



SMAC : un réseau de détection précoce des maladies à enjeu pour les chiroptères

© A. Bousset

▲ Examen externe minutieux d'un cadavre de chauve-souris par le laboratoire départemental d'analyses vétérinaires, avant examen nécropsique.

**FANNY SCHUTZ^{1,7},
GUILLAUME LE LOC'H¹,
LORETTE HIVERT⁷, GÉRALD LARCHER²,
VALÉRIE WIOREK³, JULIE MARMET⁴,
DOMINIQUE GAUTHIER⁵,
ÉVELYNE PICARD-MEYER⁶,
ANOUK DECORS⁷**

¹ École nationale vétérinaire de Toulouse, IHAP – Interactions hôtes-agents pathogènes –, Université de Toulouse, INRAE – Toulouse.

² SFEPM et GEIHP – Groupe d'étude des interactions hôte-pathogène, Université d'Angers – Angers.

³ FCEN, PNA Chiroptères – Besançon.

⁴ UMS PatriNat (OFB CNRS MNHN) & UMR 7204 Centre d'Écologie et des sciences de la conservation, MNHN – Paris.

⁵ Laboratoire départemental vétérinaire et d'hygiène alimentaire des Hautes-Alpes, ADILVA – Gap.

⁶ Anses, Laboratoire de la rage et de la faune sauvage – Malzéville.

⁷ OFB, Direction de la recherche et de l'appui scientifique, Unité sanitaire de la faune – Orléans.

Contact : anouk.decors@ofb.gouv.fr

La diminution de la biodiversité est devenue ces dernières années une préoccupation sociétale majeure. Alors que les causes d'origine anthropogénique sont souvent bien identifiées, le rôle des maladies dans le déclin des chiroptères est probablement insuffisamment pris en compte. Dans ce contexte, il était essentiel de se doter d'un système de détection précoce des maladies à enjeu pour les chiroptères, le réseau SMAC.

Les méthodes de surveillance des maladies des chiroptères tendaient jusqu'à présent, comme pour beaucoup d'autres espèces sauvages, à prioriser la détection de maladies affectant l'homme et les animaux domestiques au détriment de celles impactant leurs populations (Grogan *et al.*, 2014). Les maladies des chiroptères sont peu documentées et leur rôle dans le déclin des populations probablement insuffisamment pris en compte, notamment lorsque la distribution spatio-temporelle de la maladie est diffuse ou lorsque les effets sont sub-létaux. Les chiroptères constituent pourtant un groupe potentiellement vulnérable vis-à-vis des maladies (exotiques en particulier), du fait de leur statut de conservation parfois fragile, de leur biologie (cycle de vie complexe, dynamique

de population lente) et de leur phénologie (migration, capacité de dispersion, agrégation saisonnière, etc.). Dans ce contexte, il est essentiel de se doter d'un système de détection précoce et pluridisciplinaire de la mortalité chez les chiroptères. Le réseau SMAC constitue cet outil de vigilance depuis 2014.

Le réseau SMAC : son histoire, son fonctionnement

Comment est-il né ?

Un évènement majeur a montré la vulnérabilité d'une espèce de chiroptère vis-à-vis des maladies infectieuses. En 2002, en France (Roue & Nemoz, 2002) mais aussi en Espagne et au Portugal (Quetglas

et al., 2003), les populations du minioptère de Schreibers (*Miniopterus schreibersii*) ont connu un effondrement exceptionnel, de l'ordre de 50 % de leurs effectifs (comptés en hiver et en été) en seulement deux ans. À cette époque, aucun dispositif épidémiologique et diagnostique n'était opérationnel ; les causes de cette mortalité n'ont donc pas pu être déterminées. La distribution et l'évolution spatio-temporelle de la mortalité orientaient toutefois vers un processus infectieux. Des analyses réalisées *a posteriori* en Espagne ont révélé la circulation probable à l'époque d'un virus de la famille des *Filoviridae*. Cette découverte constitue une piste intéressante mais ne permet pas pour autant d'imputer de manière certaine cette mortalité au virus, compte tenu de l'absence d'examens nécropsiques approfondis (Negredo *et al.*, 2011). À la suite de ces événements, la nécessité d'être réactif en cas de mortalité anormale a été prise en compte dans le deuxième Plan national d'actions en faveur des chiroptères (PNAC, 2009-2013). L'action 22 a notamment donné naissance au réseau de Surveillance de la mortalité anormale des chiroptères (SMAC), qui a pris sa dimension nationale en 2014. Le troisième PNAC (2016-2025) officialise et pérennise ce réseau à travers son action 2, consacrée à la veille sanitaire.

À quoi sert le réseau SMAC ?

Les objectifs de ce réseau sont 1) la détection précoce de maladies à forte expression clinique quel que soit l'agent causal (infectieux, toxique, environnemental, etc.), 2) l'acquisition de connaissances sur les maladies des chauves-souris (expression épidémiologique, clinique et

lésionnelle, facteurs de risque de développement, etc.) et 3) le suivi de leur distribution spatio-temporelle. SMAC est un réseau de surveillance événementielle, c'est-à-dire qu'il repose sur la détection et le diagnostic d'événements de mortalité/morbidité¹ jugés anormaux. La mise en évidence d'un agent causal ne résulte pas d'un dépistage systématique, mais d'une démarche diagnostique pour déterminer les processus ayant abouti à la mort des animaux.

Comment s'opère la surveillance ?

Le réseau est coordonné au niveau national par l'OFB, la Société française pour l'étude et la protection des mammifères (SFPEM) et la Fédération des Conservatoires d'espaces naturels (FCEN). Au niveau territorial, chiroptérologues et agents de l'OFB reçoivent et gèrent les signalements avec l'appui de la cellule nationale. Pour le diagnostic, le réseau SMAC s'appuie sur un service de proximité, les laboratoires départementaux d'analyses vétérinaires, mais aussi sur des laboratoires spécialisés et de référence. Il permet de détecter précocement certaines maladies à fort taux de mortalité ou de morbidité, mais il n'est pas suffisant pour permettre une vigilance efficace vis-à-vis de certains agents infectieux. Il s'articule donc avec d'autres réseaux, tels que le réseau d'épidémiosurveillance de la rage des chiroptères coordonné par l'Anses-LRFS et la SFPEM (**encadré**), et avec la surveillance ciblée du syndrome du nez blanc (*white nose syndrome*).

1. Ensemble des effets liés à une maladie.

► Encadré • La surveillance de la rage des chiroptères



▲ *Sérotine commune.*

Le dispositif de surveillance de la rage des chauves-souris en France s'appuie sur un réseau d'épidémiosurveillance événementielle, coordonné par l'Anses-Nancy en partenariat avec la SFPEM-Groupe chiroptères, et constitué par des bénévoles et des vétérinaires praticiens. À ce jour, seules trois espèces sur les 34 actuellement reportées sur le territoire national se sont montrées infectées par un lyssavirus de chauves-souris. Les sérotines communes (94 cas) sont infectées par le lyssavirus EBLV-1 communément isolé chez les chauves-souris en Europe, tandis que le murin de Natterer (2 cas) et le minioptère de Schreibers (1 cas) sont respectivement infectés par les lyssavirus BBLV et LLEBV, qui ont été isolés plus récemment. La détection chaque année de chauves-souris porteuses d'un lyssavirus, de nouvelles espèces de lyssavirus (ex : *Kotalahti bat lyssavirus* détecté chez un murin de Brandt en Finlande en 2017) et de cas de rage d'importation souligne la nécessité de maintenir et de renforcer la surveillance épidémiologique de la rage dans toutes les régions.



▲ Grappe de minioptères de Schreibers. C'est un épisode de mortalité massive chez cette espèce qui est à l'origine de la création du réseau SMAC.

Un jeune réseau, qui fonctionne...

De 2012 à décembre 2019, 70 événements² de mortalité anormale ont été analysés, dont 60 dans le cadre du réseau SMAC depuis sa création en 2014 (*figure 1*). Même si le nombre d'événements annuels reste relativement faible et la participation des différentes régions encore hétérogène, le réseau SMAC assure

2. Nous utilisons ici le terme d'événement pour décrire l'agrégation spatio-temporelle de mortalité d'une espèce. Un événement correspond à un foyer de mortalité sur 1 km² et sur 24 heures.

malgré tout une bonne couverture spatiale puisque des événements déclarés proviennent de toutes les régions de France métropolitaine (sauf Île-de-France) et d'une région d'outre-mer, la Réunion.

Dix-huit espèces de chauves-souris prises en charge

Trois espèces de chauves-souris concentrent 65 % des événements (45/70) : la pipistrelle commune (*Pipistrellus pipistrellus* ; n = 22/70), le minioptère de Schreibers (*Miniopterus schreibersii* ; n = 13/70) et le grand murin (*Myotis myotis* ; n = 10/70) – (figure 2). Les médianes du nombre de cadavres par événement les plus élevées (environ 20 cadavres par événement) sont en revanche enregistrées pour les espèces suivantes : grand murin (*Myotis bechsteini*), murin de Natterer (*Myotis nattereri*) et tadaride de la Réunion (*Mormopterus francois-moutoui*). Douze des 18 espèces sont bien distribuées sur l'ensemble du territoire métropolitain ; elles pourraient servir de sentinelles pour d'autres espèces plus rares et sympatriques. Certaines espèces dont la répartition est plus localisée sont également bien représentées dans les événements SMAC : c'est le cas du minioptère de Schreibers, qui est largement réparti dans le monde mais considéré comme vulnérable par l'UICN, ou encore du rhinolophe euryale (*Rhinolophus euryale*)

Figure 1 Nombre d'événements et nombre d'espèces concernées selon les années. (Flèche : année de création du réseau SMAC.)

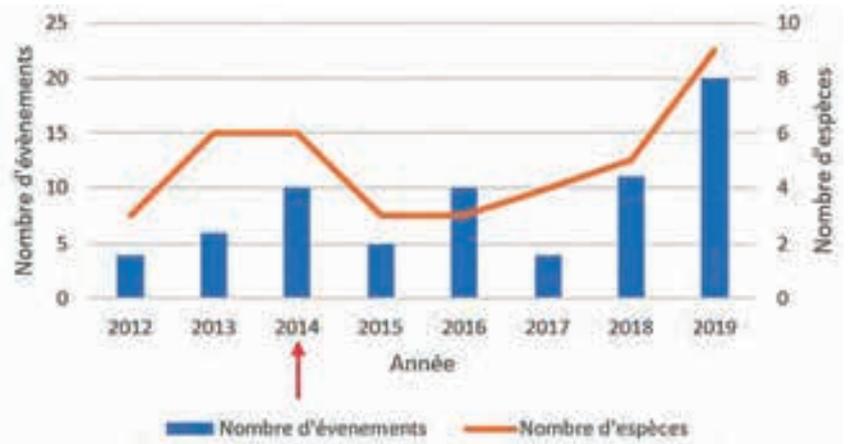
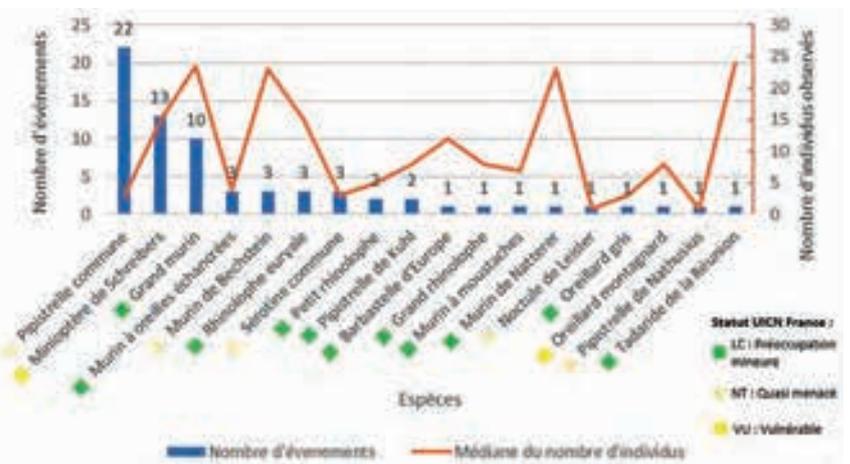


Figure 2 Espèces de chauves-souris prises en charge depuis 2012.



▲ Colonie de mise bas de grands murins.

© P. Massit/OFB

dont la répartition se limite au pourtour méditerranéen, la Transcaucasie et l'Iran, et qui est considéré comme quasi menacé par l'UICN. La prise en charge de mortalités d'espèces telles que l'oreillard montagnard (*Plecotus macrobullaris*), principalement inféodé aux massifs montagneux, ou la pipistrelle de Nathusius (*Pipistrellus nathusii*), espèce migratrice, est à souligner. Notons que le murin de Daubenton (*Myotis daubentonii*) n'est pas représenté, alors que cette espèce est largement répartie sur le territoire.

Des signalements surtout en période de reproduction et de transit automnal

Les périodes de mise-bas et de transit automnal (*figure 3*) concentrent 87 % (61/70) des événements, avec respectivement 44 et 17 événements. C'est également à ces périodes qu'on observe le plus grand nombre d'individus affectés par événement (médiane des cadavres par événement supérieur ou égal à 20). Mise-bas et transit automnal sont des périodes de regroupements intra-spécifiques, voire interspécifiques pour certaines espèces (ex : colonies mixtes de *Rhinolophus ferrumequinum* et *Myotis emarginatus*). La période d'essaimage (*swarming*³) qui a lieu lors du transit automnal – décrite chez des espèces d'oreillards et de murins – correspond à la période des accouplements, ce qui favorise le flux de gènes dans les populations, mais également les échanges d'agents infectieux. Ces rassemblements peuvent aussi favoriser l'exposition aux prédateurs (Kerth *et al.*, 2003 ; Brighton *et al.*, 2020).

3. *Swarming* : rassemblement des chiroptères pour la reproduction au début de l'automne, avant l'hibernation.



▲ Les mœurs anthropophiles des pipistrelles communes facilitent la détectabilité de leur mortalité.

...mais les processus d'observation sont encore mal connus

De nombreux facteurs influencent la découverte

La découverte d'un cadavre est très aléatoire. Elle dépend notamment du protocole organisant la recherche de cadavres, de la densité de cadavres, du comportement social des animaux (solitaires, grégaires), de leur biologie (fissuricoles vs suspendus), de leur habitat (cavericole, arboricole, anthropophile), du type et de l'ouverture du milieu de la découverte et de la pression en nécrophages.

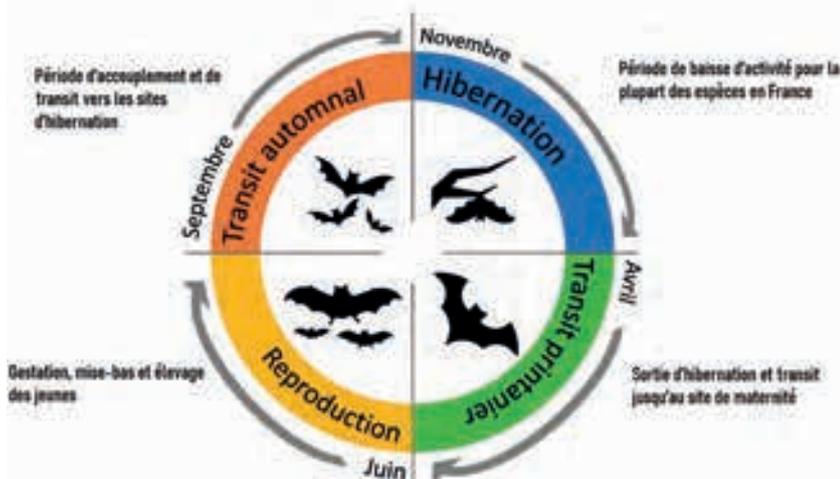
Les conditions météorologiques interviennent à plusieurs niveaux sur ces facteurs (Wobeser & Wobeser, 1992 ; Preece *et al.*, 2017).

Des modalités d'observation des cadavres qui diffèrent

Trente-deux événements sur 70 ont eu lieu dans des sites connus et suivis par les chiroptérologues, et 38 sont survenus dans des sites ne faisant l'objet d'aucun suivi (signalement par des particuliers par exemple). Au moins deux modalités de surveillance coexistent donc : l'une de type planifié (à l'occasion de suivis réguliers d'espèces avec des protocoles bien définis) ; l'autre de type opportuniste (échantillonnage non contrôlé qui repose sur la détection fortuite de mortalité par un large public).

Ces modalités d'observation influencent probablement largement la distribution spatiale, temporelle et spécifique des événements. À titre d'exemple, 16 événements sur 22 ont impliqué des pipistrelles communes découvertes par des particuliers. Cela s'explique par les mœurs anthropophiles de ces chauves-souris, qui contribuent à une meilleure détectabilité des cas. À l'inverse, le minioptère de Schreibers – particulièrement surveillé depuis les épisodes de forte mortalité survenus en 2002 – et le grand murin ont principalement été découverts dans le cadre de suivis de colonies. De manière générale, les espèces « suspendues » et grégaires (rhinolophes, murin à oreilles

Figure 3 Périodes biologiques des chiroptères en France. (D'après Mühldorfer *et al.*, 2011)



échancrées, grand murin) font davantage l'objet de comptages lors de l'hibernation ou de la mise-bas que les espèces fissuricoles, moins visibles et plus parsemées. Le nombre de cas référencés par le réseau SMAC n'est pas encore suffisant pour se rendre compte de l'influence de certains facteurs sur la distribution des événements détectés.

De quoi meurent les chiroptères ?

La détection des maladies repose sur une démarche diagnostique. On cherche donc à déterminer la cause proximale⁴ de la mort, mais également tous les processus morbides qui y ont contribué. Quand l'état du cadavre et la logistique de terrain le permettent, des examens nécropsique et histologique sont systématiquement mis en place. Les examens complémentaires à mettre en œuvre sont à l'appréciation du pathologiste, qui s'appuie à la fois sur les commémoratifs (circonstances de la mort), les signes cliniques, la biologie de l'espèce, le tableau lésionnel, l'état du cadavre et les organes disponibles.

Trois grands processus morbides identifiés

Trois grands processus morbides ont été identifiés : 1) l'épuisement physiologique (n = 15/70), 2) les traumatismes (n = 12/70), 3) les infections (n = 9/70). Pour 37 événements⁵, aucune cause de mortalité n'a pu être déterminée, en partie parce que les cadavres étaient trop dégradés pour être autopsiés (n = 14/37). Comparativement, en Allemagne, les principales causes identifiées étaient les traumatismes (33,5 %), dus en particulier à la prédation, et les agents infectieux (33,3 %) – (Mühldorfer *et al.*, 2011).

L'épuisement physiologique (c'est-à-dire l'épuisement des ressources de l'animal) se traduit à l'autopsie par l'observation d'un amaigrissement marqué, d'une amyotrophie et/ou d'une vacuité digestive. Le principal mécanisme suspecté d'être à l'origine de l'épuisement physiologique est un stress environnemental aigu. En effet, pour les 15 événements dont il est la cause proximale, aucun agent causal n'a été mis en évidence. L'épuisement physiologique a été décrit chez des adultes dans un contexte

4. Cause ultime de la mort, avec ou sans processus sous-jacent.

5. Pour un événement donné, il peut y avoir plusieurs processus morbides différents. C'est pourquoi le cumul des processus morbides est supérieur au nombre total d'événements.

de claustration, ou chez des juvéniles lors de suspicion d'abandon par les adultes ou de chute au sol.

Les traumatismes se distribuent de la façon suivante : prédation (n = 6/12), collision avec des véhicules (n = 1/12), tir (n = 1/12), éoliennes (n = 1/12), origine indéterminée (n = 3/12). Dans le cas des prédateurs, les lésions ne sont pas toujours présentes ni caractéristiques ; c'est souvent l'analyse épidémiologique, couplée à des outils tels que les pièges photographiques ou vidéo, qui permet d'objectiver la prédation. Les suspicions de prédation se concentrent lors des périodes de reproduction et de transit automnal, pendant lesquelles les chauves-souris sont davantage exposées aux prédateurs du fait de leur agrégation et de leur forte activité. La mortalité liée aux éoliennes est ici très peu représentée car elle fait l'objet de suivis spécifiques en dehors du réseau SMAC. Un acte de destruction délibéré a également été enregistré par le réseau.

Si les traumatismes sont souvent diagnostiqués avec certitude, les diagnostics relatifs aux causes environnementales ou infectieuses restent bien souvent des diagnostics de suspicion. Il est par exemple difficile de juger du rôle réel d'un agent infectieux compte tenu de l'immunité particulière des chiroptères, du portage asymptomatique vis-à-vis de nombreux germes (Wong *et al.*, 2007) et des biais d'analyse dus aux envahissements bactériens *post mortem*. Pour cela, les examens histologiques sont indispensables pour relier un agent infectieux à une lésion, mais ne sont pas toujours possibles étant donné l'état et les modes de conservation (congélation) des cadavres. L'imputabilité est en effet le point critique du diagnostic et nécessite souvent d'accumuler des données sur le long terme, afin de comparer les cas et d'y repérer des similitudes.

La mortalité juvénile : un indicateur de dérangement ?

Sur l'ensemble de la période d'étude, 16 événements impliquent uniquement des adultes, 24 des juvéniles⁶ et 6 à la fois des adultes et des juvéniles. Il est à noter que pour 24 événements, l'âge n'a pas pu être déterminé. Parmi les événements impliquant des juvéniles, 14 concernent des cadavres trouvés au sol, de minioptère de Schreibers et de grand murin principalement, et 2 des cadavres accrochés au mur (sérotine commune). Les causes de

6. Sont considérés comme juvéniles les individus dont l'ossification des cartilages de conjugaison n'est pas complète.



© P. Massit/OFB

▲ Cadavre d'un petit rhinolophe trouvé suspendu dans une cave.

mortalité des juvéniles trouvés au sol se distribuent comme suit : épuisement physiologique (n = 7), mort-nés sans détermination de la cause (n = 2) et cause indéterminée (n = 10). Pour qu'une chauve-souris chute au sol, il y a nécessairement eu une phase de décrochage actif (du moins pour les espèces suspendues). La présence d'individus au sol pourrait donc être révélatrice 1) d'un mouvement de panique dans l'essaim suite à l'introduction d'un prédateur ou à un dérangement d'une autre nature, 2) d'un abandon des jeunes par les adultes, entraînant une chute liée à une tentative de déplacement ou à un essai d'envol précoce.

Par ailleurs, deux événements décrivent la présence de mort-nés chez des barbastelles d'Europe (*Barbastella barbastellus*) et des minioptères de Schreibers. La cause suspectée serait un stress aigu (prédation ou dérangement) des mères en fin de gestation. Des avortements dû au stress ont en effet déjà été décrits chez les chauves-souris à la suite de manipulations

ou d'une période de captivité (Heideman, 2000). La mortalité anormale des juvéniles et la mortinatalité pourraient donc être des indicateurs de l'état de santé des adultes ou d'un dérangement de la colonie. Des études complémentaires sont néanmoins nécessaires pour valider de tels indicateurs.

Une acquisition de connaissances sur la distribution d'agents infectieux dans les cadavres

Dans le cadre du réseau SMAC, des examens bactériologiques ont été réalisés pour 19 événements. Certaines bactéries, lorsqu'elles ont pu être détectées, ont été associées à une suspicion de septicémie (*Carnobacterium maltaromaticum*, *Staphylococcus* sp.); l'implication d'autres bactéries dans le processus morbide n'était pas toujours évidente (*Hafnia alvei*, *Escherichia coli*, *Enterococcus faecalis*, *Morganella morganii*). En Allemagne, Mülhdoerfer *et al.* (2011) ont isolé principalement les bactéries appartenant aux espèces *Enterococcus faecalis*, *Hafnia alvei* et *Serratia liquefaciens*. L'agrégation et l'accumulation des données microbiologiques et nécropsiques au sein d'une même base de données permettront probablement de mieux comprendre dans le futur la contribution de ces bactéries à la

mort des animaux, et d'attribuer de façon rétrospective une cause pour certains événements.

Conclusion

Le réseau SMAC est un jeune réseau qui est rapidement devenu opérationnel, notamment parce qu'il s'est appuyé lors de son démarrage sur des réseaux préexistants. La littérature scientifique étant à ce jour peu fournie sur les maladies à enjeu pour la conservation des chiroptères, il faudra sans doute des années pour acquérir des connaissances approfondies dans ce domaine et une compétence diagnostique. Ces premières années de surveillance permettent néanmoins de dégager quelques hypothèses intéressantes. Les stress environnementaux (prédation, collision, dérangement) semblent par exemple constituer une part importante de la mortalité jugée anormale sur le terrain, mais pointent également la nécessité de développer des outils diagnostiques innovants, empruntés au domaine de l'écologie. Les axes de progression sont encore nombreux mais le réseau SMAC va permettre, à terme, d'acquérir un savoir-faire unique dans le diagnostic des maladies à enjeu pour les chiroptères. Le caractère opportuniste de

l'échantillonnage ne permettant pas de mesurer l'amplitude des phénomènes observés, d'autres méthodes de surveillance seront nécessaires et devront s'articuler avec les réseaux existants, afin de quantifier l'impact des maladies diagnostiquées sur les populations de chiroptères.

Remerciements

Les auteurs remercient les chiroptérologues, les agents de l'OFB et les laboratoires d'analyses départementaux investis dans la surveillance SMAC, ainsi que Faunapath, Toxlab, l'université de Rouen Normandie, les vétérinaires libéraux et plus largement tous les observateurs qui signalent des cas au réseau. ●

Pour en savoir plus

- la thèse vétérinaire de Fanny Schutz sur l'étude de la mortalité des chiroptères dans les réseaux SMAC est consultable en ligne à l'adresse suivante : <http://www.envt.fr/menu-og-35/th%C3%A8ses-dexercice-v%C3%A9t%C3%A9rinaire>

Bibliographie

- Brighton, C.H., Zusi, L., McGowan, K., Kinniry, M., Kloepper, L.N. & Taylor, G.K. 2020. Aerial attack strategies of bat-hunting Hawks, and the dilution effect of swarming. *bioRxiv preprint* doi: <http://biorxiv.org/lookup/doi/10.1101/2020.02.11.942060> [consulté le 7 mai 2020].
- Grogan, L.F., Berger, L., Rose, K., Grillo, V., Cashins, S.D. & Skerratt, L.F. 2014. Surveillance for emerging biodiversity diseases of wildlife. *PLoS Pathogens* Vol. 10(5): p. e1004015. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1004015>
- Heideman, P.D. 2000. Environmental regulation of reproduction. *Reproductive Biology of Bats*: 469-499. <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780121956707500126> [consulté le 20 mars 2020].
- Horton, D.L., Breed, A.C., Arnold, M.E., Smith, G.C., Aegerter, J.N., McElhinney, L.M., Johnson, N., Banyard, A.C., Raynor, R., Mackie, L., Denwood, M.J., Mellor, D.J., Swift, S., Racey, P.A. & Fooks, A.R. 2020. Between roost contact is essential for maintenance of European bat lyssavirus type-2 in *Myotis daubentonii* bat reservoir: 'The Swarming Hypothesis'. *Scientific Reports* Vol. 10(1): 1740. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-58521-6>
- Kerth, G., Kiefer, A., Trappmann, C. & Weishaar, M. 2003. High gene diversity at swarming sites suggest hot spots for gene flow in the endangered Bechstein's bat. *Conservation Genetics* Vol.4(4): 491-499. <https://link.springer.com/article/10.1023/A:1024771713152>
- Mülhdoerfer, K., Speck, S. & Wibbelt, G. 2011. Diseases in free-ranging bats from Germany. *BMC Veterinary Research* Vol. 7, 61. <https://doi.org/10.1186/1746-6148-7-61>
- Negrodo, A., Palacios, G., Vazquez-Moron, S., Gonzalez, F., Dopazo, H., Molero, F., Juste, J., Quetglas, J., Savji, N., de la Cruz Martinez, M., Herrera, J.E., Pizarro, M., Hutchison, S.K., Echevarria, J.E., Lipkin, W.I. & Tenorio, A. 2011. Discovery of an Ebolavirus-Like Filovirus in Europe. *PLoS Pathogens* Vol. 7(10): p. e1002304. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1002304>
- Preece, N.D., Abell, S.E., Grogan, L., Wayne, A., Skerratt, L.F., van Oosterzee, P., Shima, A.L., Daszak, P., Field, H., Reiss, A., Berger, L., Rymer, T.L., Fisher, D.O., Lawes, M.J., Laurance, S.G., McCallum, H., Esson, C. & Epstein, J.H. 2017. A guide for ecologists: Detecting the role of disease in faunal declines and managing population recovery. *Biological Conservation* Vol. 214: 136-146. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.08.014>
- Quetglas, J., González, F. & Paz, O. de. 2003. Estudian la extraña mortandad de miles de murciélagos de cueva. *Quercus* 203: 50-51.
- Roue, S.Y. & Nemoz, M. 2002. *Mortalité exceptionnelle du minioptère de Schreibers en France lors de l'année 2002*. Bilan national. SFEPM, Paris. 28 p.
- Wobeser, G. & Wobeser, A.G. 1992. Carcass disappearance and estimation of mortality in a simulated die-off of small birds. *Journal of Wildlife Diseases* Vol. 28(4): 548-554. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-28.4.548>
- Wong, S., Lau, S., Woo, P. & Yuen, K.-Y. 2007. Bats as a continuing source of emerging infections in humans. *Reviews in Medical Virology* Vol. 17(2): 67-91 <https://doi.org/10.1002/rmv.520>