

## L'offre en gîtes sylvestres des forêts bretonnes : analyse de l'occupation de gîtes par des colonies arboricoles de chauves-souris dans deux massifs domaniaux aux faciès contrastés

Thomas DUBOS\*, Arnaud LE HOUEDEC\*\*, Guy LE RESTE\*\*\*,  
Audrey FAVRE\*\*\*\* & Eric PETIT\*\*\*\*\*

**Résumé.** - Les connaissances sur la biologie et le comportement des chauves-souris arboricoles en Bretagne sont fragmentaires. L'objectif de cette étude est d'évaluer l'utilisation des milieux forestiers par les chiroptères pour améliorer nos connaissances et optimiser leur protection dans ce type d'habitats. Des données sur l'environnement et l'occupation de gîtes arboricoles ont été récoltées par radiopistage durant quatre années afin de répondre aux questions suivantes : Quels milieux forestiers fournissent la meilleure offre en arbres-gîtes pour les colonies de chauves-souris forestières? Comment maintenir et accroître l'offre en gîtes des forêts bretonnes pour les chauves-souris? Les résultats, équivalents dans ces deux forêts aux faciès contrastés, rejoignent les résultats d'études menées dans d'autres régions et d'autres contextes forestiers et mettent en avant l'importance du bois mort, mais aussi de la structuration, de la densité et de l'âge du peuplement sur l'offre en gîtes. Notre étude plaide donc, comme bien d'autres, en faveur de la conservation d'îlots de naturalité en surface et densité suffisamment importantes en forêt.

**Mots-clés.** - Chauves-souris ; Conservation ; Forêt ; Colonies de mise-bas ; Choix de l'habitat.

**Abstract.** - Knowledge of the biology and behaviour of tree-dwelling bats in Brittany is fragmentary. The aim of this study is to investigate how bats use forests in order to improve our ability to protect them in this habitat. For four years, occupancy and environmental data have been gathered through radiotracking in the forests of Saint-Aubin-du-Cormier (Ille-et-Vilaine) and Coat An Noz (Côtes d'Armor) with a view to answering the following questions: Which forest type offers the best conditions for bat roosts? How can the number of roosts be maintained or increased in forests in Brittany? Our results, which are essentially the same in the two forests, notwithstanding their profound differences, and are similar to results from other regions and forest types, indicate the importance of the amount of dead wood, as well as the structure, age, and density of forest stands, in determining the number of bat roosts in our forests. They reinforce the arguments for preserving a sufficiently extensive and dense cluster of undisturbed tracts in the forest in order to protect forest-dwelling bats.

**Key words.** - Bats ; Conservation ; Tree-dwelling bats ; Nursery ; Roost selection.

### INTRODUCTION

En Bretagne, les espaces boisés sont les milieux les plus riches en chauves-souris. Héritage d'une histoire chaotique (défrichement massif, exploitation pour le chauffage, les forges, enrésinement, tempêtes...), la forêt bretonne est aujourd'hui réduite à 13 % du territoire. De plus, elle est très morcelée et fortement enrésinée [IFN 2010]. Du fait de l'évolution de l'économie et des modes de vie, les pressions anthropiques s'accroissent rapidement (demande en bois de chauffage croissante, filières de sylviculture productivistes, projets éoliens forestiers...). A l'heure actuelle si, en Bretagne comme ailleurs sur le territoire français, la forêt progresse (peu), l'évolution des pratiques et notamment l'abattage des vieux et gros bois conduit à une érosion de la capacité d'accueil de nos forêts pour la biodiversité. Dans le cadre du Contrat Nature « chauves-souris de Bretagne » [BOIREAU 2011], les associations Groupe Mammalogique Breton et Bretagne Vivante – SEPNB et l'Office National des Forêts, avec l'appui de l'Université de Rennes 1, souhaitent apporter des éléments de réponse à la problématique d'une gestion forestière compatible avec la conservation des populations de chiroptères.

Les arbres-gîtes favorables aux chiroptères ont fait l'objet de plusieurs études en Europe durant les dernières années [ROUÉ & BARATAUD 1999, MESCHÉDE & HELLER 2003, TILLON 2008]. C'est loin d'être le cas des peuplements forestiers qui permettent l'établissement, l'existence, ou la multiplicité de ces gîtes sylvestres [ENTWISTLE *et al.* 1997, TILLON 2005].

L'objectif de la présente étude, conduite en Bretagne entre 2008 et 2011, est donc de connaître et de décrire l'environnement forestier des arbres-gîtes afin d'émettre des préconisa-

tions de gestion forestière favorables à l'accueil de colonies arboricoles de chauves-souris. En d'autres termes, nous cherchons à répondre à la question suivante : comment maintenir et accroître l'offre en gîtes de nos forêts bretonnes pour les chauves-souris ?

### MATÉRIEL ET MÉTHODES

#### SITES D'ÉTUDE

L'étude de l'offre en gîtes sylvestres des forêts bretonnes est basée sur un échantillonnage, durant quatre années (2008-2011), d'arbres-gîtes de chiroptères dans deux massifs domaniaux aux faciès très différents (Fig. 1) :

- le massif domanial de Saint-Aubin-du-Cormier (35) est

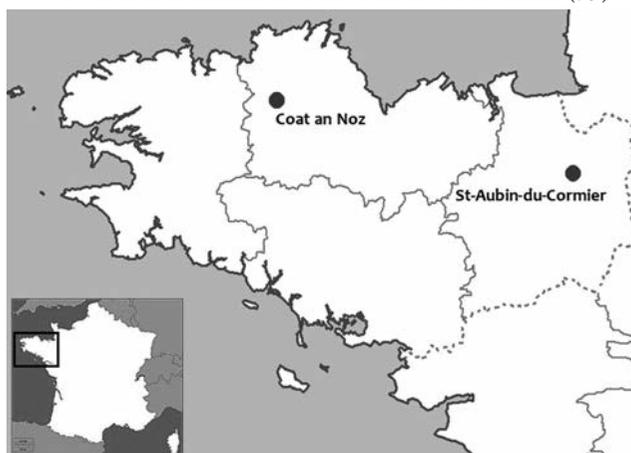


Figure 1. - Localisation des sites d'étude.

\*Groupe Mammalogique Breton, Maison de la rivière, 29 450 Sizun. thomas.dubos@gmb.asso.fr

\*\*Bretagne Vivante, 186 rue Anatole France - B.P. 63121, 29231 Brest cedex 3. arnaud.lehouedec@bretagne-vivante.org

\*\*\*Office National des Forêts, Agence régionale de Bretagne, 211, rue de Fougères - BP 70233, 35702 Rennes. guy.le-reste@onf.fr

\*\*\*\*Kerborgne, 56240 Calan. audrey.favre@hotmail.fr

\*\*\*\*\*Université de Rennes 1 / CNRS, UMR 6553 Ecobio, Station biologique, 35380 Paimpont. eric.petit@univ-rennes1.fr

une forêt de production de chênes sur sols riches de 843 ha, principalement conduite en futaie régulière,

- le massif de Coat an Noz (22) est une forêt de 795 ha héritée de l'industrie des forges, dans un relief marqué, sur des sols le plus souvent peu profonds, conduite en peuplements irréguliers.

Ce choix d'un recueil de données émanant de contextes très diversifiés a pour but de faciliter la transposition des conclusions de l'étude à un éventail aussi large que possible de typologies forestières.

#### ESPÈCES ÉTUDIÉES

Les espèces de chiroptères étudiées sont celles qui présentent à la fois les affinités arboricoles les plus marquées [MESCHEDE & HELLER 2003, TILLON 2008] et un poids moyen suffisant pour permettre le radiopistage :

- la Barbastelle d'Europe (*Barbastella barbastellus*)
- l'Oreillard roux (*Plecotus auritus*)
- le Murin de Natterer (*Myotis nattereri*)
- le Murin de Bechstein (*Myotis bechsteinii*)
- la Noctule de Leisler (*Nyctalus leisleri*)

#### MÉTHODE

La méthodologie repose sur la comparaison de l'environnement forestier autour des colonies sylvestres avec celui d'arbres échantillonnés aléatoirement dans les massifs constituant un lot témoin.

La détermination des lots témoins est permise par le quadrillage, sous le système d'information géographique (SIG) ArcView 9.0, des deux sites d'étude en mailles de 50 mètres de côté (3269 pour Coat an Noz et 3515 mailles pour Saint-Aubin-du-Cormier). Trente mailles, qui constituent les placettes témoins, sont tirées aléatoirement dans chaque site à l'aide de la fonction « sample » du logiciel R version 2.12.1. L'arbre-témoin est déterminé par les coordonnées géographiques du centre de la maille. Son environnement est ensuite décrit de la même manière que celui des arbres abritant des colonies sylvestres.

La localisation des colonies sylvestres d'espèces arboricoles est réalisée grâce au radiopistage d'individus des espèces ciblées, capturés au filet au sein des deux sites d'étude. Ces opérations sont conduites dans les deux massifs, chaque année, de 2008 à 2011, entre mai et août.

Les individus suivis sont équipés d'émetteurs (fabrication Holohils), de poids inférieur à 6 % du poids de l'animal, fixés sur leur dos à l'aide d'une colle chirurgicale (SkinBond ou VetBond). Ils sont suivis par la méthode de la radio-localisation afin de déterminer le gîte diurne qu'ils occupent à l'aide de récepteurs (Tittley Regal 2000, Telonics TR4, Yupiteru MVT-7300EU) et d'antennes (Tittley-Yagi 3 éléments, Tittley-Omnidirectionnelle de toit, et Telonics RA-2A 2 éléments).

Les localisations diurnes des animaux sont relevées quotidiennement durant toute la période de vie des émetteurs (1 à 21 jours). Les signaux demeurant actifs plus de cinq jours au niveau d'un arbre mais dont la concordance avec le stationnement de l'animal n'est pas vérifiée par une sortie de gîte (possibilité de décollement de l'émetteur par exemple) voient leur durée de suivi dans le dernier gîte visité ramenée à cinq jours. Les gîtes occupés sont géo-localisés et décrits, de même que leur environnement. En forêt domaniale, les arbres sont marqués d'un triangle bleu (pointe en bas), pour garantir leur

conservation (la marque est à renouveler dans le temps pour qu'elle soit pérenne). Le nombre d'occupants du gîte est occasionnellement déterminé (dans la cavité ou en sortie de gîte) quand les conditions de visibilité, d'accessibilité et de personnel disponible le permettent. En l'absence de contrôle à vue du type d'occupation des gîtes découverts, celui-ci est déterminé ainsi :

- gîte d'une colonie de mise-bas : tout gîte fréquenté par un groupe de femelles dont la période d'occupation par une femelle suivie en fin de gestation ou en début de lactation a dépassé 7 jours consécutifs

- gîte d'une colonie de femelles : tout gîte fréquenté par une femelle suivie (sans que le nombre total d'individus au gîte ne soit déterminé) durant plus de 3 jours consécutifs ou tout gîte fréquenté ponctuellement par plusieurs individus dont une femelle suivie, à l'exception des colonies de mise-bas.

Les autres types de gîtes découverts (individus isolés, gîtes de mâles...) ne sont pas exploités dans l'analyse comparative entre environnement des colonies sylvestres et environnement des arbres-témoins.

Les variables descriptives de l'environnement forestier sont choisies au vu des paramètres les plus déterminants mentionnés dans la bibliographie [MESCHEDE & HELLER 2003, TILLON 2005]. Elles sont relevées dans un rayon approximatif de 30 mètres autour de l'arbre-témoin ou de l'arbre accueillant la colonie. L'aire d'environ 0,3 ha ainsi déterminée est décrite par des travaux antérieurs [TILLON 2005] comme la zone d'influence de l'environnement forestier sur les gîtes sylvestres. Les variables renseignées sont au nombre de onze :

- la structure du peuplement (quatre modalités : futaie régulière, futaie irrégulière, taillis sous futaie et taillis) ;
- l'âge de la strate dominante du peuplement (quatre classes : 0 à 20 ans, 20 à 40 ans, 40 à 80 ans et plus de 80 ans) ;
- l'essence d'arbre principale du peuplement (10 modalités) ;
- l'essence d'arbre secondaire du peuplement (12 modalités) ;
- la hauteur de la strate dominante du peuplement, mesurée en mètres à l'aide d'un dendromètre ;
- la surface terrière du peuplement, mesurée en m<sup>2</sup>/ha à l'aide d'un relascope (la surface terrière permet d'apprécier la surface occupée par la section des troncs d'arbres à 1,30 m pour une surface d'un hectare, elle mesure donc une combinaison de deux paramètres : le volume et la densité des tiges) ;
- la distance à la lisière la plus proche, en mètres ;
- l'encombrement du sous-étage (densité du couvert arboré/arbustif sous les houppiers) du peuplement (quatre classes : absence de sous-bois, sous-bois peu encombré, sous-bois moyennement encombré, sous-bois très encombré) ;
- la taille moyenne des bois du peuplement, mesurée en cm selon la formule suivante :  $tdb = PB \times 15 + BM \times 35 + GB \times 55 + TGB \times 75$  où PB est la proportion de petits bois (tiges de moins de 27,5 cm de diamètre à 1,30 m de haut), BM la proportion de bois moyens (tiges de 27,5 à 47,5 cm de diamètre), GB la proportion de gros bois (tiges de 47,5 à 67,5 cm de diamètre) et TGB la proportion de très gros bois (tiges de plus de 67,5 cm de diamètre) dans la placette ;
- la pente de la placette, déterminée par la lecture des courbes de niveau par cartographie sous SIG ;
- la quantité de bois mort dans la placette, déterminée selon la formule suivante :  $bm = BM_{sol} + BM_{ped} + BD$  où  $BM_{sol}$  est la présence de bois mort au sol (présence = 1 /

absence = 0), BM<sub>piéd</sub> est la présence de bois mort sur pied (si très gros bois morts sur pied = 4 / si gros bois morts sur pied = 3 / si bois moyen morts sur pied = 2 / si petits bois morts sur pied = 1 / si absence = 0) et BD est la présence de bois déperissants (présence = 1 / absence = 0). Cette formule permet d'accorder plus d'importance aux bois morts potentiellement fonctionnels pour les chiroptères qu'aux petits bois et aux bois mort au sol.

D'autre part, la dénomination des placettes, la présence de colonies sylvestres ou non (placettes témoins) et le site d'étude (Coat an Noz ou Saint-Aubin-du-Cormier) sont renseignés.

Le suivi des animaux radiopistés et la découverte des gîtes occupés (sylvestres ou non) nous conduisent à relever également de nombreuses informations en plus des variables d'environnement forestier spécifiquement visées dans le plan d'échantillonnage de cette étude :

- espèce, sexe, âge, état reproductif et biométrie des individus suivis,
- type de gîte occupé (bâti/sylvestre) et distance au point d'eau le plus proche,
- essence, état (vivant/déperissant/mort), hauteur, diamètre et classe d'âge de l'arbre-gîte,
- hauteur, dimensions, origine, emplacement, orientation de la cavité sylvestre occupée,
- nombre d'occupants, type d'occupation (colonie de femelles / colonie de mise-bas / individu isolé), nombre de périodes d'occupations, durée de l'occupation, et dates de l'occupation pour tous les gîtes découverts.

Ces résultats « annexes » sont traités de manière succincte à la suite du travail d'analyse des données d'environnement forestier des colonies sylvestres.

Pour répondre à notre objectif qui vise à déterminer les facteurs favorables à la présence des colonies sylvestres de chiroptères au sein d'un milieu forestier, nous choisissons d'analyser nos données par régression logistique (loi de probabilité binomiale). Celle-ci est conduite sous la forme d'un modèle linéaire généralisé (GLM) réalisé à l'aide du logiciel R. Etant donné le nombre de variables explicatives, un modèle est construit avec les variables qui présentent des différences significatives entre les deux lots (colonies et témoin). Ce modèle est ensuite simplifié en utilisant le critère d'information d'Akaike (AIC).

Cette analyse est réalisée pour les deux sites confondus, et pour chacun des sites indépendamment. L'analyse commune doit permettre de dégager des conclusions globales et facilement transposables aux autres forêts bretonnes compte-tenu de la diversité de faciès forestiers dont sont issues les données. Les analyses par site peuvent, elles, mettre en lumière des particularités locales ou aider à l'interprétation plus fine des résultats communs.

Les analyses sont conduites sur l'ensemble des colonies sylvestres découvertes, toutes espèces confondues. En effet le nombre de colonies sylvestres découvertes par espèce est trop réduit pour que ces résultats soient traités de manière dissociée. Là encore ce traitement commun est intéressant en vue d'établir des conclusions de portée générale, plus facilement transposables aux chiroptères arboricoles dans leur ensemble. On y perd par contre en finesse d'analyse et les différences interspécifiques dans les comportements arboricoles ne peuvent être révélées.

Site d'étude	Nombre d'individus radiopistés	Nombre de jours de suivi	Nombre de relevés de position diurne	Nombre de gîtes découverts	dont gîtes arborés	dont colonies sylvestres de femelles
Coat an Noz	33	104	358	60	48	27
Barbaste d'Europe	16		166	34	28	14
Oreillard roux	9		114	18	16	12
Murin de Natteux	8		78	8	4	7
St-Aubin du Cormier	21	118	206	26	26	24
Barbaste d'Europe	14		135	17	17	15
Oreillard roux	5		50	6	6	6
Murin de Bechstein	7		10	2	2	2
Société de Lorient	1		11	1	1	1
Total	54	222	564	86	74	51

Tableau 1. - Résultats de l'échantillonnage des colonies sylvestres par le radiopistage.

## RÉSULTATS

Durant les quatre années de ce programme, grâce à plus de 100 participants, 54 individus ont été radiopistés, parmi lesquels 40 ont fréquenté des gîtes sylvestres (Tab. 1).

### COMPARAISON DE L'ENVIRONNEMENT DES COLONIES SYLVESTRES (N=51) AVEC CELUI DES ARBRES-TÉMOINS (N=60) PAR GLM POUR L'ENSEMBLE DES DONNÉES DES DEUX FORÊTS

Prises une à une, les variables qui présentent des différences significatives entre le lot témoin et l'environnement des colonies sylvestres sont la structure ( $p < 0,01$ ), l'âge ( $p < 0,001$ ), la hauteur ( $p < 0,001$ ), l'essence principale ( $p < 0,01$ ) et l'essence secondaire des peuplements ( $p < 0,001$ ) ainsi que l'encombrement du sous-étage ( $p < 0,05$ ), la surface terrière ( $p < 0,001$ ) et la quantité de bois mort présent ( $p < 0,001$ ). A l'inverse, la proximité de la lisière, la pente, et la taille des bois ne sont pas discriminantes dans l'analyse des deux forêts confondues.

Un modèle linéaire permettant de prendre en compte l'ensemble des variables explicatives montrant des différences entre les deux lots est alors construit, et, selon la procédure de minimisation du critère d'AIC, le modèle minimal retenu contient les variables suivantes (mais pas leurs interactions) : l'âge, la structure, et l'essence secondaire des peuplements, ainsi que l'encombrement du sous-étage, la quantité de bois mort et la surface terrière.

En définitive l'expression du modèle minimal permet d'identifier que :

- les peuplements âgés (plus de 80 ans) sont les plus propices à l'accueil de colonies sylvestres (Fig. 2),
- la futaie irrégulière est nettement plus favorable à la présence de colonies arboricoles que le taillis sous futaie ou la futaie régulière, eux-mêmes plus accueillants que le taillis pur (Fig. 3),
- la monoculture (absence d'essence secondaire des peuplements) est clairement défavorable à l'accueil de colonies

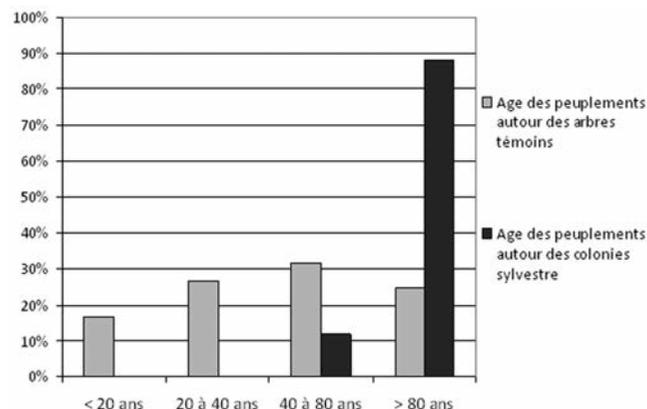


Figure 2. - Distribution des arbres étudiés dans les deux forêts selon l'âge des peuplements de leur environnement.

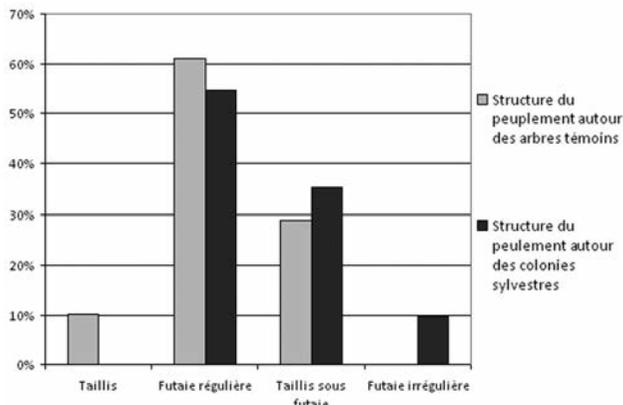


Figure 3. - Distribution des arbres étudiés dans les deux forêts selon la structure des peuplements de leur environnement.

sylvestres,

- les habitats forestiers aux sous-étages relativement encombrés sont les plus propices à accueillir des colonies arboricoles, l'absence de sous-bois ou à l'inverse un encombrement excessif exercent un effet négatif (Fig. 4),
- les milieux forestiers avec une surface terrière importante sont plus favorables à l'accueil de colonies sylvestres (Fig. 5),
- la présence de bois mort exerce un effet favorable sur la présence de colonies arboricoles au sein d'un environnement forestier (Fig. 6).

COMPARAISON DE L'ENVIRONNEMENT DES COLONIES SYLVESTRES (N=27) AVEC CELUI DES ARBRES-TÉMOINS (N=30) PAR GLM POUR LA FORÊT DE COAT AN NOZ

Les résultats obtenus par l'analyse des données collectées au sein de la forêt de Coat an Noz seule sont en grande partie conformes aux résultats de l'analyse globale conduite sur les deux massifs confondus. Nous nous attachons ici à présenter les particularités de ce site d'étude.

Les variables significatives sont les mêmes que celles révélées par l'analyse globale, à la différence près que la taille des bois est significativement ( $p < 0,05$ ) différente entre l'environnement des colonies sylvestres et le lot témoin.

La structure et l'âge des peuplements ainsi que la surface terrière revêtent, ici encore, plus d'importance dans la ségrégation de l'environnement des colonies sylvestres vis-à-vis des placettes témoins puisqu'elles sont les seules variables retenues par les procédures de minimisation par l'AIC.

Ce modèle révèle néanmoins une légère différence avec

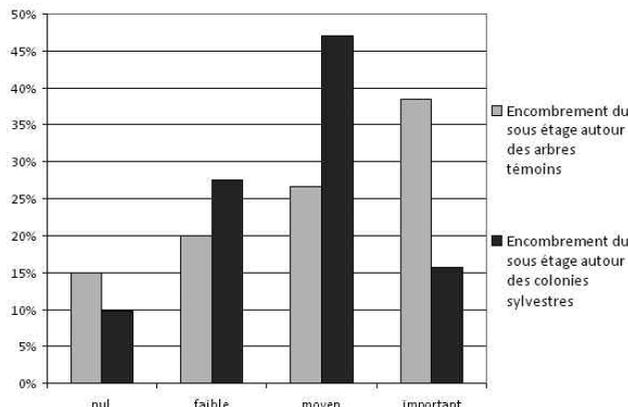


Figure 4. - Distribution des arbres étudiés dans les deux forêts selon l'encombrement du sous-étage.

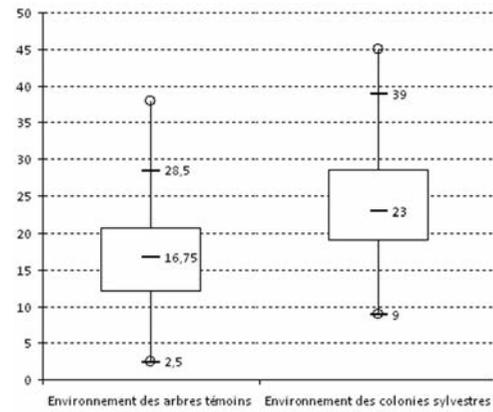


Figure 5. - Boîte à moustaches montrant les surfaces terrières mesurées autour des arbres-témoins et des colonies sylvestres décrits dans les deux forêts. Les chiffres indiquent les valeurs médianes et leur intervalle de confiance à 99%.

l'analyse globale dans l'effet des différentes structures des peuplements forestiers. En effet, pour la forêt de Coat an Noz en particulier, nous observons que, si le taillis pur est toujours défavorable à l'établissement de colonies sylvestres, la futaie irrégulière n'est pas, cette fois-ci, nettement plus favorable que le taillis sous futaie (valeur d'« estimate » relativement proche) (Fig. 7). L'âge des peuplements (plus de 80 ans nettement favorable) et la surface terrière (plus élevée dans l'environnement des colonies arboricoles) se comportent de la même façon que dans l'analyse globale.

COMPARAISON DE L'ENVIRONNEMENT DES COLONIES SYLVESTRES (N=24) AVEC CELUI DES ARBRES-TÉMOINS (N=30) PAR GLM POUR LA FORÊT DE SAINT-AUBIN-DU-CORMIER

Les résultats obtenus par l'analyse des données collectées au sein de la forêt de St-Aubin du Cormier seule demeurent en grande partie conformes aux résultats de l'analyse globale conduite sur les deux massifs confondus, mais présentent un peu plus de particularités encore que Coat an Noz.

Les variables significatives sont pour beaucoup les mêmes que celles révélées par l'analyse globale, mais la taille des bois de l'environnement des colonies sylvestres et du lot témoin sont significativement différentes ( $p < 0,001$ ). A l'inverse la structure des peuplements, l'encombrement du sous-étage et la surface terrière ne présentent pas dans ce massif de caractéristiques particulières autour des arbres-gîtes identifiés.

La hauteur des peuplements et la quantité de bois mort sont

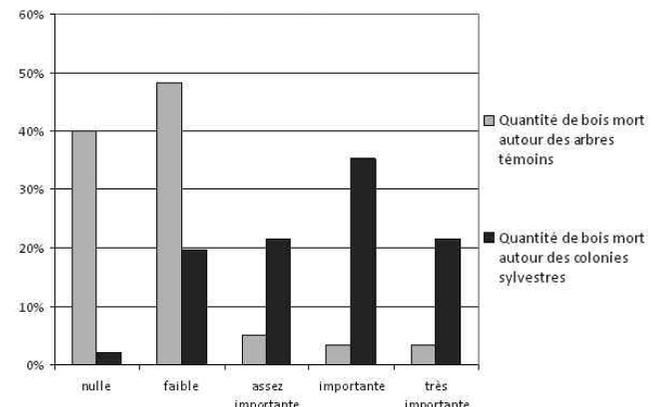


Figure 6. - Distribution des arbres étudiés dans les deux forêts selon l'encombrement du sous-étage.

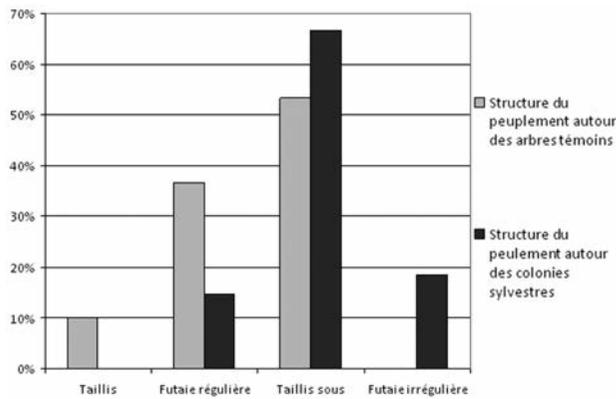


Figure 7. - Distribution des arbres étudiés à Coat an Noz selon la structure des peuplements de leur environnement.

les paramètres les plus déterminants dans la ségrégation de l'environnement des colonies sylvestres de Saint-Aubin-du-Cormier vis-à-vis des placettes témoins puisqu'elles sont les seules variables retenues par les procédures de minimisation du critère d'AIC.

Ces analyses révèlent que, dans la forêt de Saint-Aubin-du-Cormier, les colonies sylvestres s'établissent au sein de peuplements forestiers élevés (Fig. 8). La quantité de bois mort (plus élevée autour des arbres-gîtes) présente le même effet que dans l'analyse globale.

COMPORTEMENTS ARBORICOLES ET CARACTÉRISTIQUES DES GÎTES SYLVESTRES

Comme indiqué précédemment, la recherche de colonies sylvestres par radiopistage permet la collecte de nombreuses informations en plus des données d'environnement forestier spécifiquement visées par notre protocole d'étude.

Arbres-gîtes

L'essence des 71 arbres où nous avons localisé des gîtes est relevée (les gîtes de Murin de Bechstein et de Noctule de Leisler, trop peu nombreux, ne sont pas retenus dans l'analyse). Les résultats montrent une préférence des animaux pour les feuillus, notablement pour les chênes (Tab. 2). En effet, les arbres-gîtes identifiés dans les deux massifs sont à 97 % des feuillus, cette proportion atteint même 100% pour les arbres où la mise-bas a été établie. Les chênes sont largement préférés (76% de tous les arbres-gîtes), devant le Hêtre (20 %) pour lequel le contexte forestier local est déterminant (30 % à Coat an Noz contre 0% à Saint-Aubin-du-Cormier).

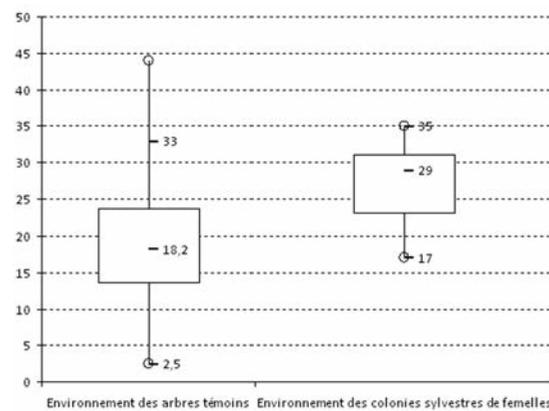


Figure 8. - Boîte à moustaches présentant les hauteurs des peuplements mesurées autour des arbres-témoins et des colonies sylvestres décrits dans la forêt de Saint-Aubin-du-Cormier. Les chiffres indiquent les valeurs médianes et leur intervalle de confiance à 99%.

Les relevés de l'état des arbres accueillant les individus suivis montrent que les gîtes sylvestres sont principalement établis dans des arbres vivants (83 %), et même exclusivement dans le cas des colonies de mise-bas (100%). Les arbres dépérissants ou morts n'accueillent que des gîtes de Barbastelle d'Europe (29% des gîtes sylvestres occupés par cette espèce).

Le diamètre des arbres-gîtes est variable en fonction du contexte sylvicole (différence entre Coat an Noz et Saint-Aubin-du-Cormier), mais demeure généralement important (46 cm ± 2, moyenne ± erreur standard). Les colonies de mise-bas semblent s'établir dans des arbres plus gros (60 cm ± 3) que ceux occupés par les simples colonies de femelles (39 cm ± 3).

D'autre part, les gîtes sylvestres hébergeant des colonies de mise-bas semblent en moyenne moins éloignés des points d'eau (391 m ± 65) que les autres arbres-gîtes (512 m ± 51). Par exemple, l'éloignement moyen de l'eau est de 346 m (± 91) pour les colonies sylvestres de mise-bas de Barbastelle d'Europe, espèce pour laquelle nous disposons du plus grand échantillon (N=45), alors qu'il est en moyenne de 630 m (± 72) pour les autres gîtes sylvestres. Cette espèce semble, par ailleurs, établir ses gîtes arboricoles en moins grande proximité avec l'eau (576 m ± 63) que l'Oreillard roux et le Murin de Natterer (360 m ± 50).

Cavités sylvestres

Les cavités sylvestres accueillant les animaux sont décrites (Tab. 3). Elles se situent en général plutôt en hauteur (9,0 m ± 0,68 en moyenne), même si ces hauteurs, comme celles des arbres, dépendent du contexte sylvicole (différence entre Coat

Arbre-Gîtes	Sites			Espèces			Statut de l'occupation			
	Ensemble	Coat an Noz	St-Aubin du Cormier	Barbastelle d'Europe	Murin de Natterer	Oreillard roux	Colonie de mise-bas	Colonie de femelles	Individus isolés	Indéterminé
Essence feuillue	97%	98%	96%	100%	75%	95%	100%	93%	100%	100%
Essence résineuse	3%	2%	4%	0%	25%	5%	0%	7%	0%	0%
Chêne spp (sessile et pédonculé)	76%	66%	96%	83%	50%	64%	93%	67%	100%	77%
Hêtre	20%	30%	0%	17%	25%	27%	7%	23%	0%	23%
Merisier	1%	2%	0%	0%	0%	5%	0%	3%	0%	0%
Sapin de Douglas	1%	0%	4%	0%	0%	5%	0%	3%	0%	0%
Cyprès de Lawson	1%	2%	0%	0%	25%	0%	0%	3%	0%	0%
Arbre vivant	83%	77%	96%	71%	100%	100%	100%	80%	0%	81%
Arbre dépérissant	6%	9%	0%	10%	0%	0%	0%	3%	0%	12%
Arbre mort	11%	15%	4%	19%	0%	0%	0%	17%	100%	8%
Diamètre de l'arbre (en cm)	46	39	58	44	33	50	60	39	15	45
Eloignement de l'eau (en mètres)	488	565	337	576	338	352	391	533	350	494

Tableau 2. - Description des arbres-gîtes découverts dans les forêts de Coat an Noz et de St-Aubin du Cormier.

Cavités sylvestres occupées	Sites			Espèces			Statut de l'occupation				Etat de l'arbre		
	Ensemble	Coat an Noz	St-Aubin du Cormier	Barbastelle d'Europe	Murin de Natterer	Oreillard roux	Colonie de mise-bas	Colonie de femelles	Individus isolés	Indéterminé	Dépérissant	Mort	Vivant
<b>Origine de la cavité :</b>													
Blessure	15%	12%	22%	14%	0%	17%	15%	12%	0%	19%	0%	0%	19%
Climatique	42%	40%	44%	40%	75%	44%	46%	48%	0%	33%	0%	0%	52%
Ecorce décollée	22%	26%	11%	34%	0%	6%	0%	28%	100%	24%	75%	100%	4%
Loge de Pic	12%	7%	22%	3%	25%	17%	23%	8%	0%	10%	0%	0%	15%
Soudure entre branches et/ou troncs	10%	14%	0%	9%	0%	17%	15%	4%	0%	14%	25%	0%	10%
Cavité sur branche	18%	19%	16%	19%	0%	17%	15%	4%	0%	38%	0%	0%	22%
Cavité sur charpentièrre	16%	14%	21%	14%	25%	22%	38%	12%	0%	10%	0%	0%	20%
Cavité sur tronc	66%	67%	63%	67%	75%	61%	46%	85%	100%	52%	100%	100%	57%
Hauteur moyenne de la cavité (en m)	9,02	7,13	13,93	8,23	9,75	9,06	12,25	7,91	3,00	8,58	3,33	4,60	9,87
<b>Orientation de la cavité</b>													
Double	11%	16%	0%	14%	50%	0%	9%	9%	0%	17%	33%	0%	11%
Est	26%	37%	0%	21%	50%	35%	9%	30%	0%	33%	33%	0%	29%
Nord	17%	8%	40%	17%	0%	12%	9%	26%	0%	11%	0%	20%	18%
Ouest	25%	16%	47%	21%	0%	35%	55%	13%	0%	22%	0%	40%	24%
Sud	21%	24%	13%	28%	0%	18%	18%	22%	100%	17%	33%	40%	18%

Tableau 3. - Description des cavités sylvestres occupées par des chiroptères dans les forêts de Coat an Noz et de St-Aubin du Cormier.

an Noz et Saint-Aubin-du-Cormier). La hauteur des gîtes ne présente pas de différence notable selon les espèces de chiroptères. En revanche, quelle que soit l'espèce, les colonies de mise-bas sont établies dans des cavités plus élevées (12,25 m ± 1,47) que les autres gîtes (8,10 m ± 0,72).

L'état des arbres semble également conditionner la hauteur des gîtes occupés : 4,13 m ± 0,83 de haut pour les gîtes sur arbres dépérissants ou morts contre 9,87 m ± 0,72 dans le cas d'arbres vivants ; cette observation est cohérente avec le fait que les houppiers des arbres morts sont parfois réduits ou absents.

Les cavités occupées sont principalement d'origine climatique (42%). Les écorces décollées constituent également une bonne part des cavités découvertes, mais de manière spécifique à la Barbastelle d'Europe (34% des arbres occupés par cette espèce). Mentionnons néanmoins, que, pour cette espèce, aucun des gîtes de mise-bas découvert n'est localisé sous une écorce décollée. D'autre part, les cavités fréquentées dans les arbres morts ou dépérissants sont presque exclusivement constituées d'écorces décollées (92%), alors que ce type de cavités n'est que très peu recensé sur les arbres vivants (4%).

Les deux tiers (66%) des cavités occupées par des chiroptères sont situés sur le tronc (et même 100% des écorces décollées). Cependant cette proportion tombe à 46 % dans le cas des gîtes de mise-bas, 38 % de ces cavités étant plus particulièrement recensées sur des branches dites « charpentières » (grosses branches à la base du houppier). Dans le cas particulier du Murin de Bechstein, non traité ici, signalons que les six colonies de mise-bas recensées dans le département d'Ille et Vilaine à ce jour sont toutes localisées dans des loges de pic sur tronc (Le Houedec, com. pers.).

### Comportement des chauves-souris

Les relevés quotidiens des animaux suivis au gîte nous permettent d'accumuler un grand nombre de données sur le comportement des chauves-souris. Seuls les individus ayant bénéficié d'au moins 7 jours de suivi, soit 36 des 54 chauves-souris radiopistées, sont retenus dans les résultats présentés ci-dessous.

La durée moyenne d'occupation d'un gîte sylvestre par les individus suivis est de 4 jours. Les animaux semblent plus mobiles en mai et en août (2,71 jours/gîte arboré ± 0,42) qu'en juin et en juillet (5,72 jours/gîte arboré ± 0,76), période de mise-bas et des premiers jours d'élevage des jeunes. Confirmant cette observation, la durée d'occupation moyenne des gîtes de mise-bas (10,57 jours ± 0,83) est largement plus élevée que la durée d'occupation moyenne des autres gîtes sylvestres (2,65 jours ± 0,28). Les femelles fréquentent également des gîtes moins éloignés les uns des autres en période d'allaitement qu'en période de gestation ou de fin de lactation (Tab. 4).

L'occupation des gîtes bâtis semble plus répandue en période de gestation (71 % des femelles gestantes). Les femelles seraient plus arboricoles après la mise-bas (87,5 % des femelles allaitantes et jusqu'à 100 % des femelles en fin de lactation) (Tab. 4).

On ne note pas de variabilité interspécifique. Ni la proportion des individus fréquentant des gîtes arborés ou bâtis, ni le nombre de gîtes visités ni leur durée d'occupation ne semblent réellement différer entre Barbastelle d'Europe et Oreillard roux. Faute d'individus suivis en nombre suffisant, aucun enseignement ne peut être tiré sur les comportements du

Groupe d'individus	proportion des individus à avoir occupé des gîtes sylvestre	proportion des individus à avoir occupé des gîtes bâtis	durée moyenne des périodes d'occupation d'un même	Nombre moyen de gîte arboré fréquenté par jour de	Nombre moyen de gîtes bâtis fréquentés par jour de	Distance moyenne entre gîtes successifs fréquentés	Moyenne de la distance parcourue entre gîtes successif par jours de suivi
mâles toutes espèces (N=4)	75,0%	50,0%	3,46 ± 2,85	0,31 ± 0,10	0,06 ± 0,03	237,50 ± 288,04	107,33 ± 233,49
femelles toutes espèces (N=32)	74,0%	38,0%	6,60 ± 0,75	0,13 ± 0,03	0,04 ± 0,01	346,63 ± 90,68	116,47 ± 35,60
femelles gestantes toutes espèces (N=17)	47,0%	71,0%	6,98 ± 0,86	0,13 ± 0,04	0,05 ± 0,00	320,41 ± 41,75	145,85 ± 18,55
femelles allaitantes toutes espèces (N=8)	87,5%	12,5%	9,25 ± 1,64	0,10 ± 0,04	0,01 ± 0,03	3,00 ± 292,18	0,25 ± 127,00
femelles en fin de lactation toutes espèces (N=4)	100,0%	50,0%	2,05 ± 3,57	0,24 ± 0,04	0,04 ± 0,02	471,50 ± 125,53	193,50 ± 74,05
Barbastelle d'Europe (N=20)	80,0%	40,0%	6,03 ± 1,12	0,16 ± 0,03	0,05 ± 0,02	502,70 ± 142,78	168,98 ± 68,83
Oreillard roux (N=9)	89,0%	33,0%	4,24 ± 1,18	0,17 ± 0,03	0,03 ± 0,00	162,11 ± 48,15	71,11 ± 18,20
Murin de Natterer (N=5)	40,0%	80,0%	9,13 ± 0,68	0,09 ± 0,01	0,07 ± 0,00	88,17 ± 55,07	22,80 ± 4,30
Murin de Bechstein (N=1)	100,0%	0,0%		0,20	0,00	24,00	2,00
Noctule de Leiselt (N=1)	100,0%	0,0%		0,09	0,00	0,00	0,00
individu anthropophile (N=15)			6,12 ± 1,27			621,60 ± 176,74	224,32 ± 88,61
individu non anthropophiles (N=21)			6,34 ± 0,87			129,43 ± 37,85	37,69 ± 16,42

Tableau 4. - Comportements des chauves-souris radiopistées dans les forêts de Coat an Noz et de St-Aubin du Cormier.

Murin de Bechstein (un seul individu suivi), de la Noctule de Leisler (un seul individu suivi) ou du Murin de Natterer (3 des 5 individus suivis ont fréquenté le même gîte bâti durant la même période).

Concernant les distances parcourues, la Barbastelle d'Europe fait des trajets bien plus importants entre ses différents gîtes successifs que les autres espèces. Les individus qui fréquentent des gîtes bâtis paraissent plus mobiles dans l'espace que les individus strictement arboricoles : ils parcourent en effet des distances plus grandes entre leurs différents gîtes.

Quant à la fidélité au gîte, nous constatons, à plusieurs occasions, la fréquentation renouvelée de certains gîtes sylvestres d'une année sur l'autre, de même que la fidélité à un réseau de gîtes (zone avec plusieurs gîtes visités dans un périmètre rapproché) d'une année sur l'autre. Ces observations concordent avec celles déjà réalisées lors d'études pluriannuelles en forêt sur la Barbastelle d'Europe [HILLEN *et al.* 2010, RUSSO *et al.* 2005, GMN 2004 et 2007] ou le Murin de Natterer [SMITH & RACEY 2005].

## DISCUSSION

### QUELS MILIEUX FORESTIERS FOURNISSENT LA MEILLEURE OFFRE EN GÎTES ARBORICOLES POUR LES COLONIES DE CHIROPTÈRES ?

Pour les chauves-souris forestières, l'accès à un réseau de gîtes sylvestres approprié est vital. En effet celui-ci doit leur procurer, durant tout ou partie de leur cycle annuel, une protection contre les éléments, un microclimat stable, une protection envers les prédateurs, un espace pour créer une colonie, et un lieu d'interactions sociales, voire de mise-bas [MESCHEDÉ & HELLER 2003]. S'il apparaît évident que des chiroptères ne peuvent gîter dans un arbre qu'à partir du moment où ce dernier possède des cavités propices à l'établissement et au bon fonctionnement d'une colonie, une question essentielle se pose : quels sont les facteurs qui induisent la présence d'arbres disposant de cavités favorables à l'accueil de colonie de chauve-souris au sein d'un habitat forestier ?

### PENTE ET PROXIMITÉ DE LA LISIÈRE

Nos analyses montrent que, quels que soient les échantillons traités (Coat an Noz, St-Aubin du Cormier ou ensemble des deux massifs), la proximité d'une lisière ou la pente n'interviennent pas dans la discrimination de l'environnement des colonies avec l'environnement forestier témoin. Les lisières forestières sont souvent décrites comme favorables aux chauves-souris. Mais ce paramètre semblerait plus attractif pour la circulation ou l'alimentation des chiroptères que pour l'établissement de colonies sylvestres. En effet, nos résultats confirment ceux antérieurs de DURIEZ [1999] en forêt primaire de Bialowieza (Pologne) ou de TILLON [2005] en forêt domaniale de Rambouillet (région parisienne) qui ne relèvent pas d'effet significatif de la distance à la lisière sur la présence d'arbres-gîtes occupés. Notre hypothèse de départ suggère également que la pente, facteur rarement exploité dans les travaux antérieurs, peut intervenir dans l'offre en gîtes sylvestres d'un habitat forestier. Les contraintes mécaniques subies par les arbres et leur exposition aux intempéries est plus importante dans les pentes. Nous avons dès lors imaginé que l'offre en cavités exploitables par les chiroptères puisse être plus importante dans les forêts de pente. Nos résultats ne permet-

tent pas de confirmer cette hypothèse, y compris pour le site de Coat an Noz où le relief est très marqué. La pente et la proximité d'une lisière ne semblent pas intervenir sur l'offre en gîtes pour les chiroptères des forêts bretonnes.

### AGE DES PEUPEMENTS

L'âge des peuplements est significativement plus important autour des colonies sylvestres qu'ailleurs en forêt. Les colonies sylvestres découvertes ne sont jamais situées au sein de peuplements de moins de 40 ans, et presque toujours (88%) au sein de peuplements de classe d'âge supérieure à 80 ans. L'âge des peuplements (ou l'âge de la strate dominante des peuplements dans le cas de traitements irréguliers) est donc bien déterminant pour l'offre en gîtes sylvestres dans nos sites d'étude. DURIEZ [1999] mentionne également un effet positif de l'âge des peuplements sur la quantité de gîtes arboricoles dans la forêt de Bialowieza, résultat corrélé avec l'effet positif parfois mentionné [KANUCH 2005, TILLON 2008] de l'âge de l'arbre sur la présence de gîtes occupés par des chiroptères. Ces résultats plaident en faveur du vieillissement des peuplements forestiers.

### STRUCTURE DES PEUPEMENTS

La structure des peuplements présente, dans tous les cas de figure, des différences significatives entre l'environnement des colonies sylvestres découvertes et l'environnement des arbres-témoins. Ce critère est même l'un des plus déterminants de cette ségrégation dans l'analyse globale et dans l'analyse des seuls résultats de Coat an Noz. Dans les deux cas, la futaie irrégulière est la structure qui est la plus favorable à la présence de colonies sylvestres alors que le taillis pur est clairement impropre à leur installation. Les résultats sont moins contrastés pour la futaie régulière ou le taillis sous futaie qui demeurent plus favorables à l'établissement des colonies que le taillis pur, mais présentent des différences selon que l'on considère le seul site de Coat an Noz ou l'ensemble des données. En effet à Coat an Noz, l'effet positif du taillis sous futaie se dégage presque aussi nettement que celui de la futaie irrégulière vis-à-vis de la futaie régulière et du taillis pur. Pour l'analyse des deux massifs confondus, par contre, le taillis sous-futaie n'est pas sensiblement plus attractif que la futaie régulière. De manière synthétique on peut donc indiquer que les structures irrégulières (taillis sous futaie, et futaie irrégulière) sont plus propices à la présence de colonies arboricoles que les structures régulières (surtout le taillis pur). Par ailleurs, cet effet ne peut logiquement s'exprimer que dans les forêts disposant d'une hétérogénéité structurelle suffisante et donc de surfaces non négligeables gérées de manière irrégulière. En effet la différence constatée entre Coat an Noz et Saint-Aubin-du-Cormier s'explique par la quasi absence de structures irrégulières dans l'échantillonnage de ce dernier massif, que ce soit dans l'environnement des arbres-témoins ou dans celui des colonies. Le caractère favorable des structures forestières irrégulières pour les chauves-souris est mentionné dans la bibliographie, mais il s'agit généralement d'un effet sur l'activité de chasse plutôt que sur l'offre en gîtes [BAS & BAS 2011, TILLON 2008, VUINÉE *et al.* 2011]. Nos résultats confortent donc l'intérêt, déjà relevé dans la synthèse de VUINÉE *et al.* [2011], des régimes sylvicoles irréguliers pour la conservation des chauves-souris gîtant en forêt. Un des atouts importants de la futaie irrégulière, lorsqu'elle est conduite de manière adéquate, est de réduire très largement les périodes de carence en gîtes sylvestres au niveau

de l'unité de gestion : à l'exploitation d'une futaie régulière à maturité, 80 ans doivent s'écouler avant que des colonies puissent de nouveau s'installer, alors que la coexistence de plusieurs classes d'âge au sein d'une futaie irrégulière permet de réduire voire d'abolir cette période de carence.

#### Essences principales et secondaires des peuplements

Si l'essence principale des peuplements présente des différences significatives entre l'environnement des arbres-gîtes et l'environnement des arbres-témoins dans nos analyses, elle n'est pas retenue dans les modèles comme un des caractères les plus discriminants de l'environnement des colonies sylvestres découvertes. Ceci est très certainement dû à la dispersion de ce paramètre (trop d'essences différentes au regard de la taille de l'échantillon) qui nuit à sa pertinence dans l'analyse. On note en effet qu'en réduisant le nombre de modalités à deux (essences feuillues / essences résineuses) on distingue un effet positif clairement marqué en faveur des peuplements de feuillus (92 % des cas autour des colonies contre 63 % des cas autour des arbres-témoins). La situation décrite dans la bibliographie est assez contrastée d'une espèce à l'autre : pas d'effet chez le Murin de Natterer [MESCHEDE & HELLER 2003], préférence pour les forêts de feuillus chez le Murin de Bechstein [BARATAUD *et al.* 2005, MESCHEDE & HELLER 2003]. Mais la plupart des auteurs s'accordent à dire qu'en forêt de plaine, un peuplement de feuillus est plus propice à fournir des gîtes sylvestres aux chiroptères qu'un peuplement de résineux [MESCHEDE & HELLER 2003, TILLON 2005 et 2008, VUINÉE *et al.* 2011].

Dans les deux forêts, l'essence secondaire des peuplements présente des différences entre l'environnement des colonies et celui des arbres-témoins. Cette composante des peuplements forestiers est même l'un des facteurs déterminant le plus la présence des colonies sylvestres dans notre analyse des deux massifs confondus. De la même manière que pour l'essence principale des peuplements, les feuillus (et tout particulièrement les chênes) sont les essences secondaires les plus présentes autour des colonies.

#### Hauteur des peuplements

La hauteur des peuplements est plus importante autour des colonies sylvestres. Celle-ci est même l'un des facteurs les plus discriminants de l'environnement des arbres-gîtes en forêt de Saint-Aubin-du-Cormier. Ces résultats convergent avec ceux d'autres études [DURIEZ 1999, RUSSO *et al.* 2004 et 2005, TILLON 2005] qui ont montré l'effet positif de la hauteur d'un arbre sur la présence de gîtes de chiroptères. Le fait que cette hauteur soit plus déterminante à Saint-Aubin-du-Cormier (en contexte de futaies régulières où les arbres de la strate dominante sont tous plus ou moins de la même taille) qu'à Coat an Noz peut trouver son explication dans l'hypothèse suivante : c'est l'offre en arbres de grande taille au sein de la parcelle qui est favorable, plutôt que la hauteur des arbres autour du gîte. En effet, en forêt très « dirigée », les arbres hauts qui génèrent plus de cavités favorables [TILLON 2005] ou qui sont mieux exposés à la chaleur solaire [DURIEZ 1999, RUSSO *et al.* 2004 et 2005] sont principalement entourés d'autres grands arbres (homogénéité des peuplements). Nous pouvons également suggérer que cette hauteur importante converge avec l'âge et la taille des bois pour exprimer un effet positif de la maturité des peuplements forestiers.

#### Densité des peuplements et taille des bois

La surface terrière apparaît comme un facteur déterminant de l'offre en gîtes sylvestres. En effet dans nos analyses des deux forêts confondues et de Coat an Noz seule, la surface terrière est significativement plus importante autour des colonies. Ce critère est d'ailleurs retenu comme l'un des plus déterminants. Dans ces deux cas la surface terrière exprime plutôt la densité des tiges que la taille des bois, puisque ce dernier paramètre, considéré seul, n'est que peu ou pas discriminant dans les analyses. A l'inverse, à Saint-Aubin-du-Cormier, si la surface terrière n'est pas significativement plus élevée autour des colonies, la taille des bois, elle, l'est clairement. En d'autres termes, la densité du peuplement serait plus faible autour des arbres-gîtes, effet par ailleurs constaté par TILLON [2005] en forêt de Rambouillet. La comparaison des peuplements hétérogènes de Coat an Noz, avec ceux plus réguliers et homogènes de Saint-Aubin-du-Cormier apporte un début d'explication. En contexte sylvicole de haute futaie régulière, les peuplements qui arrivent à maturité (et qui sont donc propices à une bonne offre en cavités exploitables par les chiroptères d'après les observations faites plus haut) sont conduits de manière à maximiser le volume de bois. Ceci produit des peuplements peu à moyennement denses mais avec des bois de taille relativement importante. En contexte plus hétérogène, cette contrainte de volume de bois important, nécessairement liée à une densité faible, est moins marquée, et nous constatons alors que les animaux ont plutôt tendance à trouver leurs gîtes arboricoles au sein de peuplements denses. Ceci correspond aux observations de plusieurs travaux rapportés dans la synthèse de MESCHEDE & HELLER [2003] pour le Murin de Natterer ou l'Oreillard roux, ainsi que pour la Barbastelle d'Europe [RUSSO *et al.* 2005]. Le Murin de Bechstein et la Noctule de Leisler éviteraient plutôt les peuplements denses pour établir leurs gîtes [MESCHEDE & HELLER 2003]. Ceci concorde avec nos observations, puisque les seuls individus suivis de ces espèces dans notre étude l'ont été en forêt de Saint-Aubin-du-Cormier. L'appréciation de l'effet de la densité semble donc assez complexe puisqu'il serait fortement dépendant du mode de gestion des forêts, ainsi que des espèces concernées. La détection difficile de cet effet explique certainement les différences constatées entre certains travaux dont les nôtres (effet positif) et ceux de TILLON [2005] (effet négatif), ou de VAN DER WIJDEN *et al.* [2002] (absence d'effet).

#### Encombrement du sous-étage

L'encombrement du sous-étage est significativement plus important autour des colonies sylvestres des forêts que nous avons étudiées, mais jamais au point de le rendre complètement impénétrable. Toutefois, ce facteur semble moins discriminant à Saint-Aubin-du-Cormier où la gestion en futaie régulière très dirigée laisse peu de place à l'expression d'un sous-bois varié et encombré. Tout comme la structure, l'encombrement du sous-étage est une mesure de l'hétérogénéité d'un habitat forestier. Les peuplements hétérogènes, avec une stratification multiple, laissent la lumière pénétrer sous la canopée et permettent le développement d'un sous-bois important. Ce dernier semble exercer un effet favorable sur l'établissement des colonies sylvestres, du moins dans les forêts où la gestion autorise cette hétérogénéité, comme à Coat an Noz. Cet effet positif s'explique certainement par les avantages qu'apporte ce couvert intermédiaire aux chauves-souris plutôt

que par l'influence de ce facteur sur la genèse de cavités favorables. En effet, TILLON [2005] note que le couvert à proximité du gîte arboricole serait attractif en procurant une protection vis-à-vis de la prédation lors des allées et venues des individus. Ce couvert important du sous-étage induirait donc un gain de temps de chasse au crépuscule, période particulièrement profitable en termes de proies disponibles. D'autre part, la proximité immédiate de terrains de chasse autour du gîte est un avantage déterminant pour la survie d'une colonie [MESCHEDE & HELLER 2003]. Pour les espèces que nous avons suivies, la bibliographie mentionne d'ailleurs souvent l'attractivité des forêts les plus structurées et « pluristratifiées » [BAS & BAS 2011, VUINÉE *et al.* 2011, TILLON 2008, MESCHEDE & HELLER 2003].

### Quantité de bois mort dans l'environnement

L'environnement des colonies sylvestres découvertes durant notre étude comportait beaucoup plus de bois mort et de bois dépérissant, sur pied et au sol, que l'environnement témoin dans les deux massifs. Cette importante quantité de bois mort est d'ailleurs encore plus déterminante en contexte sylvicole très dirigé (forêt de Saint-Aubin-du-Cormier) où les effets favorables de l'hétérogénéité structurelle sont réprimés. Ces observations concordent avec celles réalisées par TILLON [2005] en forêt de Rambouillet. La forte quantité de bois mort et dépérissant dans l'environnement des colonies peut s'expliquer par deux hypothèses émises dans la bibliographie. En premier lieu, le bois mort et dépérissant est propice au développement des invertébrés saproxyliques qui peuvent constituer des proies pour les chiroptères [MARTIKAINEN *et al.* 2000, WELLER & ZABEL 2001]. Deuxièmement, si les arbres morts sont loin d'être les seuls à accueillir des colonies sylvestres, il n'en reste pas moins que bon nombre d'espèces, au premier rang desquelles la Barbastelle d'Europe, y trouvent des cavités favorables [DURIEZ 1999, RUSSO *et al.* 2004 et 2005, TILLON 2005, VUINÉE *et al.* 2011]. Or, les espèces arboricoles réalisent leur cycle biologique, non pas dans un unique gîte, mais dans un réseau d'arbres et de cavités, en général localisés dans un petit périmètre. La présence de cavités favorables proches est dès lors un facteur important pour expliquer la présence d'une colonie au sein d'un peuplement [DURIEZ 1999, MESCHEDE & HELLER 2003, TILLON 2005]. La grande quantité d'arbres morts autour des colonies sylvestres peut alors s'expliquer par les potentialités en gîtes arboricoles proches qu'elle implique. Ceci constitue un avantage important pour la colonie vis-à-vis des peuplements moins riches en bois mort.

### Synthèse

Sur la base de nos travaux sur cinq espèces arboricoles dans deux forêts bretonnes, les milieux forestiers qui proposent la meilleure offre en gîtes sylvestres pour les colonies de chiroptères arboricoles sont les peuplements âgés et plutôt denses de feuillus, conduits en traitement irrégulier, avec un sous-bois bien développé et beaucoup de bois mort ou dépérissant.

Ces milieux, les plus propices, peuvent néanmoins différer en fonction du contexte sylvicole ou des espèces de chiroptères considérées. L'exemple d'une forêt de production en futaie régulière montre que l'effet favorable de la « maturité » (arbres de gros diamètre ou de grande taille) peut, au sein d'un massif forestier, prendre le pas sur les facteurs structurels ailleurs déterminants.

Les causes et mécanismes écologiques, physiologiques, et comportementaux... des effets favorables que nous avons constatés sont multiples, complexes, et encore largement indéterminés. Certains facteurs (l'âge, la hauteur, les essences d'un peuplement, la présence de bois mort) favorisent la production de cavités accueillantes (leurs effets sont par ailleurs démultipliés par le voisinage d'autres cavités propices qui permettent à une colonie d'établir l'ensemble de son réseau de gîte au sein d'un périmètre restreint). D'autres critères créent des conditions propices à l'alimentation à proximité immédiate du gîte (encombrement du sous-étage, structure, âge et essences des peuplements, présence de bois mort). D'autres encore fournissent un abri vis-à-vis de la prédation (encombrement du sous-étage). De manière générale, enfin, les facteurs induisant de l'hétérogénéité au sein du milieu forestier (structure irrégulière, essences secondaires, densité et encombrement du sous-étage) bénéficient à un spectre d'espèces d'autant plus large que les conditions et microhabitats générés sont variés.

### Mise en pratique et préconisations

Forts de ces constats, nous pouvons préconiser ici plusieurs mesures concrètes de gestion, déjà mentionnées dans la bibliographie, pour lesquelles nous avons conclu à la pertinence de leur application en Bretagne :

- la conservation systématique des arbres-gîtes de chiroptères. Cette mesure, si elle n'est pas encore généralisée, est désormais acceptée et reconnue par des propriétaires forestiers toujours plus nombreux. Encore faut-il avoir identifié ces arbres... La conservation d'arbres potentiels (ou arbres habitats [LACHAT & SAUVAIN 2008]) paraît, dès lors, complémentaire et indispensable à la pérennité des populations de chiroptères à l'échelle d'une forêt. La mise en œuvre de cette mesure sous forme d'un réseau ou d'une trame continue est préconisée par plusieurs auteurs [LACHAT & SAUVAIN 2008, VUINÉE *et al.* 2011]. Les chiffres recommandés font également l'objet d'un consensus des différents auteurs autour de 7 à 10 arbres potentiels / ha [MESCHEDE & HELLER 2003, TILLON 2008, COSSON 2011, VUINÉE *et al.* 2011]. De manière complémentaire au maintien des arbres visés, la formation et la sensibilisation des agents forestiers paraissent également essentielles pour diffuser et transmettre au plus près du terrain les compétences d'identification des arbres-gîtes et des arbres-habitats.

- le vieillissement des peuplements. Cela peut passer par un recul de l'âge d'exploitabilité [VUINÉE *et al.* 2011], action déjà mise en œuvre par l'ONF sous la forme d'îlots de vieillissement notamment. Mais, dans le cas d'une orientation en vieillissement sans sénescence, des réserves sont soulevées par LACHAT & SAUVAIN [2008] ou TILLON [2010] quant à l'effet potentiellement pervers de cette mesure. En effet, au moment de la coupe, elle peut conduire à anéantir la faune qui a pu s'installer du fait du report de l'abattage et à compromettre le maintien des populations du fait de la carence, après exploitation, des stades âgés offrant des cavités.

- la conservation du bois mort de diamètre important sur pied et au sol, et du bois dépérissant, en particulier au sein des peuplements de feuillus. Les volumes de bois mort indispensables au maintien de la biodiversité mentionnés dans la littérature sont de l'ordre de 20 à 30 m<sup>3</sup> de bois mort / ha, ce qui reste cinq fois moins que dans les forêts à caractère naturel [LACHAT & SAUVAIN 2008, VUINÉE *et al.* 2011]. Dans le Grand Ouest, le déficit en bois mort des forêts est plus dramatique qu'ailleurs en France, avec 10 à 15 m<sup>3</sup>/ha, et notamment

moins de 4 m<sup>3</sup>/ha de bois mort sur pied, potentiellement exploitable pour les gîtes de chiroptères [IGN 2012].

- la conversion des monocultures de résineux vers des peuplements de feuillus ou mixtes, de manière adaptée aux sols et à l'historique des peuplements. Cette mesure permet potentiellement d'intervenir simultanément sur trois facteurs favorables à l'offre en gîtes arboricoles pour les chiroptères : intervention en faveur des essences les plus propices, introduction d'une essence secondaire, et développement du sous-bois. Les essences de chêne pédonculé ou sessile sont à privilégier d'après nos résultats et la bibliographie [PÉNICAUD 2000, MESCHEDE & HELLER 2003, TILLON 2005 et 2008, LE REST & PÉNICAUD 2011, VUINÉE *et al.* 2011] ; le hêtre serait quant à lui plutôt à sélectionner comme essence secondaire.

- des plans d'aménagement et des traitements sylvicoles qui réservent une part significative des surfaces forestières en régime irrégulier. Outre la plus forte « naturalité » de ce mode d'exploitation, bénéfique à l'ensemble de la biodiversité, la futaie irrégulière en tant que telle paraît directement générer une meilleure offre en gîtes sylvestres pour les chiroptères. D'autre part, ainsi que l'indiquent VUINÉE *et al.* [2011] : « ce traitement, basé sur l'analyse de la fonctionnalité de chaque arbre, permet de préserver aisément des individus sénescents ou morts sur pied et au sol. Il nous semble le plus approprié au maintien d'habitats favorables aux chiroptères, notamment lors d'une gestion par bouquets ».

En définitive, il apparaît qu'une simple mesure transversale permet de combiner l'ensemble des préconisations listées ci-dessus, et donc d'intervenir en faveur de tous les facteurs qui ont un effet positif sur l'offre en gîtes sylvestres des peuplements forestiers : la sénescence ou naturalité. Le terme même de sénescence évoque la mort de l'arbre, et traduit imparfaitement ce que recouvre, en termes de gestion d'un boisement, l'installation d'un fonctionnement naturel du peuplement : en l'absence d'intervention, un habitat forestier ne connaîtra pas la sénescence simultanée de tous les arbres, mais verra, au contraire, tout le cycle de la sylvigénèse s'exprimer et s'équilibrer. Le milieu retrouve un équilibre dynamique et permet la coexistence de tous les phases de ce cycle : régénération, accroissement, maturité, vieillissement, sénescence et effondrement. Nous préférons donc le terme de naturalité repris par VUINÉE *et al.* [2011] ou BAS & BAS [2011] dans des publications récentes. Du point de vue des intérêts de cette mesure pour l'offre en gîtes sylvestres de chiroptères, la naturalité permet une hétérogénéité optimale du milieu forestier : diversité des essences, multiplicité des strates (jusqu'à 6 strates en forêt primaire de Bialowieza [BAS & BAS 2011]), irrégularité des peuplements (depuis les microhabitats sous le couvert des plus gros houppiers jusqu'aux trouées générées par l'effondrement des arbres les plus âgés). Elle garantit, à l'échelle de l'entité concernée (îlot, réserve ou forêt entière), la disponibilité continue d'arbres âgés ou morts sur pied permettant le maintien des populations arboricoles de chiroptères sur place. Le bois mort et déperissant, particulièrement favorable à l'installation des colonies sylvestres, atteint 25 % du volume de bois vivant en contexte de forêt naturelle tempérée [BAS & BAS 2011], soit des cubages de l'ordre de la centaine de m<sup>3</sup>/ha [LACHAT & SAUVAIN 2008], quand nos forêts du grand ouest, déficitaires, peinent à atteindre 15 m<sup>3</sup>/ha. Le nombre d'arbres-habitats atteint des chiffres de 85 à 116 arbres à l'hectare dans des îlots de sénescence en Suisse [LACHAT & SAUVAIN 2008]. Ces derniers auteurs, rejoints par TILLON [2008 et 2010], préconisent une surface minimum d'îlots de sénescence (ou de

naturalité) de 3 ou 4 ha, de manière à ce que toutes les phases de la sylvigénèse puissent coexister dans l'espace. Ils indiquent également que leur mise en place devrait être raisonnée en réseau (en lien avec une trame continue d'arbres potentiels) de manière à ce que chaque îlot ne soit pas éloigné de plus d'1 km d'un autre. A l'échelle d'un plan d'aménagement cette fois, VUINÉE *et al.* [2011] avance l'objectif d'une mise en place de ces îlots sur 5 à 10 % de la surface forestière totale, suivant les contextes, palier qu'il serait judicieux d'atteindre dans nos forêts bretonnes.

De manière synthétique, nos résultats démontrent que la gestion la plus opportune pour l'accueil des colonies sylvestres de chiroptères dans les forêts bretonnes devrait viser :

- la conservation systématique de tous les arbres-gîtes identifiés et la mise en place d'une trame continue d'arbres à cavités potentiels à raison de 5 arbres conservés par hectare minimum,

- la conservation du bois mort (en privilégiant les gros bois et très gros bois sur pied) à raison de 25 m<sup>3</sup>/ha minimum sur l'ensemble de la surface forestière,

- la conversion des monocultures résineuses en peuplements caducifoliés ou mixtes, le recul de l'âge d'exploitabilité et la mise en place de futaies irrégulières sur des surfaces les plus importantes possibles,

- la mise en place d'espaces de naturalité (îlots de sénescence, réserves biologiques, forêts naturelles) sur au moins 5 % de la surface forestière, sous la forme d'unités d'au moins 3 ha d'un seul tenant si possible (ou à défaut d'au moins 1 ha), espacées les unes des autres de moins de 1 km.

#### RÉSULTATS ANNEXES DE NOS SUIVIS, ET MISE EN PERSPECTIVE AVEC LA BIBLIOGRAPHIE

##### Arbres-gîtes

La préférence que montrent les individus suivis dans notre étude pour les cavités situées sur des arbres feuillus (et sur des chênes en particulier) est conforme aux résultats déjà rapportés dans la bibliographie [DURIEZ 1999, LE REST & PÉNICAUD 2011, PÉNICAUD 2000, KANUCH 2005, SMITH & RACEY 2005, TILLON 2005 et 2008]. Si certains auteurs y voient une préférence pour ces essences particulières, la plupart évoquent plutôt de meilleures conditions microclimatiques ou de durabilité qu'offrent les bois durs auxquelles répondrait l'opportunité du comportement de recherche de gîtes sylvestres des chiroptères. L'état sanitaire des arbres-gîtes que nous avons découverts est en général sain comme l'indique également la bibliographie [MESCHEDE & HELLER 2003, TILLON, 2008, VUINÉE *et al.* 2011] à la nuance près que la Barbastelle d'Europe occupe volontiers des arbres morts ou déperissants où elle trouve des écorces décollées derrière lesquelles s'abriter. Ce comportement spécifique à l'espèce est également vérifié par RUSSO *et al.* [2004, 2005] en Italie ou JABERG *et al.* [2006] en Suisse. La taille (diamètre du tronc) des arbres occupés est importante dans notre étude, surtout en période de mise-bas. DURIEZ [1999] et TILLON [2005] font le même constat, mais seule la conjonction avec un effet de la hauteur de l'arbre permet à TILLON [2005], RUSSO *et al.* [2004 et 2005], ou KERTH *et al.* [2000] d'apporter une explication : ces arbres plus hauts et plus gros seraient plus exposés aux intempéries (et donc plus susceptibles de générer des blessures climatiques), mieux exposés au rayonnement solaire (et donc à la chaleur dans la cavité), ou encore mieux repérés pas les animaux.

Nous avons observé, durant notre étude, que la proximité de l'eau semble plus importante pour les gîtes de mise-bas que pour les autres gîtes. Si cette proximité n'est pas relevée comme influente dans l'étude de TILLON [2005], ce dernier ne distingue pas les gîtes de mise-bas des autres. Considérant les exigences physiologiques de la lactation, et donc la nécessaire économie d'énergie et de déplacement induite par cet état, il paraît somme toute logique que les femelles recherchent une proximité plus importante des lieux d'abreuvement ou de chasse pour établir leur gîte de parturition.

Par ailleurs la Barbastelle d'Europe semblerait supporter un plus grand éloignement de l'eau de ses gîtes que le Murin de Natterer ou l'Oreillard roux. Cette observation est à rapprocher, de toute évidence, des capacités de déplacement élevées et donc de la mobilité plus importante de cette espèce également montré par nos résultats de suivi des individus.

### Cavités sylvestres occupées

A l'inverse de beaucoup d'études [VAN DER WIJDEN *et al.* 2002, MESCHEDE & HELLER 2003, TILLON 2008] où les trous de pics sont les gîtes les plus fréquents, les cavités occupées dans notre étude sont principalement d'origine climatique. Leur hauteur est d'ailleurs d'autant plus élevée que leur origine est liée aux aléas climatiques (aléas plus influents en hauteur comme mentionné précédemment). Les cavités qui ont accueilli la mise-bas sont en particulier sensiblement plus élevées que les autres gîtes, ce qui conforte l'hypothèse de cavités d'autant plus chaudes (et donc recherchées pour les premiers jours d'élevage des jeunes) qu'elles sont hautes et donc exposées au soleil [BARATAUD *et al.* 2005, RUSSO *et al.* 2004, KERTH *et al.* 2000].

La prédominance des cavités d'origine climatique peut trouver son explication dans des particularités des populations de pics des forêts étudiées, mais également et surtout, dans les caractéristiques météorologiques de notre région, très océanique, où les intempéries (le vent en particulier) sont soute-nues et régulières. Le faible effectif de murins de Bechstein suivis peut aussi expliquer le faible nombre de loges de pics occupées découvertes dans notre étude puisque cette espèce affectionne, encore plus que les autres, ce type de gîtes [VAN DER WIJDEN *et al.* 2002, MESCHEDE & HELLER 2003].

### Comportements arboricoles des individus suivis

Les espèces arboricoles suivies durant notre étude se sont montrées mobiles, comme attendu, au vu des études précédentes [MESCHEDE & HELLER 2003, TILLON 2008], avec des changements d'arbres-gîtes tous les quatre jours en moyenne. Ce chiffre masque néanmoins des disparités fortes, plutôt en termes de statut des individus suivis qu'en termes d'espèces. En effet, nous constatons, chez les femelles suivies, que les déplacements et changements de gîtes sont moins nombreux en début de période d'allaitement. Cette observation, déjà mentionnée par RUSSO *et al.* [2005] chez la Barbastelle d'Europe, s'explique par la contrainte du déplacement d'un jeune non volant ou encore par l'économie d'énergie nécessitée par les impératifs physiologiques de la lactation déjà mentionnés plus haut. D'autre part la mobilité des animaux (en distance parcourue entre les gîtes) est plus forte chez ceux qui fréquentent des gîtes anthropiques que chez les individus strictement arboricoles. Cette observation s'explique par l'éloignement des gîtes bâtis entre eux, ceux-ci étant dispersés dans

le bocage quand les gîtes arboricoles fréquentés en forêt sont situés au sein d'une même parcelle ou dans des parcelles voisines. Ce constat est, par ailleurs, conforté par la fréquentation des gîtes bâtis qui tend à baisser après la mise-bas chez les femelles suivies, ce qui concourt à nouveau à rapprocher les gîtes de parturition des zones de chasse situées au sein du massif. En dernier lieu, mentionnons également que, parmi les individus suivis, la Barbastelle d'Europe s'est montrée de loin l'espèce la plus mobile, non pas dans la fréquence de changement de gîtes, mais en distance parcourue entre les gîtes fréquentés. Cette dernière observation correspond bien aux capacités de déplacement, plus importantes que chez le Murin de Natterer ou l'Oreillard roux, couramment admises chez cette espèce.

### CONCLUSION

Notre étude est conduite sur deux forêts aux typologies différentes mais fortement représentatives du contexte forestier breton, l'une pour l'Ouest de la région, la seconde pour l'Est. Les milieux étudiés intègrent ainsi aussi bien des peuplements de feuillus (chênaie, hêtraie-chênaie) que des peuplements de résineux (pinèdes, douglasaies, pessières), et des modes de gestion variés (monocultures et boisements diversifiés, traitements réguliers et irréguliers...)

Sur la base d'une description de l'environnement forestier des arbres-gîtes des colonies de chauve-souris découvertes, et d'un traitement statistique de ces données comparativement à un lot de placettes témoin, notre étude vient soutenir des modèles parfois bien alimentés par la bibliographie et désormais acquis pour la région.

De manière synthétique, les peuplements bretons de feuillus, à la fois structurés (traitement irrégulier, sous-bois développé), âgés (plus de 80 ans), plutôt denses et comportant beaucoup de bois mort, garantissent l'offre en cavités sylvestres la plus adéquate à l'établissement de colonies de chiroptères forestiers, tels que la Barbastelle d'Europe, l'Oreillard roux ou le Murin de Natterer. Des informations sont également collectées pour d'autres espèces (Murin de Bechstein, Noctule de Leisler) mais elles demeurent à affiner faute d'un échantillonnage suffisant.

Les plans d'aménagement forestiers et les traitements sylvicoles peuvent et doivent être améliorés de manière très significative en Bretagne afin de garantir la conservation à court et à long terme des chiroptères arboricoles. A cet effet, nous ne saurions trop recommander la mise en place d'espaces de naturalité (îlots de sénescence, réserves...) sur des surfaces conséquentes de nos forêts bretonnes tant cette mesure transversale doit permettre d'accroître les capacités d'accueil de nos espaces boisés pour les chauves-souris, et pour la biodiversité dans son ensemble.

**Remerciements.** - Nous tenons à adresser nos remerciements à tous les participants aux campagnes de terrain, qui ont apporté l'indispensable concours à la collecte de toutes ces données, quatre années durant. Ces journées et ces nuits furent parfois décevantes ou frustrantes, quelquefois froides et longues, souvent humides...très souvent humides! Mais aussi, en quelques occasions, de gratifiantes découvertes sont venues récompenser nos efforts.

Remercions tout particulièrement Fabien Berhault, Nicolas Chenaval, Amélia Clerissy, Amélie Cron, Coralie Duez, David Sarrey et Chloé Thomas pour leur travail et leur implication dans cette étude, ainsi que Catherine Caroff, Nathalie Dubos,

et Xavier Gremillet pour la relecture.

Nous remercions enfin nos partenaires financiers qui ont soutenu ce travail, et plus largement le Contrat Nature «

Chauves-souris de Bretagne » : le Conseil Régional de Bretagne et les Conseils Généraux des Côtes d'Armor, du Finistère, d'Ille et Vilaine et du Morbihan.

### Références bibliographiques

- BARATAUD M., GRANDMANGE F., DURANEL A., LUGON A., 2005. - *Etude d'une colonie de mise-bas de Myotis bechsteini* : sélection des gîtes et des habitats de chasse, régime alimentaire, implications dans la gestion de l'habitat forestier. Valléegeas, 33 p.
- BAS E. & BAS E., 2011. - *Chiroptères et naturalité des peuplements forestiers. Les chauves-souris pour instaurer un plan de restauration des forêts*. 50 p.
- BOIREAU J. (coord.), 2011. - *Contrat Nature Chauves-souris de Bretagne 2008 – 2011*. Sizun, Groupe Mammalogique Breton & Bretagne Vivante – SEPNEB & Maison de la Chauve-souris & ONF, 18 p.
- COSSON E., 2011. - *Habitats d'espèces en forêt et signes de sénescence*. Saint-Etienne les Orgues, Groupe Chiroptères de Provence, 63 p.
- DIETZ M. & PIR J. B., 2011. - *Distribution, Ecology and Habitat Selection by Bechstein's Bat (Myotis bechsteini) in Luxembourg*. Ökologie der Säugetiere Band 6. Bielefeld, Laurenti-Verlag, 88 p.
- DURIEZ C., 1999. - *Maternity Roost Selection of Bats in the Bialowieza Primeval Forest*. Poland, Polish Academy of Sciences Mammal research institute, 32 p.
- ENTWISTLE A.C., RACEY P.A., SPEAKMAN J.R., 1997. - Roost selection by the brown long-eared bat *Plecotus auritus*. *Journal of Applied Ecology*, 34 : 399-408.
- FAVRE A., 2010. - *Etude des chauves-souris forestières. Détermination des paramètres favorables à l'installation de colonies arboricoles de quatre espèces de chiroptères par capture et radiopistage*. Sizun, Groupe Mammalogique Breton & Université d'Angers, 45 p.
- GRUPE MAMMALOGIQUE NORMAND (GMN), 2007 - *Suivi des populations de chiroptères en Forêt Domaniale du Perche et de la Trappe par contrôle de gîtes artificiels et recherche d'arbres-gîtes années 2005 et 2006*. Epaignes, Groupe Mammalogique Normand & Parc Naturel Régional du Perche & Office National des Forêts, 18 p.
- GRUPE MAMMALOGIQUE NORMAND (GMN), 2004 - *Suivi des populations de chiroptères en Forêt domaniale du Perche et de la Trappe*. Groupe Mammalogique Normand & Parc Naturel Régional du Perche & Office National des Forêts, 24 p.
- INVENTAIRE FORESTIER NATIONAL (IFN), 2010. - *La forêt française. Les résultats issus des campagnes d'inventaire 2005 à 2009. Les résultats pour la région Bretagne*. Nogent-sur-Vernisson, Inventaire Forestier National, 24 p.
- JABERG C., BOHNENSTENGEL T., AMSTUTZ R. & BLANT J.D., 2006. - Utilisation du milieu forestier par les chauves-souris du canton de Neuchâtel – Implication pour la gestion sylvicole. *Schweiz. Z. Forstwes.*, 157 (7) : 254-259.
- INSTITUT NATIONAL DE L'INFORMATION GÉOGRAPHIQUE ET FORESTIÈRE (IGN), 2012. - Le bois mort en forêt. *L'If*, 29 : 8 p.
- KANUCH P., 2005. - Roosting and population ecology of three synoptic tree-dwelling bat species (*Myotis nattereri*, *M. daubentonii* and *Nyctalus noctula*). *Biologia Bratislava*, 60 : 579-587.
- KERTH G., WEISSMANN K. & KÖNING B., 2000. - Sélection des gîtes diurnes par les femelles de Murin de Bechstein (*Myotis bechsteini*) : une expérience en milieu naturel pour déterminer l'influence de la température du gîte. *Oecologia*, 126 :1-9.
- LACHAT T. & SAUVAIN R.B., 2008. - Ilots de sénescence et arbres-habitats pour augmenter la biodiversité en forêt. *La Forêt*, 6/08 : 20-21.
- LE REST G. & PENICAUD P., 2011. - Enquête nationale sur les arbres-gîtes à chauves-souris arboricoles. *Mammifères sauvages*, 61 : 26-27.
- MARTIKAINEN P., SIITONEN J., PUNTTILA P., KAILA L. & RAUTH J., 2000. - Species richness of coleopteran in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biological Conservation*, 94 : 199-209.
- MESCHEDE A. & HELLER K.G., 2003. - Ecologie et reproduction des chauves-souris en milieu forestier. *Le Rhinolophe*, 16 :1-248.
- PENICAUD P., 2000. - Chauves-souris arboricoles en Bretagne (France) : typologie de 60 arbres-gîtes et éléments de l'écologie des espèces observées. *Le Rhinolophe*, 14 : 37-68.
- RACHWALD A., 2001. - *Barbastelle Barbastella barbastellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in bats community of bialowieza primeval forest (eastern Poland). *Proceedings of the VIIIth EBRIS* 2 : 133-141.
- ROUÉ S.Y. & BARATAUD M. (coord.), 1999. - Habitats et activité de chasse des chiroptères menacés en Europe : synthèse des connaissances actuelles en vue d'une gestion conservatrice. *Le Rhinolophe*, vol. spéc. 2 : 1-136.
- RUSSO D., CISTRONE L. & JONES G., 2005. - Spatial and temporal patterns of roost use by tree-dwelling barbastelle bats *Barbastella barbastellus*. *Ecography*, 28 : 769-776.
- RUSSO D., CISTRONE L., JONES G. & MAZZOLENIA S., 2004. - Roost selection by barbastelle bats (*Barbastella barbastellus*, Chiroptera : Vespertilionidae) in beech woodlands of central Italy : consequences for conservation. *Biological conservation*, 117 : 73-81.
- SMITH P.G & RACEY P.A., 2005. - The itinerant Natterer: Physical and thermal characteristics of summer roosts of *Myotis nattereri* (Mammalia: Chiroptera). *Journal of Zoology*, 266 : 171-180.
- TILLON L., 2005. - *Gîtes sylvestres à chiroptères en forêt domaniale de Rambouillet (78) - Caractérisation dans un objectif de gestion conservatoire*. Ecole Pratique des Hautes Etudes en sciences de la vie et de la Terre, laboratoire de biogéographie et d'écologie des vertébrés de Montpellier & Unité de Recherche Comportement Ecologie de la Faune Sauvage de Toulouse INRA, 148 p.
- TILLON L., 2008. - *Inventorier, étudier ou suivre les chauves-souris en forêt, Conseils de gestion forestière pour leur prise en compte*. Synthèse des connaissances, Paris, Office National des Forêts, 88p
- TILLON L., 2010. - *Forêt et chiroptères, gestion conservatoire des forêts*. In : FCEN & ONF, Chauve-souris et gestion forestière. Rambouillet, 104 p.
- VAN DER WIJDEN B., VERKEM S., LUST N. & VERHAGEN R., 2002. - L'importance du type de cavité et de la structure forestière pour la sélection de gîtes par des chauves-souris arboricoles. *Symbioses*, 6 : 11-16.
- VIUNÉE L., GIRARD-CLAUDON J. & VINCENT S., 2011. - *Gestion forestière et préservation des chauves-souris*. Les cahiers techniques Rhône-Alpes. Vourles, Conservatoire Rhône-Alpes des Espaces Naturels, 31 p.
- WELLER T. J. & ZABEL C. J., 2001. - Characteristics of fringed myotis day roosts in northern California. *Journal of Wildlife Management*, 65 (3) : 489-497.