) : 159-195.
- MENU, H. & J.B. POPELARD. 1987. Utilisation des caractères dentaires pour la détermination des Vespertilioninés de l'ouest européen. *Le Rhinolophe* 4 : 1-88.
- NICOLAS, N. 1988. Les chauves-souris de Bretagne. *Penn ar Bed* 125: 53-72.
- NICOLAS, N. & P. PENICAUD. 1993. Les chauves-souris en Bretagne: premier bilan. *Penn ar Bed* 150: 38-44.
- NOBLET, J. F. 1987. Les chauves-souris. Atlas visuel Payot, Lausanne, 62 pp.**
- NOBLET, J.F. 1983. La Pipistrelle de Nathusius (*Pipistrellus nathusii*) dans les Alpes françaises. In : Actes du 7^{ème} colloque francophone de mammalogie, Grenoble, 1983 : 137-141.
- PENICAUD, P. 1996. Protéger les chauves-souris en milieu naturel ou bâti. Groupe Mammalogique Breton, Sizun, 33 pp.
- PENICAUD, P. 1999 (à paraître). Chauves-souris arboricoles en Bretagne: prospections, protection des gîtes. In : Actes du 22^{ème} colloque francophone de mammalogie, Vannes, 1998.
- PENICAUD, P. 2000 (à paraître). Les fissures étroites, des gîtes attractifs pour les chauves-souris arboricoles : résultats de 7 années de prospection en Bretagne. In : Actes des 8^{èmes} Rencontres nationales chauves-souris S.F.E.P.M., Bourges, 1999.
- PIANTANIDA, A. 1994. Gestion sylvicole pour la protection des chiroptères. Ministère de l'Environnement – Direction générale de l'O.N.F. Rapport d'étude. 56 pp.
- POTTIER, T. 1992. Première colonie de reproduction de Noctule de Leisler (*Nyctalus leisleri*) en Seine Maritime (IGN 19-11), description et inventaire du site. *Le Petit Lérot* 41 : 10-14.
- RICHARDSON, P. 1985. Bats. Whittet Books, London, 128 pp.
- ROUE, S. G. 1999. Etat des connaissances. In : C.P.E.P.E.S.C. Franche-Comté & S.F.E.P.M. : Plan de restauration des chiroptères. 34 pp.
- SCHOBER, W. & E. GRIMMBERGER. 1991. Guide des chauves-souris d'Europe : biologie, identification, protection. Delachaux & Niestlé, Neuchatel, 225 pp.
- SCHOFIELD, H. W., F. GREENAWAY & C. J. MORRIS. 1997. Preliminary studies on Bechstein's bat. *The Vincent Wildlife Trust, Review of 1996* : 71-74.
- SCHWAAB, F. 1996. Etude des populations de chiroptères de la forêt de Romersberg. Parc nat. reg. de Lorraine. Rapport d'étude. 91 pp.
- SMITH, B.D.S. 1985. Co-habitation of two bat species in a single tree roost. *Newsletter of the Yorkshire Mammal Group* 5: 12-13.
- TILLON, L. 1999. Méthodologie d'étude des chauves-souris sur le massif forestier et le domaine présidentiel de Rambouillet. Première version. O.N.F., Division de Rambouillet. 10 pp.
- VAN DER WIJDEN, B., S. VERKEM, N. LUST & R. VERHAGEN. 2000 (à paraître). Importance du type de cavité et de la structure forestière pour la sélection de gîtes par les chauves-souris arboricoles. In : Actes des 8^{èmes} Rencontres nationales chauves-souris S.F.E.P.M., Bourges, 1999.
- WISSING, H. 1996. Winterquartiere des Grossen Abendseglers (*Nyctalus noctula* Schreber, 1774) in der Pfalz (BDR, Rheinland-Pfalz). *Fauna Flora Rheinland-Pfalz* 21 : 111-118.