Découverte de chauves-souris au nez blanc au Luxembourg

Xavier Mestdagh[1], Hubert Baltus[1], Lucien Hoffmann[1], Nicolas Titeux[1]

[1] Centre de recherche public– Gabriel-Lippmann, département environnement & agro-biotechnologies, 41 rue du Brill, L-4422 Belvaux (adresse pour correspondance : titeux@lippmann.lu)

Mestdagh, X., H. Baltus, L. Hoffmann & N. Titeux, 2012. Découverte de chauves-souris au nez blanc au Luxembourg. *Bulletin de la Société des naturalistes luxembourgeois* 113: 141-149.

Abstract. The white-nose syndrome emerged in 2006 in the United States of America and is now reported as one of the most important epizootics for wildlife. The causal fungal agent, *Geomyces destructans*, induces mass mortality in North-American hibernating bats. This infectious disease is also present in Europe but is not associated with lethal consequences. A bat monitoring programme in Luxembourg has been initiated in 2010-2011 and this programme includes an underground, hibernation sites survey. This study summarizes the state-of-the-art knowledge of the white-nose syndrome and provides indication of the existence of *Geomyces destructans* in Luxembourg.

Key words. Bats, chiroptera, *Geomyces destructans*, Luxembourg, monitoring, *Myotis myotis*, white-nose syndrome.

1. Introduction

Depuis sa découverte et sa description en février 2006 près d'Albany, dans l'état de New-York aux États-Unis, le syndrome du nez blanc est rapidement devenu une menace majeure pesant sur l'état de santé des chiroptères en Amérique du Nord. Il s'agit de la plus virulente des maladies contemporaines de la faune sauvage (Cryan et al. 2010, Frick et al. 2010, U.S. Fish & Wildlife Service 2011). Régulièrement comparée aux grandes maladies infectieuses frappant d'autres groupes taxonomiques, comme la chytridiomycose chez les amphibiens, la myxomatose chez les lapins, la peste des écrevisses ou le virus du Nil occidental chez les oiseaux (Frick et al. 2010, Puechmaille et al. 2011a), cette épizootie a causé depuis 2006 la mort de plus de 5,5 millions de chauves-souris dans le nord-est américain (U.S. Fish & Wildlife Service 2012). Cette mortalité massive est alarmante car la croissance des populations de chiroptères est fortement limitée par le taux de natalité qui est restreint à un ou deux jeunes par femelle chaque année (Barclay & Harder 2003). Le syndrome affecte différentes espèces de chauves-souris américaines, des plus rares aux plus courantes (Boyles & Willis 2010, Foley et al. 2011). Par exemple, le petit vespertilion brun, *Myotis lucifugus* (LeConte, 1831), était l'une des espèces les plus communes dans le nord-est américain jusqu'il y a peu et est maintenant menacée d'extinction régionale dans moins de 20 ans (Frick et al. 2010). La surveillance hivernale des sites d'hibernation a pu mettre en évidence des taux de mortalité chez cette espèce allant de 30 à 100% (Hicks 2008, Frick et al. 2010).

Le syndrome du nez blanc se manifeste chez les chiroptères en hibernation par la croissance d'un champignon blanc sur les parties glabres comme le museau et les membranes alaires (Blehert et al. 2009, Meteyer et al. 2009). Des analyses ont mis en évidence la présence du champignon psychrophile (qui aime le froid) *Geomyces destructans* (Blehert et Gargas, 2009) au niveau de ces marques blanches (Gargas et al. 2009), mais ce n'est que très récemment que ce champignon a été clairement identifié comme l'agent infectieux principal responsable des mortalités massives observées en Amérique du Nord (Lorch et al. 2011, Warnecke et al. 2012). Les hyphes de ce mycète ont la particularité de croître dans le tissu conjonctif vivant en envahissant les follicules pileux et les glandes

associées (Blehert et al. 2009, Meteyer et al. 2009, Cryan et al. 2010).

Dans les régions tempérées, l'hibernation des chauves-souris constitue une étape incontournable afin de passer la mauvaise saison. Cette phase de léthargie peut les placer à la merci des agents infectieux car les fonctions immunitaires sont très limitées (Speakman & Thomas 2003, Bouma et al. 2010). La recherche d'une température basse et d'une humidité élevée place les individus en hibernation dans des conditions optimales pour la croissance de *Geomyces destructans* (Blehert et al. 2009, Gargas et al. 2009, Meteyer et al. 2009). La réponse immunitaire n'est observée qu'à la sortie d'hibernation sur les individus vivants et prend la forme de fortes inflammations purulentes (Meteyer et al. 2009, Pikula et al. 2012). La transmission des conidies du champignon entre individus différents se réalise très probablement par contact, mais il n'a pas été démontré qu'une transmission aérienne est impossible (Lorch et al. 2011). Il est probable que les rassemblements automnaux d'individus provenant de colonies différentes jouent un rôle prépondérant dans la dispersion de ce champignon infectieux (Lorch et al. 2011).

Les connaissances relatives au syndrome du nez blanc sont encore lacunaires, mais il a été observé en Amérique du Nord que les individus infectés présentent des perturbations dans leurs cycles de torpeur et d'éveil, avec notamment une augmentation du nombre de réveils et une sortie d'hibernation plus précoce (Reeder et al. 2012, Warnecke et al. 2012). Willis et al. (2011) et Warnecke et al. (2012) suggèrent que le développement du champignon provoque une déshydratation par évaporation au niveau de l'épiderme et est à l'origine de la perturbation de ces cycles. L'autopsie des cadavres révèle une absence de réserves de graisses et indique que les individus meurent probablement de faim en raison de la fréquence anormalement élevée des réveils durant la phase d'hibernation (Blehert et al. 2009, Boyles & Willis 2010, Willis et al. 2011, Warnecke et al. 2012). Des individus infectés sont fréquemment observés à l'extérieur des cavités, en plein jour et au cœur de l'hiver, probablement à la recherche de nourriture ou d'eau, ce qui constitue un comportement tout à fait anormal (Blehert et al. 2009, Boyles & Willis 2010).

C'est en 2008-2009 en France et en Allemagne que les premières preuves de présence de *Geomyces destructans* en Europe ont été apportées à la suite d'analyses génétiques (Puechmaille et al. 2010, Wibbelt et al. 2010). Néanmoins, d'anciennes photographies révèlent la présence d'individus montrant des signes similaires au syndrome du nez blanc dans les années 1980 en Allemagne (Feldmann 1984) et dès l'hiver 1994-95 en République tchèque (Martínková et al. 2010). L'autopsie de six cadavres de grands murins *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797) trouvés en fin d'hiver 2010-2011 et d'un individu euthanasié en République tchèque met en évidence un envahissement des follicules pileux par le champignon et de faibles réserves de graisses (Pikula et al. 2012), ce qui constitue des symptômes similaires aux observations réalisées en Amérique du Nord par Meteyer et al. (2009). À ce jour, aucune mortalité massive n'est cependant constatée en Europe, même si la présence du champignon a été suspectée ou confirmée sur de nombreuses espèces de chauves-souris européennes : *Eptesicus nilssonii* (Keyserling et Blasius, 1839), *Myotis blythii* (Tomes, 1857), *Myotis brandtii* (Eversmann, 1845), *Myotis dasycneme* (Boie, 1825), *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817), *Myotis emarginatus* (Geoffroy, 1806), *Myotis escalerai*/sp. *A*, *Myotis myotis*, *Myotis mystacinus* (Kuhl, 1817), *Myotis nattereri* (Kuhl, 1817) et *Rhinolophus hipposideros* (Bechstein, 1800) (Martínková et al. 2010, Puechmaille et al. 2011a, 2011b). Les pathologies et les conséquences des infections étant différentes entre les deux continents, certains chercheurs s'interrogent sur la définition-même du syndrome du nez blanc et remettent en question sa présence en Europe (S. Puechmaille, com. pers.).

De récentes études expérimentales montrent que le champignon *Geomyces destructans* est très certainement originaire d'Europe, mais qu'il aurait été accidentellement amené sur le continent américain (Lorch et al. 2011, Warnecke et al. 2012), très probablement par voie anthropique (Puechmaille et al. 2011a). L'inoculation expérimentale de souches

européenne et nord-américaine de *Geomyces destructans* sur des chiroptères nord-américains (*Myotis lucifugus*) provoque en effet des mortalités sensiblement similaires (Warnecke et al. 2012), écartant donc l'hypothèse formulée par Puechmaille et al. (2011a) selon laquelle la mortalité induite par *Geomyces destructans* en Amérique du Nord proviendrait d'une mutation ou d'une recombinaison génétique d'une souche bénigne déjà présente sur le continent.

Même si aucune mortalité massive n'est aujourd'hui constatée chez les espèces européennes, le manque d'informations relatives à cette épizootie ne permet pas actuellement de comprendre et encore moins de prévoir quelles sont les perspectives en Europe. Pour ces raisons, un programme de surveillance à l'échelle européenne est incontournable (EUROBATS 2010, Martínková et al. 2010, Puechmaille et al. 2011). La présence de *Geomyces destructans* sur des chiroptères est maintenant observée depuis la Turquie jusqu'en France, en passant par le Danemark, la Belgique, l'Allemagne, l'Estonie et bien d'autres pays européens, mais sa présence au Luxembourg n'est pas encore mentionnée dans les synthèses bibliographiques récentes (Puechmaille et al. 2011a, 2011b).

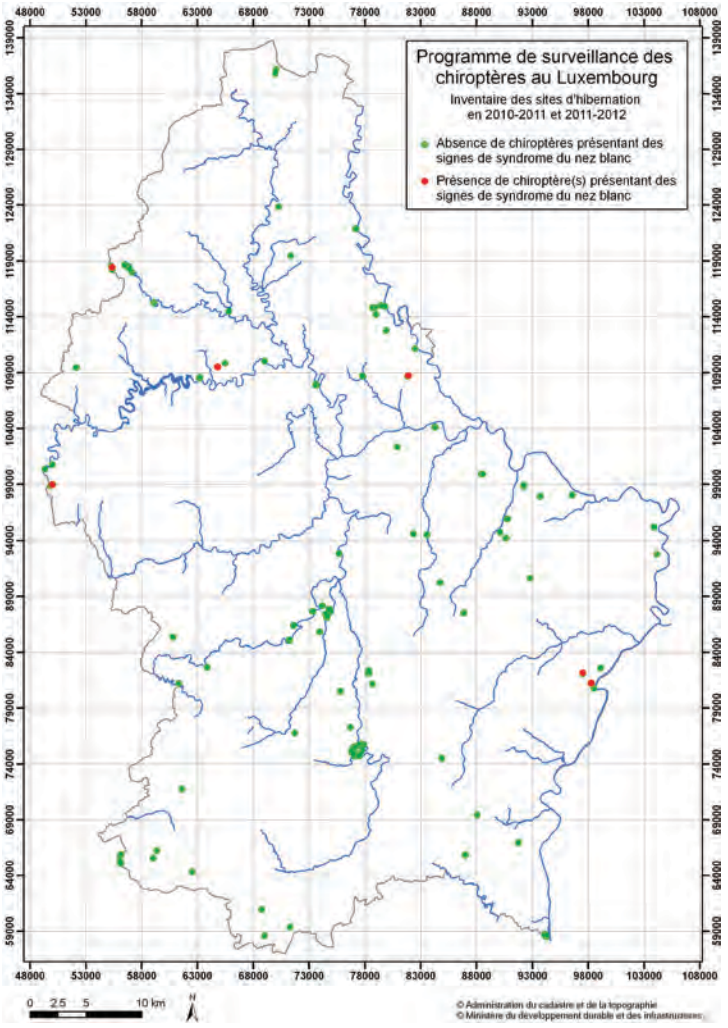


Fig. 1 : Carte de répartition des inventaires réalisés durant les hivers 2010-2011 et 2011-2012 dans le cadre du programme de surveillance des chiroptères en hibernation au Luxembourg.

2. Méthodes

Afin de pouvoir répondre aux exigences de rapportage de la directive européenne « Habitats » 92/43/CEE, le ministère du développement durable et des infrastructures a chargé le centre de recherche public – Gabriel-Lippmann de l'élaboration d'un programme de surveillance et de monitoring de la biodiversité au Luxembourg. La surveillance dédiée aux chiroptères se décline actuellement en deux volets distincts : la surveillance des colonies de reproduction et la surveillance des sites d'hibernation (Titeux et al. 2009). Le suivi hivernal a débuté durant l'hiver 2010-2011 et s'inscrit dans la continuité des derniers recensements hivernaux menés au Luxembourg (Harbusch et al. 2002).

Aucune des différentes méthodes existantes ne fournit à elle seule une image complète et non-biaisée des populations de chiroptères dans une région donnée (Mitchell-Jones & McLeish 2004, Bat Conservation Trust 2006, 2007). La pertinence de ces différents volets varie en effet d'une espèce à l'autre (Bat Conservation Trust 2007, EUROBATS 2009). La surveillance des sites d'hibernation constitue une méthode particulièrement appropriée aux espèces fidèles à leurs sites d'hibernation, rapidement identifiables sans dérangement excessif, et pour lesquelles la majorité des individus passent l'hiver dans le milieu souterrain (Bat Conservation Trust 2007, EUROBATS 2009). Même si le rapport entre individus détectés et non détectés pour chaque espèce peut varier d'un inventaire à l'autre au sein d'un même site, l'accumulation des données au fil des ans contribue à estimer les tendances globales des populations (Mitchell-Jones et al. 2007, EUROBATS 2009).

Le milieu souterrain est occupé par les chiroptères entre octobre et avril, mais la période la plus favorable aux dénombrements d'individus en hibernation se situe entre fin novembre et début mars. Cette période d'observation ne couvre que partiellement la période de croissance des hyphes de *Geomyces destructans* dans le tissu conjonctif des chiroptères (fin janvier – mai). Durant les hivers 2010-2011 et 2011-2012, 131 sites souterrains naturels (grottes et failles) ou artificiels (mines, ardoisières, caves de châteaux, carrières souterraines, galeries, glacières, tunnels,…) ont été visités une ou deux fois par hiver à travers tout le pays (fig. 1). Les cavités ont été explorées de manière systématique de l'entrée jusqu'au bout de la partie accessible : les crevasses et les fissures accessibles à l'observation ont été examinées de façon scrupuleuse. Tous les individus observés, vivants ou morts, ont été identifiés et dénombrés.

Ce programme de surveillance vise à documenter l'évolution de l'état de conservation des populations de chiroptères en hibernation à l'échelle nationale.

3. Résultats

Durant les hivers 2010-2011 et 2011-2012, la visite de 131 cavités naturelles et artificielles a permis de réaliser plus de 2000 observations dans 63 d'entre elles. Les espèces ou complexes d'espèces observées sont *Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774), *Eptesicus serotinus/nilssonii*, *Myotis bechsteinii* (Kuhl, 1817), *Myotis daubentonii*, *Myotis emarginatus*, *Myotis myotis*, *Myotis mystacinus/brandtii*, *Myotis nattereri*, *Pipistrellus pipistrellus/nathusii*, *Plecotus auritus/austriacus* et *Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber, 1774).

Durant ces deux premières saisons d'inventaires hivernaux, 8 observations d'individus présentant des signes d'infection par *Geomyces destructans* ont été réalisées dans 6 cavités différentes (fig. 1).

- À l'ancienne carrière souterraine de dolomie du Potaschberg (Grevenmacher), un grand murin (*Myotis myotis*) avec le nez blanc était situé le 15 février 2011 dans une crevasse entre le plafond et le mur, à environ 5 mètres de hauteur et très proche de l'entrée.

- Dans la galerie d'exhaure de l'ancienne mine d'antimoine de Goesdorf, un grand murin au nez blanc se trouvait le 4 mars 2011 à environ 15 mètres au-delà de l'entrée, dans une zone assez ventilée par rapport au reste de la cavité, pendu au plafond à une hauteur d'environ 2 mètres (fig. 2A). Le 1er mars 2012, l'observation fut réitérée sur un indi-

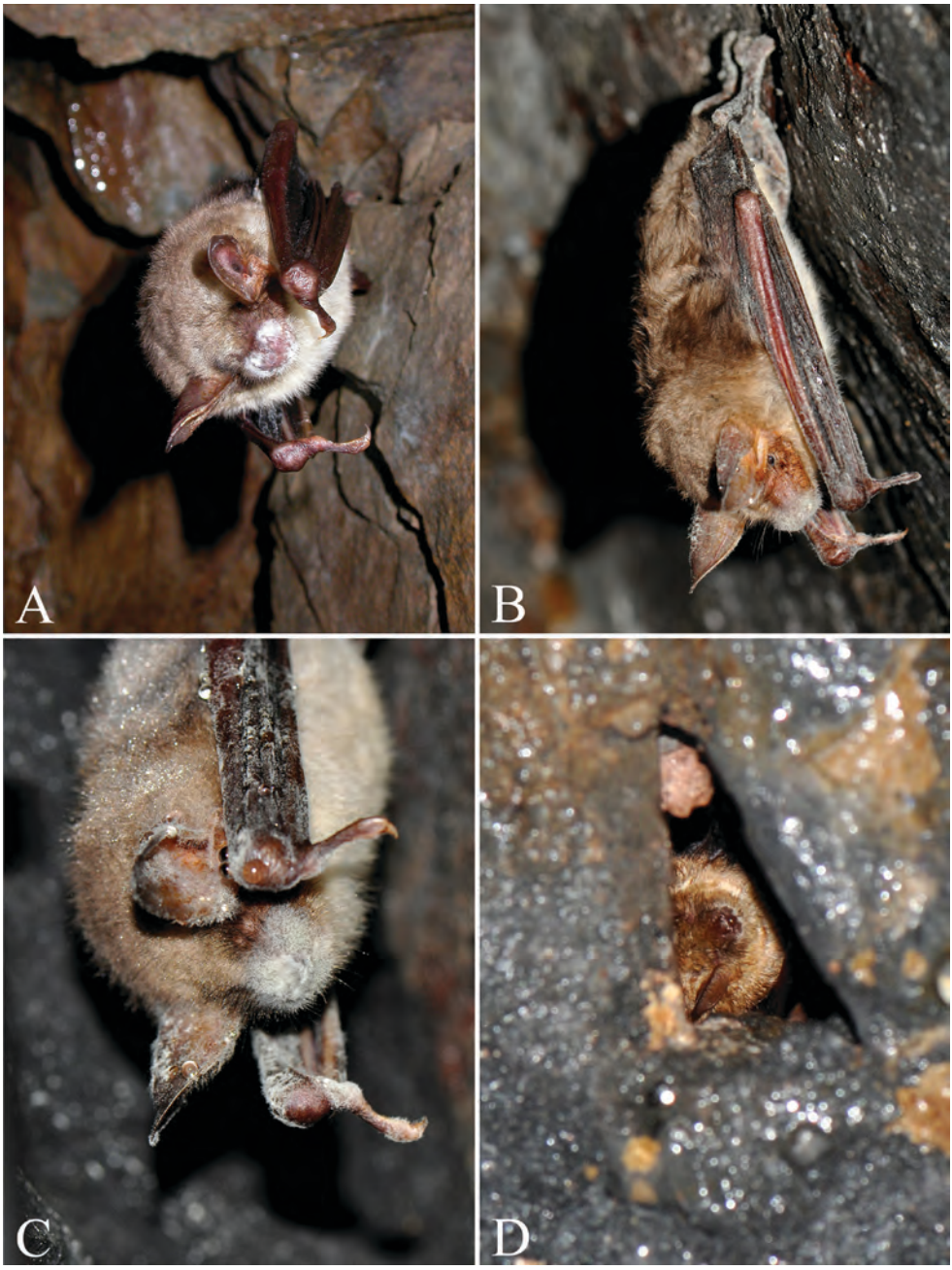


Fig. 2 : Chauves-souris présentant des signes similaires au syndrome du nez blanc au Luxembourg et indiquant une infection probable par *Geomyces destructans*. A : grand murin (*Myotis myotis*), Goesdorf, Luxembourg, 04/03/2011. B : grand murin (*Myotis myotis*), Goesdorf, Luxembourg, 01/03/2012. C : grand murin (*Myotis myotis*), Wolvelange, Luxembourg, 01/03/2012. D : murin à oreilles échancrées (*Myotis emarginatus*), Fouhren, Luxembourg, 19/01/2012. Photos : Nicolas Titeux (A), Xavier Mestdagh (B, C et D).

vidu de la même espèce, environ 25 mètres plus à l'intérieur de la galerie (fig. 2B).

- Aux anciennes ardoisières de Schimpach, parmi les trois grands murins observés le 17 février 2012, l'un d'eux présentait des signes d'infection par *Geomyces destructans*.

- À l'ancienne carrière du Kelsbaach à Grevenmacher, deux grands murins au nez blanc ont été observés le 24 février 2012 au cœur du réseau de galeries souterraines.

- Aux anciennes ardoisières de Haut-Martelange à Wolwelange, un grand murin couvert d'une pulvérulence blanche se trouvait le 1er mars 2012 au plafond de la descente d'escalier (fig. 2C).

- Au tunnel de Fouhren, un murin à oreilles échancrées (*Myotis emarginatus*) se trouvait le 14 décembre 2011 dans une très étroite fissure au sommet de la voûte du tunnel. L'individu présentait une tache clairement blanche sous le museau. Le 19 janvier 2012, l'individu était toujours au même endroit mais était éveillé. La photographie prise ce jour-là (fig. 2D) révèle un museau moins blanc, indiquant que l'individu s'était peut-être nettoyé entre temps (Puechmaille et al. 2011b).

La comparaison des photographies présentées ici (fig. 2) avec des clichés de référence (Puechmaille et al. 2011b) constituent une indication tangible de la présence de *Geomyces destructans* au Luxembourg (S. Puechmaille, com. pers.), mais une confirmation génétique reste indispensable.

4. Discussion

Alors qu'il n'était pas renseigné dans les synthèses bibliographiques récentes (Puechmaille et al. 2011a), le champignon psychrophile *Geomyces destructans* est très probablement présent au Luxembourg. Des chiroptères au nez blanc ont en effet été observés à partir de février 2011 dans presque 10% des cavités souterraines abritant des individus en hibernation. Même si un nombre très limité d'individus semblent affectés, cette proportion de sites est loin d'être négligeable, surtout si l'on considère que les inventaires se concentrent durant la période la plus appropriée pour l'observation des chiroptères en hibernation (fin novembre – début mars) qui ne couvre que partiellement la période principale de croissance du champignon (fin janvier – mai, Puechmaille et al. 2011b). Des prélèvements ont été effectués durant l'hiver 2011-2012 sur certains grands murins au nez blanc (Goesdorf et Wolwelange) et ont été envoyés pour analyse dans un laboratoire spécialisé en Irlande afin de vérifier la présence du champignon psychrophile *Geomyces destructans*.

Au Luxembourg comme ailleurs en Europe, le grand murin (*Myotis myotis*) semble être l'espèce la plus affectée (Puechmaille et al. 2011b). Il est également intéressant de souligner que des signes de présence de *Geomyces destructans* ont été observés sur un murin à oreilles échancrées (*Myotis emarginatus*). Cette observation au tunnel de Fouhren en décembre était en outre très précoce durant la saison d'hibernation. L'identification de l'agent infectieux nécessitant des analyses génétiques, il ne faut toutefois pas exclure l'éventualité d'une infection fongique par une autre espèce que *Geomyces destructans*.

De nombreuses pistes d'investigations restent ouvertes afin de garantir une issue favorable à cette problématique à l'échelle globale. Ainsi, la caractérisation génétique du champignon infectieux constitue une priorité de recherche et devrait conduire à mieux cerner la phylogéographie de *Geomyces destructans*, permettre la comparaison des génomes des isolats nord-américains et européens, et augmenter sa détection dans les échantillons de sol afin de déterminer sa répartition géographique (Lindner et al. 2011, Puechmaille et al. 2011a).

La comparaison des espèces européennes et nord-américaines de chiroptères devrait également permettre de détecter des différences susceptibles d'expliquer la résistance des espèces européennes au champignon (Martínková et al. 2010, Lorch et al. 2011, Puechmaille et al. 2011a). En raison d'une coévolution avec le champignon ou d'une épizootie dans le passé (Martínková et al. 2010, Lorch et al. 2011, Puechmaille et al. 2011a), la résistance des espèces européennes face au champignon pourrait résulter de traits d'histoire de vie différents ou

d'adaptations immunologiques ou physiologiques. Par exemple, dans un agrégat de plusieurs individus en hibernation, l'éveil répété des individus infectés, leur nettoyage, ainsi que la hausse de température qui en résulte, pourraient conduire au dérangement des individus voisins et se propager dans le groupe d'individus telle une onde (Martínková et al. 2010). Dans ce contexte, le choix évolutif des espèces européennes du genre *Myotis* d'hiberner de manière plus isolée pourrait constituer un avantage comportemental par rapport à certaines espèces nord-américaines qui hibernent en groupes de plusieurs centaines ou milliers d'individus (Martínková et al. 2010). De plus, les conidies étant fortement transmissibles par contact entre individus (Lorch et al. 2011), la propagation de l'agent pathogène pourrait être facilitée au sein de populations de chiroptères fortement grégaires en hiver (Langwig et al. 2012).

Par ailleurs, les conditions environnementales durant l'hibernation des chiroptères semblent constituer un facteur important influençant la mortalité chez les espèces nord-américaines. Flory et al. (2012) ont notamment montré par des techniques de modélisation spatiale que les mortalités élevées suite au syndrome du nez blanc en Amérique du Nord sont associées à des conditions climatiques relativement continentales, notamment une saisonnalité marquée, ainsi que des hivers rigoureux et secs. Cette approche montre l'influence de la durée et de la sévérité hivernale sur les taux de mortalité due au champignon infectieux. L'application d'une telle approche en Europe pourrait permettre de comprendre pourquoi la présence de *Geomyces destructans* sur ce continent n'est pas associée à des mortalités massives (Flory et al. 2012).

La surveillance hivernale à large échelle est essentielle afin de documenter la répartition du champignon infectieux, de comprendre sa dynamique, et de percevoir son impact sur les populations de chiroptères (EUROBATS 2010, Martínková et al. 2010, Foley et al. 2011, Puechmaille et al. 2011a, 2011b). La poursuite sur le long terme des programmes de surveillance hivernale des chiroptères au Luxembourg permettra de contribuer aux études sur le syndrome du nez blanc coordonnées à l'échelle internationale.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier le groupe spéléologique luxembourgeois (GSL), le musée d'histoire naturelle du Luxembourg (MNHN) et de nombreux collaborateurs, pour leur assistance lors de la mise en œuvre du programme de surveillance hivernale des chauves-souris au Luxembourg. Sébastien Puechmaille a aidé à l'interprétation des photographies illustrées à la figure 2 et a commenté la version finale de cet article. Les remerciements vont également vers le ministère du développement durable et des infrastructures pour le support financier nécessaire à la réalisation de ce programme de surveillance.

Références bibliographiques

Barclay, R.M.R. & L.D. Harder, 2003. Life histories of bats: life in the slow lane. *In:* Bat ecology (Kunz & Fenton, eds), University of Chicago Press, Chicago: 209-256.

Bat Conservation Trust, 2006. The National Bat Monitoring Programme – Annual Report 2006. Joint Nature Conservation Committee, London, 51 pp.

Bat Conservation Trust, 2007. Bat Surveys – Good Practice Guidelines. Joint Nature Conservation Committee, London.

Blehert, D.S., A.C. Hick, M. Behr, C.U. Meteyer, B.M. Berlowski-Zier, E.L. Buckles, J.T.H. Coleman, S.R. Darling, A. Gargas, R. Niver, J.C. Okoniewski, R.J. Rudd, & W.D. Stone, 2009. Bat white-nose syndrome: an emerging fungal pathogen? *Science* 323: 227.

Bouma, H.R., H.V. Cary & F.G.M. Kroese, 2010. Hibernation: the immune system at rest? *Journal of Leukocyte Biology* 88: 619-624.

Boyles, J.B. & C.K.R. Willis, 2010. Could localised warm areas inside cold caves reduce mortality of hibernating bats affected by white-nose syndrome? *Frontiers in Ecology and the Environment* 8: 92-98.

Cryan, P.M., C.U. Meteyer, J.G. Boyles & D.S. Blehert, 2010. Wing pathology of white-nose syndrome in bats suggests life-threatening disruption of physiology. *BMC Biology* 8: 135.

EUROBATS, 2009. Guidelines on Surveillance and Monitoring Methods for European Bats. Agreement on the Conservation of Populations of European Bats (EUROBATS). Fifth Draft Version.

EUROBATS, 2010. Resolution 6.6, Guidelines for the Prevention, Detection and Control of Lethal Fungal Infections in Bats, 6th Session of the Meeting of Parties, Prague, Czech Republic, 20 – 22 September 2010, 2 pp.

Feldmann, R., 1984. Teichfledermaus – *Myotis dasycneme* (Boie, 1825). *In:* Die Säugetiere Westfalens (Schröpfer, Feldmann & Vierhaus, eds), Westfälisches Museum für Naturkunde, Münster: 107-111.

Flory, A.R., S. Kumar, T.J. Stohlgren & P.M. Cryan, 2012. Environmental conditions associated with bat white-nose syndrome mortality in the north-eastern United States. *Journal of Applied Ecology* 43: 680-689.

Foley, J., D. Clifford, K. Castle, P. Cryan & R.S. Ostfeld, 2011. Investigating and managing the rapid emergence of white-nose syndrome, a novel, fatal, infectious disease of hibernating bats. *Conservation Biology* 25: 223-231.

Frick, W.F., J.F. Pollock, A.C. Hicks, K.E. Langwig, D.S. Reynolds, G.G. Turner, C.M. Butchkoski & T.H. Kunzl, 2010. An emerging disease causes regional population collapse of a common North American bat species. *Science* 329: 679-682.

Gargas, A., M.T. Trest, M. Christiensen, T.J. Volk & D.S. Blehert, 2009. *Geomyces destructans* sp. nov. associated with bat white-nose syndrome. *Mycotaxon* 108: 147-154.

Harbusch, C., E. Engel & J.B. Pir, 2002. Die Fledermäuse Luxemburgs (Mammalia ; Chiroptera). *Ferrantia* 33, Musée national d'histoire naturelle, Luxembourg, 156 pp.

Hicks, A., 2008. White-nose syndrome: background and current status. http://www.caves.org/WNS/wns%203-30-08%20html/index.html. Site consulté le 25 novembre 2011.

Langwig, K.E., W.F. Frick, J.T. Bried, A.C. Hicks, T.H. Kunz & A.M. Kilpatrick, 2012. Sociality, density-dependance and microclimates determine the persistence of populations suffering from a novel fungal disease, white-nose syndrome. *Ecology Letters* 15: 1050-1057.

Lindner, D.L., A. Gargas, J.M. Lorch, M.T. Banik, J. Glaeser, T.H. Kunz & D.S. Blehert, 2011. DNA-based detection of the fungal pathogen *Geomyces destructans* in soils from bat hibernacula. *Mycologia* 103: 241-246.

Lorch, J.M., C.U. Meteyer, M.J. Behr, J.G. Boyles, P.M. Cryan, A.C. Hicks, A.E. Ballmann, J.T.H. Coleman, D.N. Redell, D.M. Reeder & D.S. Blehert, 2011. Experimental infection of bats with *Geomyces destructans* causes white-nose syndrome. *Science* 480: 376-378.

Martínková, N., P. Bačkor, T. Bartonička, P. Blažková, J. Červený, L. Falteisek, J. Gaisler, V. Hanzal, D. Horáček, Z. Hubálek, H. Jahelková, M. Kolařík, L. Korytár, A. Kubátová, B. Lehotská, R. Lehotský, R.K. Lučan, O. Májek, J. Matějů, Z. Řehák, J. Šafář, P. Tájek, E. Tkadlec, M. Uhrin, J. Wagner, D. Weinfurtová, J. Zima, J. Zukal & I. Horáček, 2010. Increasing incidence of *Geomyces destructans* fungus in bats from the Czech Republic and Slovakia. *PloS ONE* 5(11): e13853.

Meteyer, C.U., E.L. Buckles, D.S. Blehert, A.C. Hicks, D.E. Green, V. Shearn-Bochsler, N.J. Thomas, A. Gargas & M.J. Behr, 2009. Histopathologic criteria to confirm white-nose syndrome in bats. *Journal of Veterinary Diagnostic Investigation* 21: 411-414.

Mitchell-Jones, A.J., Z. Bihari, M. Masing & L. Rodrigues, 2007. Protecting and managing underground sites for bats. EUROBATS Publication Series No. 2 (English version). UNEP/EUROBATS Secretariat, Bonn, Germany, 38 pp.

Mitchell-Jones, A.J. & A.P. McLeish, 2004. Bat Workers' Manual. Third edition. Joint Nature Conservation Committee.

Pikula, J., H. Bandouchova, L. Novotný, C.U. Meteyer, J. Zukal, N.R. Irwin, J. Zima & N. Martínková, 2012. Histopathology confirms white-nose syndrome in bats in Europe. *Journal of Wildlife Diseases* 48: 207-211.

Puechmaille, S.J, W.F. Frick, T.H. Kunz, P.A. Racey, C.C. Voigt, G. Wibbelt & A.C. Teeling, 2011a. White-nose syndrome: is this emerging disease a threat to European bats? *Trends in Ecology and Evolution* 26: 570-576.

Puechmaille, S.J., P. Verdeyroux, H. Fuller, M. Ar Gouilh, M. Bekaert & E.C. Teeling, 2010. White-nose syndrome fungus (*Geomyces destructans*) in bat, France. *Emerging Infectious Diseases* 16: 290-293.

Puechmaille, S.J., G. Wibbelt, V. Korn, H. Fuller, F. Forget, K. Mühldorfer, A. Kurth, A., W. Bogdanowicz, C. Borel, T. Bosch, T. Cherezy, M. Drebet, T. Görföl, A.-J. Haarsma, F. Herhaus, G. Hallart, M. Hammer, K. Passior, M. Starrach, A. Wojtaszewski, U. Zöphel & E.C. Teeling, 2011b. Pan-european distribution of white-nose syndrom fungus (*Geomyces destructans*) not associated with mass mortality. *PloS ONE* 6(4): e19167.

Reeder, D.M., C.L. Frank, G.G. Turner, C.U. Meteyer, A. Kurta, E.R. Britzke, M.E. Vodzak, S.R. Darling, C.W. Stihler, A.C. Hicks, R. Jacob, L.E. Grieneisen, S.A. Brownlee, L.K. Muller & D.S. Blehert, 2012. Frequent arousal from hibernating linked to severity of infec-

tion and mortality in bats with white-nose syndrome. *PLoS ONE* 7(6): e38920.

Speakman, J.R. & D. Thomas, 2003. Physiological ecology and energetics of bats. *In*: Bat Ecology (Kunz & Fenton, eds), University of Chicago Press, Chicago: 430-760.

Titeux, N., M. Moes & L. Hoffmann, 2009. Élaboration d'un programme de surveillance et de monitoring de la biodiversité au Luxembourg. Ministère de l'Environnement & Centre de Recherche Public - Gabriel Lippmann, Luxembourg, 370 pp.

U.S. Fish & Wildlife Service, 2011. White-nose syndrome. Cortland, New York. http://www.fws.gov/whitenosesyndrome/about.html. Site consulté le 28 novembre 2011.

U.S. Fish & Wildlife Service, 2012. North American bat death toll exceeds 5.5 million from white-nose syndrome. News Release, Office of Communications.

Warnecke, L., J.M. Turner, T.K. Bollinger, J.M. Lorch, V. Misra, P.M. Cryan, G. Wibbelt, D.S. Blehert & C.K.R. Willis, 2012. Inoculation of bats with European *Geomyces destructans* supports the novel pathogen hypothesis for the origin of white-nose syndrome. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109: 6999-7003.

Wibbelt, G., A. Kurth, D. Hellmann, M. Weishaar, A. Barlow, M. Veith, J. Prüger, T. Görföl, L. Grosche, F. Bontadina, U. Zöphel, H.-P. Seidl, P.M. Cryan & D.S. Blehert, 2010. White-Nose Syndrome Fungus (*Geomyces destructans*) in Bats, Europe. *Emerging Infectious Diseases* 16: 1237-1242.

Willis, C.K.R., A.K. Menzies, J.G. Boyles & M.S. Wojciechowski, 2011. Evaporative water loss is a plausible explanation for mortality of bats from white-nose syndrome. *Integrative and Comparative Biology* 51: 364-373.