

Dynamique des populations de Petit rhinolophe en Picardie

Projet 2013-2017



©J. Lefèvre - ONF

Pierre-Loup JAN, Eric PETIT.

Financeurs :



Partenaires techniques :



Contexte et objectifs

Sous l'effet des activités humaines, les forêts et autres structures boisées connaissent des changements rapides et profonds depuis quelques décennies. Ces changements vont perdurer pour adapter nos modes d'exploitation de ces milieux à l'évolution rapide de l'environnement économique et de l'environnement biotique et abiotique. Les politiques actuelles visent à concilier les activités économiques et le maintien des conditions de ces activités, ce qui implique de préserver et renforcer la biodiversité. C'est notamment vrai pour la production forestière : c'est une activité liée au vivant, et donc à une complexité d'interactions qui conditionne la productivité de l'écosystème. Pour évaluer l'efficacité de ces politiques publiques, il est aujourd'hui nécessaire de mettre en place des indicateurs biologiques, pour évaluer les conséquences de mesures d'aménagement, de choix de parcours techniques, ou de mode d'exploitation, sur la biodiversité.

Le Petit rhinolophe (*Rhinolophus hipposideros*), espèce inscrite à l'annexe 2 de la directive Habitats-Faune-Flore, est lié aux milieux forestiers et aux bocages denses, où il trouve son alimentation. C'est l'espèce européenne de chauve-souris dont la régression est la mieux documentée, notamment au Benelux, en Allemagne, et dans le nord de la France. Son lien avec les milieux boisés est attesté par de nombreuses études de télémétrie et la démonstration que la dynamique des colonies (effectifs, fécondité) est d'autant plus favorable que celles-ci sont plus incluses en forêt. Il s'agit donc d'un indicateur biologique particulièrement intéressant pour les milieux boisés, mais dont la dynamique des populations est mal connue et difficilement observable. Comme beaucoup de chauve-souris, il s'agit d'une espèce sensible aux baguages et aux perturbations, et les études démographiques sur cette espèce se limitent le plus souvent à des comptages.

L'objectif de ce projet consiste à observer la dynamique des populations du Petit rhinolophe à l'aide d'une méthode innovante et sans perturbation pour les individus, à savoir la génétique non invasive. Ces données permettront ensuite de faire le lien entre la dynamique démographique des colonies et la qualité du milieu forestier.

I. Collecte des données

19 colonies ont été sélectionnées en Picardie pour étudier la dynamique des populations de l'espèce dans cette région (Fig. 1). Afin de récolter les informations génétiques des individus sans pour autant les déranger et ajouter un stress inutile sur une espèce déjà fragile, un échantillonnage de guano a été effectué pendant l'été de 2013 à 2016. Une de ces colonies, P412, se trouve dans une maison de particulier pour laquelle nous n'avons pas pu échantillonner en 2014 et 2015. L'échantillonnage a eu lieu avant et après la mise-bas afin de prendre en compte la présence de juvéniles dans les colonies. Le guano est récolté sur du papier journal déposé dix jours avant la récolte, afin de s'assurer qu'il s'agit bien de guano récent. L'ADN est ensuite extrait du guano puis génotypé à l'aide de neuf marqueurs génétiques différents. Le génotypage est une méthode permettant de caractériser l'ADN des individus sur des portions bien précises, afin de les différencier et de mieux comprendre les échanges et la reproduction au sein des colonies, mais aussi entre les différentes colonies.

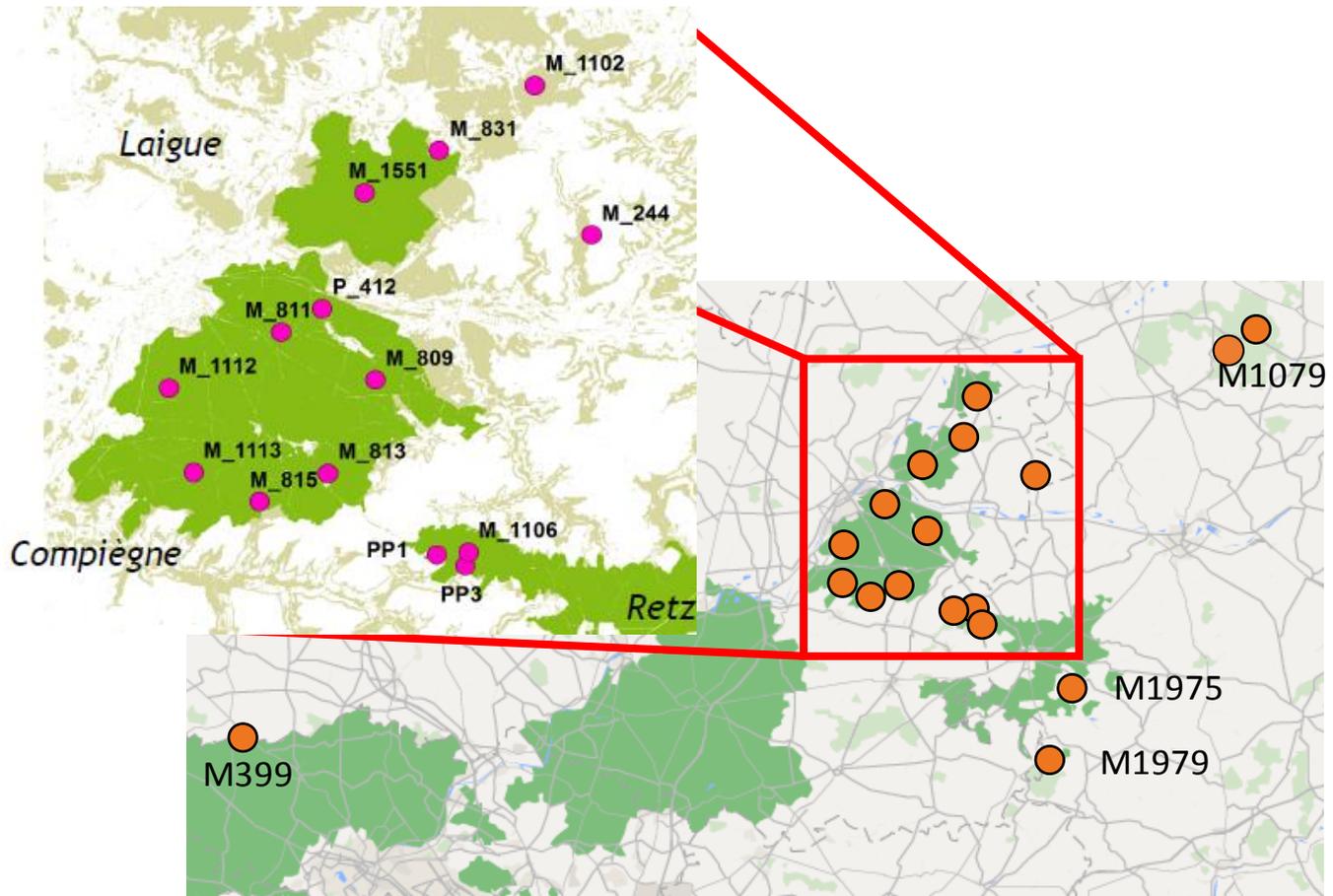


Figure 1 : Localisation des colonies de petits rhinolophes échantillonnées en Picardie

Si les échantillons non invasifs évitent le dérangement des petits rhinolophes, il est cependant reconnu qu'ils sont moins concentrés en ADN que les morceaux de tissu ou les prélèvements sanguins, ce qui complique le génotypage : afin de limiter et surtout contrôler la qualité de nos informations génétiques, nous avons effectué le génotypage 3 fois sur chacun de nos échantillons afin de comparer les résultats entre nos répliques. Il est possible d'estimer la qualité moyenne des échantillons grâce à un indice de qualité (QI) situé entre 0 et 1, et qui se base sur la cohérence des résultats du génotypage entre les 3 répliques que nous avons effectués. Cet indice de qualité se trouve aux alentours de 0.8 pour les quatre années, ce qui est un excellent résultat pour de la génétique non invasive. De précédentes études menées sur d'autres mammifères comme le loup et l'ours présentent plutôt des QI inférieurs à 0.65 (Miquel et al. 2006). Cette qualité est peu variable selon les marqueurs génétiques, à l'exception de l'année 2015, où le QI d'un des marqueurs est tombé à 0.55 (valeur la plus basse obtenue.)

Tableau 1 : Nombre d'échantillons et qualité du génotypage selon les années.

Année	Nombre d'échantillons	Pourcentage d'échantillons correctement géotypés	Indice de qualité (QI)
2013	4974	70%	0.82
2014	3224	72%	0.79
2015	3560	85%	0.82
2016	3456	75%	0.82

Comme chez toutes les espèces vivantes, l'ADN de chaque individu dépend directement de celui de ses parents, et l'analyse des données génétique issues de différentes colonies permet de connaître leur diversité ou le taux d'échange d'individus entre les populations, on parle alors de génétique des populations. Cet outil peut apporter des informations très intéressantes à une échelle locale mais se prête aussi à des études à plus grande échelle. Ainsi, nous avons complété notre échantillonnage de Picardie par un échantillonnage comprenant des colonies situées dans le nord de la France, en Belgique, et en Allemagne, réalisés par des associations locales et une doctorante allemande, Lisa Lehnen, pendant l'année 2015, et obtenu de informations concernant le nombre et la taille des colonies avoisinantes dans un rayon de 80 km autour d'elles (Fig. 2).

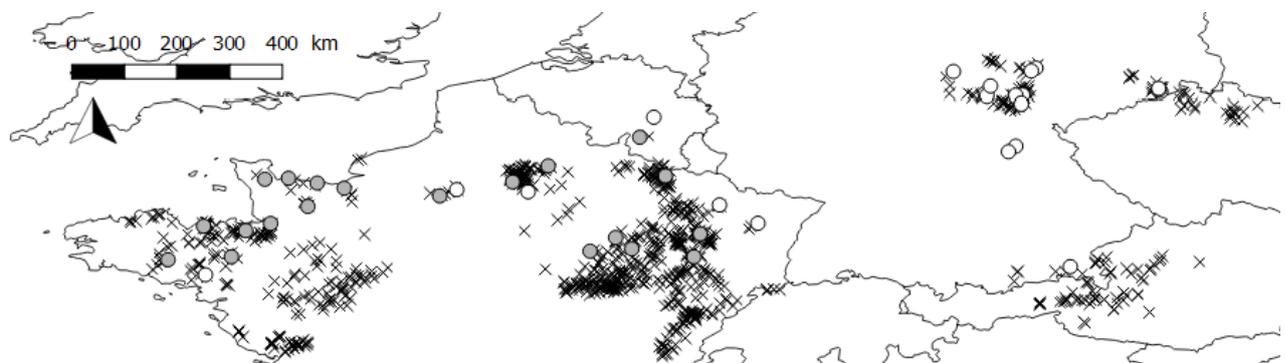


Figure 2 : Carte représentant les colonies échantillonnées dans le cadre de l'étude à plus grande échelle. Les points représentent les populations échantillonnées, avec en blanc les colonies pour lesquelles nous avons détecté des goulots d'étranglements (voir plus bas). Les croix correspondent aux colonies de maternités de Petit rhinolophe présentes dans un rayon de 80 km autour des colonies échantillonnées.

L'ADN peut aussi servir d'"empreinte digitale" pour associer chaque guano à l'individu dont il est issu : répéter l'échantillonnage pendant quatre ans permet donc de retrouver certains individus d'une année sur l'autre afin d'observer directement leur survie ainsi que leur dispersion entre les colonies. Avec ces données, nous pourrions utiliser certains modèles de dynamique des populations, appelés modèles de "Capture-Marquage-Recapture", qui

pourront alors estimer les taux de survie et de dispersion de nos colonies. L'ADN d'un individu dépend directement de celui de ces parents, et peut donc également servir d'outils pour assigner des chauves-souris en tant que "parents" ou en tant que "juvéniles", ce qui permet également d'obtenir des informations concernant la fécondité au sein de chaque colonie.

II. Diversité génétique

La diversité génétique des petits rhinolophes à Compiègne se situe entre 0.6 et 0.7, ce qui est inférieur aux populations méditerranéennes, là où le petit rhinolophe était déjà présent avant la dernière glaciation, mais qui correspond aux populations les plus nordiques, comme en Grande-Bretagne ou en Irlande (Dool et al. 2013). La plupart des colonies échantillonnées ont montré une diversité génétique similaire à ce qui a été observé en Picardie (Fig 3.), bien que les populations Allemandes (ALL) et belges (BEL) semblent présenter des diversités génétiques plus faibles. Ces résultats montrent tout de même que les colonies de Picardie, bien qu'isolées géographiquement, n'ont vraisemblablement pas subi d'érosion génétique particulière, et que la diversité génétique obtenue n'est que le fruit de la lente colonisation de l'Europe par le petit rhinolophe à partir de la méditerranée après les dernières glaciations (Dool et al. 2013).

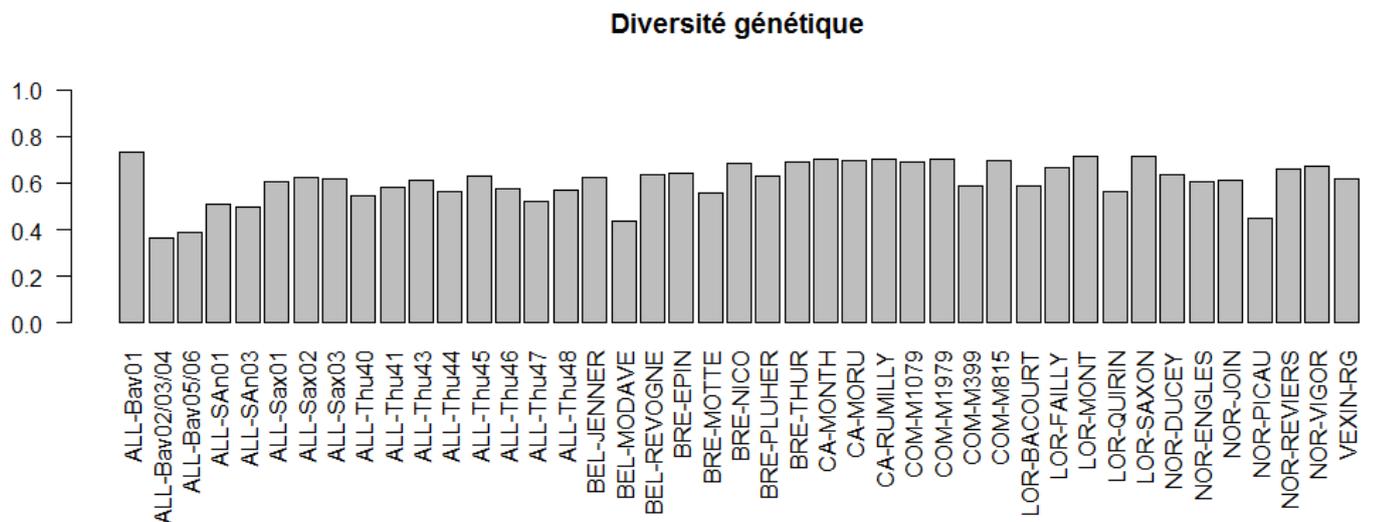


Figure 3 : Diversité génétique de colonies de petits rhinolophes

III. Isolement et distance génétique

Afin d'étudier l'isolement génétique dans les colonies du massif de Compiègne et des alentours (c'est-à-dire toutes sauf M399), nous avons ajouté à l'échantillonnage de 2016 des échantillons venus de colonies nommées Bois-aucourt, Clavières, Les-fosses, Montgobert, Mortefert, et Vieux moulin. Les colonies Bois-aucourt, Mortefert et Croix-sergent furent ensuite retirées de cette analyse, car nous n'avons pas obtenu un nombre

suffisant d'individus pour ces colonies (Génotypage de mauvaise qualité ou nombre d'individu insuffisant dans la colonie), ce qui nous donne un total de 21 colonies analysées. Lorsqu'on s'intéresse à l'isolement génétique des individus femelles de Picardie, on remarque que les colonies M1975 et M1979 sont éloignées génétiquement du reste des colonies (Fig. 4). Lorsqu'on retire celles-ci du jeu de données, M1079 semble s'éloigner du reste du pool génétique, à une échelle moindre (Fig. 4). Lorsqu'on regarde ces colonies sur une carte (Fig. 1), ces différenciations semblent correspondre à des barrières géographiques puisque qu'il s'agit des colonies les plus excentrées sur la carte : on peut cependant s'étonner du groupe formé par M1975 et M1979, à l'est de la forêt de Retz, qui implique que les colonies du Bois-Hariez (M1106, PP1 et PP3) sont génétiquement plus proches des colonies du massif de Compiègne, bien qu'elles fassent elles aussi partie de la forêt de Retz. On peut imaginer la présence de barrières à la dispersion au sein de la forêt de Retz qui limiteraient les échanges entre l'ouest et l'est de la forêt, comme par exemple la Nationale 2 qui traverse cette forêt. Le reste des colonies semblent former un tout relativement homogène. Si une analyse préliminaire supposait une faible séparation est-ouest, peut-être due à des rassemblements dans des zones d'accouplement différents, l'ajout des nouvelles colonies et la répétition de cette analyse sur les données de 2016 ne semble pas confirmer cette hypothèse. Nous allons maintenant tester si la distance géographique entre ces colonies influence leur distance génétique au sein de Compiègne.



Figure 4 : Analyse en composante principale de la diversité génétique de populations picardes du Petit rhinolophe. La deuxième analyse (droite) exclue les deux colonies qui les plus dissemblables, M1975 et M1979. Chaque couleur et ellipse représente une colonie, chaque point un individu. Cette figure illustre l'isolement génétique relatif des colonies M1079, M1979, et M1975 (voir cartes).

La distance génétique entre les colonies est un indicateur très intéressant en ce qui concerne la dispersion des individus : la distance génétique entre deux colonies sera d'autant plus faible si beaucoup de chauves-souris 1) se déplacent d'une colonie à l'autre ou 2) se reproduisent avec des chauves-souris de l'autre colonie. Ainsi, regarder la relation qui existe entre la distance génétique et la distance géographique pour chaque paire de colonies

permet de rendre compte des capacités de dispersion des individus. Il est d'usage de représenter cette relation sous la forme d'une relation linéaire et de regarder la pente de la ligne obtenue : si cette pente est faible (une ligne pratiquement horizontale), alors la distance génétique augmente peu avec la distance : cela signifie que les individus sont capables de se déplacer loin et de se reproduire avec des individus éloignés. A l'inverse, une pente forte caractérise des individus plus sédentaires.

La distance géographique impacte significativement la distance génétique entre les 21 colonies (test de Mantel), et la pente obtenue est de 0.0015 (Fig. 5) : si cela peut paraître faible, elle est pourtant plus forte que celle d'une autre chauve-souris forestière, le murin de Beschtein, pour laquelle la pente obtenue pour des distance géographique équivalente était quasiment nulle (Kerth and Petit 2005). Ceci est particulièrement impressionnant car le murin de Beschtein est considéré comme une chauve-souris très sédentaire avec des capacités de dispersion très limitées.

Afin de mettre ces résultats en contexte, nous avons analysé les données récoltés dans trois pays européens, en incluant les individus mâles. La diversité génétique actuelle des populations de petit rhinolophe est fortement diminuée par deux facteurs : les chutes démographiques très fortes du siècle dernier, qui ont fortement diminué la diversité génétique des populations concernées (on parle alors de "goulot d'étranglement"), ainsi que la connectivité des colonies, que nous avons estimé par le nombre d'individu présent autour des colonies (cet impact semble particulièrement fort en prenant en compte tous les individus comptés dans un rayon de 80 km autour des colonies). La présence d'un goulot d'étranglement n'a été testé que dans quatre colonies picardes (M815, M1979, M1079 et M399), et seule M1979 a présenté des traces de goulot d'étranglement, mais relativement faible si on les compare aux autres colonies présentant des signaux similaires (les colonies allemandes étant particulièrement affectées). De la même manière, les colonies Picardes ne présentent pas d'isolement particulier concernant le nombre d'individu les entourant : le fait qu'elles soient en limite d'aire de distribution explique que leur diversité génétique soit plus faible que les colonies méditerranéennes, mais elles présentent des niveaux de diversité génétique plus élevés que les colonies isolées et qui ont subi de fortes chutes démographiques, telles que les colonies allemandes. La relation distance géographique-distance génétique présente toujours un patron d'isolation par la distance à cette échelle (Fig 6), avec encore une fois une pente plus forte (0.013) que ce qui peut être observé chez d'autres espèces de chauves-souris à des échelles spatiales similaires (Kerth and Petit 2005). Ces résultats montrent donc que les échanges génétiques sont très marqués par la connectivité et la distance géographique, et laisse présager de très faibles capacités de dispersion. La comparaison avec d'autres espèces de chauves-souris, chez lesquelles la dispersion est fortement liée au fait que les mâles et les femelles sont capables de parcourir de grandes distances pour aller trouver un partenaire sexuel (e.g. Kerth et al. 2003), suggère que les accouplements chez le Petit rhinolophe ont lieu localement, une hypothèse qui reste à tester.

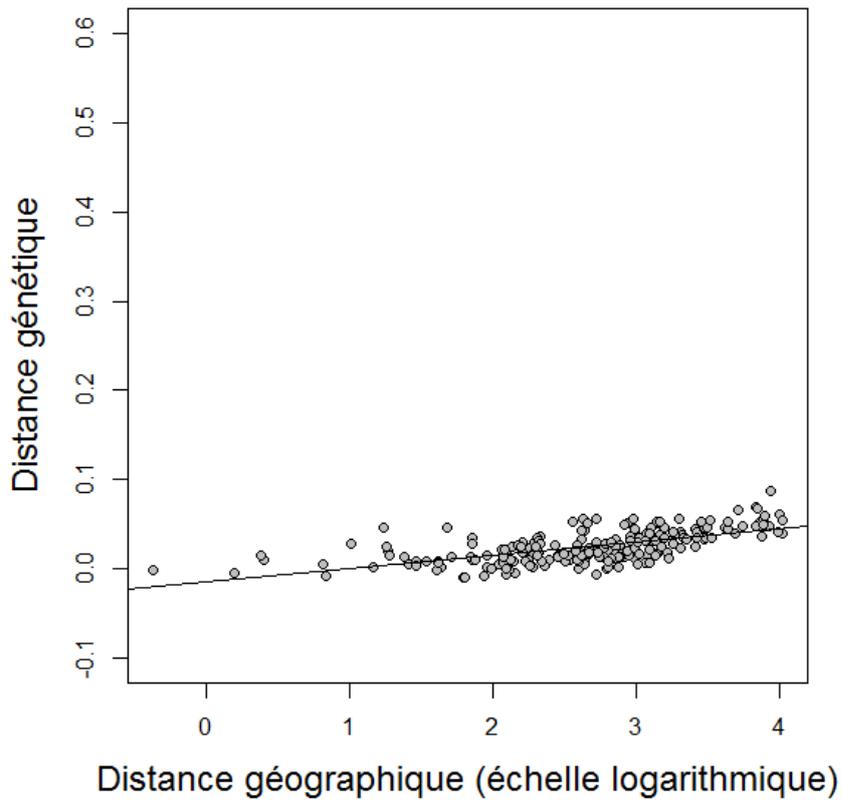


Figure 5 : Relation entre la distance génétique et la distance géographique entre les colonies de la forêt de Compiègne, Laigue et du Bois Hariez. Pente de la droite : 0.0015 .

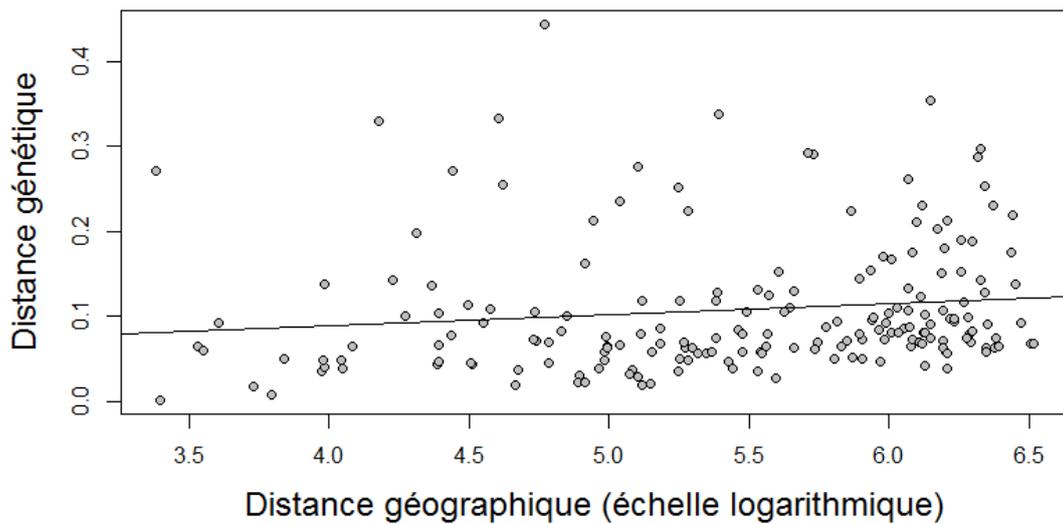


Figure 6 : Relation entre la distance génétique et la distance géographique entre les colonies échantillonnées en France, Belgique, et Allemagne. Pente de la droite : 0.013.

IV. Déplacements observés

Sur un total de 4046 individus différenciés, seul 61 individus ont été retrouvés dans deux colonies différentes, dont 49 qui se sont déplacé entre les deux colonies les plus proches, à savoir M1106 et PP3 (700 mètres de distance). Au-delà de ces individus, un déplacement a été observé entre PP1 et PP3 (1.5 km), deux entre PP1 et M1106 (2.3 km), un entre M1551 et M831 (5.8 km), un entre M809 et M1112 (15 km) un entre P412 et M811 (2.3 km), deux entre M1113 et M815 (3.4 km), deux entre M811 et M1112 (6 km) et deux entre M813 et M815 (3.5 km), soit 0.3% des individus. Ces résultats confirment une très faible dispersion entre les colonies, limitée à 15 km, et des évènements de déplacements entre les colonies très exceptionnels en Picardie. Le nombre relativement élevé de déplacement entre M1106 et PP3, qui ont parfois lieu au sein de la même année, nous évoque un comportement déjà connu et observé chez le petit rhinolophe : l'utilisation de colonies satellites. Ces colonies satellites correspondent à des colonies suffisamment proches mais avec des conditions de températures différentes : elles permettent notamment aux femelles gestantes de réguler plus facilement leur température selon les conditions climatiques. Au vu de ces résultats, nous avons décidé de nous concentrer sur l'estimation de la survie et de la fécondité, et non sur la dispersion, dans le cadre de notre modélisation de l'histoire de vie des individus à l'aide de nos données de marquage recapture.

V. Impact de l'environnement sur la survie et la fécondité

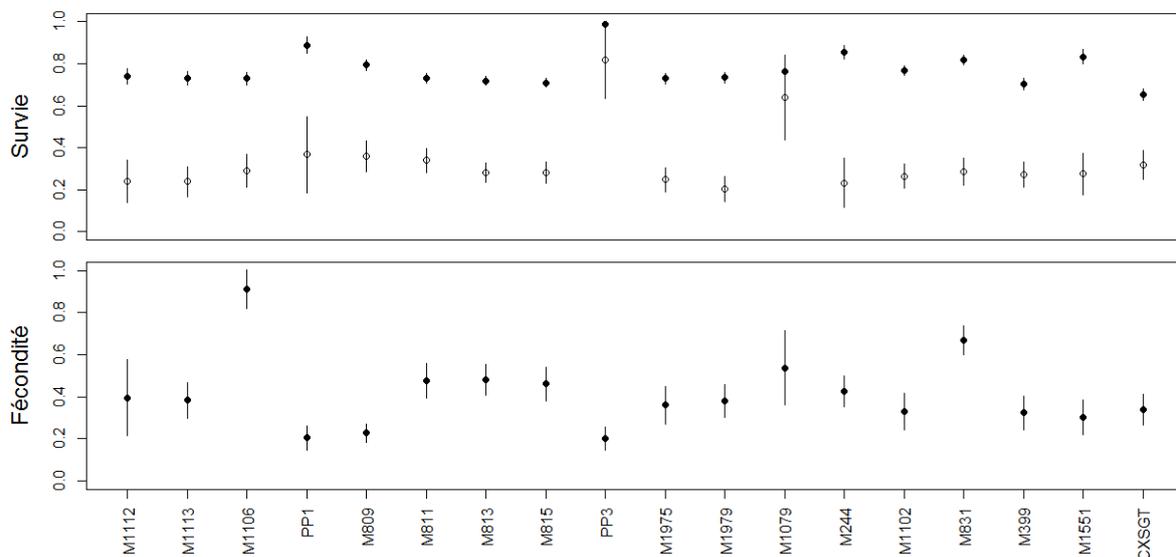


Figure 7 : Survie et Fécondité estimé par les modèles de capture-marquage-recapture dans les 18 colonies de Picardie échantillonnées pendant quatre ans. Les points noirs représentent la survie adulte, et les points blancs la survie juvénile. Les segments représentent l'écart type autour des estimations.

Les données de survie adulte, juvénile et de fécondité des différentes colonies sont présentées dans la figure 7. Les valeurs obtenues sont plus basses que celles communément observés chez les chauves-souris européennes (Schaub et al. 2007; Schorcht, Bontadina, and Schaub 2009; Sendor and Simon 2003; Bailey et al. 2017), et implique que le maintien à long terme de ces populations est très incertain. Les valeurs de fécondité sont cependant cohérentes avec celles déjà été observés chez le petit rhinolophe (Schofield 1996; Petit, Le Texier, and Farcy 2014), et les survies adulte observés ici sont supérieurs à la seule autre valeur observée à ce jour, dans une colonie de Petit rhinolophe des Pays-Bas (Bezem, Sluiter, and Van Heerdt 1960).

Les estimations de deux colonies ressortent du lot : PP3 et M1079, pour lesquelles les valeurs de de survie adulte et juvénile sont très peu différenciées, ce qui serait très étonnant pour des populations de chauve-souris européennes. Il est donc probable que nos modèles n'aient pas réussi à distinguer efficacement les adultes des juvéniles dans ces colonies. Cela s'explique facilement dans le cas de PP3, car le fait qu'elle soit une colonie satellite de M1106 implique des mouvements d'individus qui n'ont pas été pris en compte dans nos modèles, dans lesquels nous avons considéré des populations fermées. Nous n'avons en revanche pas d'explications concernant l'échec de la modélisation de la colonie M1079. Ces deux colonies ont donc été retirées du jeu de donnée avant de tester l'impact de l'environnement sur les différents paramètres de dynamique de populations (survie adulte, survie juvénile, fécondité).

Des comptages effectués dans des colonies de Petit rhinolophe bretonnes ont déjà révélé un impact du paysage aux alentours de la colonie de maternité (500 mètres autour) sur la taille, la fécondité et les tendances démographique de ces colonies (Jan *et al.*, données non publiés). Ces données avaient démontré un impact positif de la surface en forêt de feuillus et de la présence de berges des plans d'eau, ainsi qu'un impact négatif des surfaces artificielles et cultivées et des milieux ouverts trop intrusifs dans la matrice paysagère. Le jeu de données de Picardie n'offrait pas de variabilité suffisante entre les colonies pour tester l'ensemble de ces variables, mais nous avons pu tester l'impact de la surface et de la forme des patchs pour les forêts de feuillu, les terres cultivées et les milieux ouverts. Nous avons rajouté à ces données paysagères des données de gestion forestière, en testant l'impact de la diversité en espèce d'arbre, de la proportion de futaie régulière ainsi que celui du diamètre des arbres autour de la colonie.

Aucune de ces variables n'a montré d'effets significatifs sur la survie adulte ou la fécondité. La survie juvénile s'est cependant trouvé positivement impactée par une grande proportion de forêt feuillue autour de la colonie, et négativement impactée par la proportion de terrain cultivé. Le diamètre des arbres est également positivement associé avec la survie juvénile.

Nos résultats impliquent donc que l'environnement proche de la colonie influence surtout la survie des juvéniles, qui sont des individus qui vont s'envoler pour la première fois hors de la colonie de maternité, inexpérimentés. L'impact négatif des surfaces agricoles sur la présence du Petit rhinolophe a déjà été observé, et semble être particulièrement lié aux pesticides et insecticides utilisés communément en agriculture conventionnelle, qui vont diminuer le nombre d'insectes dans les milieux alentours, voire directement affecter la physiologie des chauves-souris (Bontadina, Schofield, and Naef-Daenzer 2002; Wickramasinghe et al. 2003; Wickramasinghe et al. 2004). Les résultats obtenus en Picardie impliquent que la présence de ces milieux autour de la colonie de maternité affecterait donc particulièrement les individus inexpérimentés que sont le juvéniles, alors qu'à l'inverse

la présence importante du terrain de chasse idéal autour de la colonie faciliterait leur survie. Ceci est confirmé par l'impact positif de la surface en forêt de feuillus sur la survie juvénile, un type de paysage connu pour être le terrain de chasse favori du petit rhinolophe (Schofield 1996; Bontadina, Schofield, and Naef-Daenzer 2002). Nos résultats concernant la taille de la colonie et la survie juvénile montrent également que ces forêts sont d'autant plus profitables pour le petit rhinolophe que le diamètre des arbres est grand, car les arbres plus large, et donc plus vieux, offrent plus de micro-habitats et abritent des populations d'insectes plus abondantes, facilitant la chasse du Petit rhinolophe (Holzhaider et al. 2002; Smith and Racey 2008).

VI. Conclusions et perspectives

Nos résultats montrent que la génétique non invasive offre des résultats très satisfaisants, avec une très bonne qualité d'information génétique. La génétique des populations comme le protocole de capture-marquage-recapture nous montrent que le Petit rhinolophe est une espèce avec des capacités de dispersion limitées, et très sensibles aux barrières géographiques telles que l'absence de forêt. La diversité génétique des colonies échantillonnées à plus grande échelle est variable, et dépend du récent déclin des populations du petit rhinolophe mais aussi du degré de connectivité des colonies avec le reste des populations de Petit rhinolophe. Les données de génétique non-invasive collectées sur quatre ans nous ont permis d'utiliser des modèles de Capture-Marquage-Recapture et d'observer un impact marqué du paysage proche des colonies de maternité sur la survie juvénile, avec un impact positif de la forêt feuillue, notamment si elle est constituée d'arbres de grands diamètres, et un impact négatif des terres cultivées.

Ces résultats offrent un cadre permettant de juger de la qualité des gîtes de maternité pour le maintien des populations de petit rhinolophe, mais ouvrent également de nouvelles opportunités pour des actions de conservation plus directes. Nous avons associé l'effet négatif de la présence des terres cultivées sur la survie des juvéniles au manque de proies dans ces milieux mais aussi à une action directe des pesticides. Les petits rhinolophes sont particulièrement contaminés par les pesticides organochlorés, qui se transmettent aux juvéniles avant la naissance par le placenta et après la naissance via l'allaitement (Afonso et al. 2016). Le lien direct entre cette contamination et les probabilités de survie des petits rhinolophes n'a pas été établi lors de nos travaux, mais mériterait une étude plus approfondie. En effet, si cet effet est avéré, des mesures concrètes consisteraient à limiter l'utilisation de pesticides dans les alentours des colonies de maternité, et ceci impliquerait autant les terres cultivées que les pesticides utilisés en sylviculture et pour le traitement des surfaces en bois des bâtiments (Boye and Dietz 2005; Afonso et al. 2016). La gestion forestière est susceptible d'avoir un fort impact sur la dynamique des chauves-souris (Boye and Dietz 2005), et nous avons donc testé l'impact de la diversité spécifique, de la proportion de futaie régulière, et du diamètre des arbres. La diversité spécifique des arbres impacte fortement celles des proies du petit rhinolophe, les insectes, mais n'a pas montré d'effet sur les colonies picardes : la composition spécifique joue cependant un rôle important, car la taille des colonies est positivement impactée par la proportion d'arbres feuillus, comme attendu chez le petit rhinolophe et d'autres espèces (Bontadina, Schofield, and Naef-Daenzer 2002; Boye and Dietz 2005). La proportion de futaie régulière autour de la colonie n'a montré aucun impact significatif dans notre étude. Le diamètre des arbres à quant à lui montré un impact positif sur la taille des colonies et la survie des juvéniles. Les arbres les plus larges, qui sont aussi, pour la plupart, les plus

vieux, sont les hôtes d'une plus grande diversité et d'une plus grande abondance d'insectes, faisant des arbres les plus larges un terrain de chasse de choix pour les petits rhinolophes (Holzhaidner et al. 2002; Smith and Racey 2008). Nos résultats suggèrent donc qu'adapter la gestion forestière en favorisant la présence d'arbres de grandes tailles autour des colonies de maternités serait une mesure de conservation efficace pour améliorer la taille des populations et la survie des juvéniles.

Remerciements

Nous tenons à remercier le conseil départemental de l'Aisne pour le financement de ce projet, l'équipe de l'ONF de Picardie et du conservatoire d'espaces naturels de Picardie pour son soutien technique et scientifique, ainsi que les différentes associations impliqués dans l'échantillonnage à plus grande échelle : Bretagne Vivante, le Groupe Mammologique Normand, le parc naturel régional du Vexin Français, le conservatoire d'espaces naturels de Champagne-Ardenne, la Commission de Protection des Eaux, du Patrimoine, de l'Environnement, du Sous-sol et des Chiroptères de Lorraine et l'association Natagora. Nous remercions également Lisa Lehnen, Sébastien Puechmaille et Pascaline Le Gouar pour leur aide dans la collecte ou l'analyse des données.

Bibliographie

- Afonso, Eve, Pierline Tourmant, Jean-Christophe Foltête, et al.
2016 Is the Lesser Horseshoe Bat (*Rhinolophus Hipposideros*) Exposed to Causes That May Have Contributed to Its Decline? A Non-Invasive Approach. *Global Ecology and Conservation* 8: 123–137.
- Bailey, Amanda M., Robert A. McCleery, Holly K. Ober, and William E. Pine
2017 First Demographic Estimates for Endangered Florida Bonneted Bats Suggest Year-Round Recruitment and Low Apparent Survival. *Journal of Mammalogy* 98(2): 551–559.
- Bezem, J. J., J. W. Sluiter, and P. F. Van Heerdt
1960 Population Statistics of Five Species of the Bat Genus *Myotis* and One of the Genus *Rhinolophus*, Hibernating in the Caves of S. Limburg. *Archives Néerlandaises de Zoologie* 13(4): 511–539.
- Bontadina, Fabio, Henry Schofield, and Beat Naef-Daenzer
2002 Radio-Tracking Reveals That Lesser Horseshoe Bats (*Rhinolophus Hipposideros*) Forage in Woodland. *Journal of Zoology* 258(3): 281–290.
- Boye, P., and M. Dietz
2005 Development of Good Practice Guidelines for Woodland Management for Bats English Nature Research Reports Nr. 661. English Nature, Peterborough. 89p.
- Dool, Serena E., Sébastien J. Puechmaille, Christian Dietz, et al.
2013 Phylogeography and Postglacial Recolonization of Europe by *Rhinolophus Hipposideros* : Evidence from Multiple Genetic Markers. *Molecular Ecology* 22(15): 4055–4070.
- Holzhaider, Jennifer, Eva H. Kriner, Rudolph Bernd-Ulric, and Andreas Zahn
2002 Radio-Tracking a Lesser Horseshoe Bat (*Rhinolophus Hipposideros*) in Bavaria: An Experiment to Locate Roosts and Foraging Sites. *Myotis* 40: 47–54.
- Jan, Pierre-Loup, Diane Zarzoso-Lacoste, Damien Fourcy, et al.
2017 Population-level landscape analysis enhance knowledge from individual level: implications for the conservation of a woodland bat. Unpublished
- Kerth, Gerald, Andreas Kiefer, Carsten Trappmann, and Martin Weishaar
2003 High gene diversity at swarming sites suggests hot spots for gene flow in the endangered Bechstein's bat. *Conservation Genetics* 4, 491–499.
- Kerth, Gerald, and Eric Petit
2005 Colonization and Dispersal in a Social Species, the Bechstein's Bat (*Myotis Bechsteinii*). *Molecular Ecology* 14: 3943–3950.
- Miquel, Christian, Eva Bellemain, et al.
2006 Quality Indexes to Assess the Reliability of Genotypes in Studies Using Noninvasive Sampling and Multiple-Tube Approach. *Molecular Ecology Notes* 6(4): 985–988.
- Petit, Eric, Erwan Le Texier, and Olivier Farcy
2014 Suivi Démographique de Quatre Espèces Patrimoniales En Bretagne : Analyse Statistique de 11 Années de Comptage. *Symbioses* 32: 63–67.
- Schaub, Michael, Olivier Gimenez, Antoine Sierro, and Raphaël Arlettaz
2007 Use of Integrated Modeling to Enhance Estimates of Population Dynamics Obtained from Limited Data. *Conservation Biology: The Journal of the Society for Conservation Biology* 21(4): 945–955.
- Schofield, Henry William
1996 The Ecology and Conservation Biology of *Rhinolophus Hipposideros*, the Lesser Horseshoe Bat. Ph.D., University of Aberdeen. <http://ethos.bl.uk/OrderDetails.do?uin=uk.bl.ethos.480678>, accessed December 19, 2016.
- Schorcht, Wigbert, Fabio Bontadina, and Michael Schaub

2009 Variation of Adult Survival Drives Population Dynamics in a Migrating Forest Bat. *Journal of Animal Ecology* 78(6): 1182–1190.

Sendor, Thomas, and Matthias Simon

2003 Population Dynamics of the Pipistrelle Bat: Effects of Sex, Age and Winter Weather on Seasonal Survival. *Journal of Animal Ecology* 72(2): 308–320.

Smith, P. G., and Paa Racey

2008 Natterer's Bats Prefer Foraging in Broad-Leaved Woodlands and River Corridors. *Journal of Zoology* 275(3): 314–322.

Wickramasinghe, Liat P., Stephen Harris, Gareth Jones, and Nancy Vaughan Jennings

2004 Abundance and Species Richness of Nocturnal Insects on Organic and Conventional Farms: Effects of Agricultural Intensification on Bat Foraging. *Conservation Biology* 18(5): 1283–1292.

Wickramasinghe, Liat P., Stephen Harris, Gareth Jones, and Nancy Vaughan

2003 Bat Activity and Species Richness on Organic and Conventional Farms: Impact of Agricultural Intensification. *Journal of Applied Ecology* 40(6): 984–993.