



LES CHAUVES-SOURIS, DE PETITS ANIMAUX TRÈS SPÉCIAUX

Hélène SOUBELET

Environ 75 % des maladies émergentes sont zoonotiques et la majorité d'entre-elles est associée à la faune sauvage. Les chercheurs ont déjà établi qu'au sein de cette faune sauvage, certains groupes taxinomiques comme les chiroptères, les primates, les carnivores ou les rongeurs hébergeaient proportionnellement plus de pathogènes zoonotiques que d'autres en raison de proximité phylogénétique avec l'homme (par exemple les primates) ou de communauté de vie (par exemple les rongeurs ou les animaux domestiques).

Les chauves-souris sont présentes sur l'ensemble de la planète, à l'exception de l'Antarctique, et occupent des niches écologiques diversifiées. Plus de 1400 espèces de Chiroptères ont été identifiées, soit **20 % de toutes les espèces de mammifères** ²⁵. Ce remarquable succès évolutif (cf. encadré 1) peut être attribué aux multiples adaptations que présente ce groupe de mammifères : vol actif, écholocation laryngale, apprentissages vocaux, grande longévité et présence d'un système immunitaire particulier qui leur permet d'héberger des virus qui sont létaux chez les autres mammifères ¹⁴. Le remarquable site de Simmons & Cirranello : <https://batnames.org/home.html> donne plus de détails sur les différentes espèces de chauves-souris. Par ailleurs, certaines chauves-souris s'adaptent bien aux habitats perturbés (Jones *et al.* 2009 ¹²), de sorte que, dans un contexte d'augmentation des épidémies en lien avec la dégradation de plus de 75 % des milieux terrestres, en particulier ceux qui présentent une grande richesse biologique ^{8,11}, ces vertébrés sont devenus récemment un centre d'intérêt des études épidémiologiques.

Encadré 1 : Quelques éléments de phylogénie des chauves-souris (Jean-François SILVAIN, communication personnelle)

Les chauves-souris appartiennent à l'ordre des Chiroptères (du grec : *cheir* qui signifie la main et *pteron* qui signifie l'aile).

C'est une lignée monophylétique de mammifères placentaires appartenant au super-ordre des Laurasiatheria, où elle côtoie les hérissons, les musaraignes, les pangolins, les canidés et félidés, les équidés et les cétacés.

Une étude récente basées sur la comparaison de génomes complets place les Chiroptères en position de groupe-frère des Fereungulata (Carnivora, Pholidata – Pangolins, Perissodactyla et Cetartiodactyla) ¹³. L'ancêtre commun à l'origine de la lignée des chauves-souris daterait de 62 millions d'années ; ce qui sous-entendrait un dernier ancêtre commun avec les autres Fereungulata vers 67 millions d'années, soit peu après la crise Crétacé-Paléogène. Ce calendrier est en accord avec celui de la diversification au sein des autres ordres de placentaires ². Dès le

début de l'Éocène (-56 MA), les chauves-souris ont eu une distribution cosmopolite et se sont diversifiées en de nombreuses familles. La radiation évolutive qui a conduit aux espèces actuelles s'est poursuivie au cours de l'Éocène et du Néogène (23-2,6 MA), avec des épisodes de spéciation au cours du dernier million d'années, notamment chez les *Pteropus*, un genre qui a connu une importante diversification insulaire dans la région indo-pacifique ¹.

La taxonomie des Chiroptera a évolué significativement au cours des dernières années. Sont distingués désormais les sous-ordres Yangochiroptera et Yinpterochiroptera. L'originalité de cette classification basée sur les données moléculaires est de placer la super-famille Rhinolophoidea, les anciens microchiroptères insectivores, en groupe frère des Pteropodidae, qui regroupent les chauves-souris frugivores et nectarivores (« renards volants », les anciens mégachiroptères) ².

LES CHAUVES-SOURIS : DES CHAMPIONNES POUR HÉBERGER DES PATHOGÈNES

Plus de 200 virus de 27 familles, dont certains sont des virus zoonotiques potentiellement mortels, ont été détectés chez les chauves-souris¹⁶.

Dans une analyse comparative des facteurs écologiques associés aux virus chez les chauves-souris et les rongeurs, Luis *et al.* (2013) ont montré que les chauves-souris étaient plus susceptibles d'être infectées par des virus zoonotiques que les rongeurs, bien qu'il y ait deux fois plus d'espèces de rongeurs dans le monde¹³. Certains groupes viraux (par exemple les coronavirus, les astrovirus, les paramyxovirus) ont été ainsi détectés avec une diversité et une prévalence virales beaucoup plus élevées chez les chauves-souris. On considère que plus de quinze familles de virus zoonotiques ont été identifiés chez au moins 200 espèces dans douze familles de chauves-souris dans le monde. Néanmoins, cette hypothèse est discutée au sein de la communauté scientifique. Dans une publication récente, Mollentze et Streiker¹⁵ en 2020 proposent une autre explication, qui corrèle le nombre d'espèces dans un groupe taxonomique et le nombre et la diversité des virus hébergés par ce groupe.

Les zoonoses fréquemment associées aux chauves-souris sont les lyssavirus (dont celui de la rage), les paramyxovirus (comme les virus Hendra et Nipah), les filovirus (comme les virus responsables des fièvres hémorragiques Ebola et Marburg) et les coronavirus (comme le virus responsable du syndrome respiratoire aigu sévère et celui de la Covid19).

Certaines particularités écologiques et comportementales des chauves-souris permettent de comprendre pourquoi elles sont réservoirs de nombreuses zoonoses. La première d'entre-elles étant la communauté de vie au sein de grandes colonies mélangeant parfois plusieurs espèces et favorisant les transmissions interindividuelles et les contaminations croisées. Certains comportements reproducteurs (polygamie durable de type harem) pourraient aussi favoriser la transmission de certains virus²². Elles sont ainsi souvent en contact entre-elles pour leurs abris, leurs zones de chasse ou de nourrissage (par exemple les arbres fruitiers, autour des spots lumineux) ou avec des animaux domestiques (confer épidémie Nipah).

CHAUVES-SOURIS ET HUMAINS, UNE LONGUE HISTOIRE DE COHABITATION

En plus des nombreuses caractéristiques physiologiques et immunologiques communes avec les humains, du fait de leur statut de mammifères, les chauves-souris partagent aussi avec nous des interactions diverses et anciennes.

Elles peuvent d'une part occuper les mêmes espaces que l'homme, notamment pour se loger, elles peuvent ensuite être chassées pour leur viande, pour la pharmacopée traditionnelle ou pour les dégâts qu'elles sont susceptibles de causer (notamment la transmission de maladies ou consommation de fruits dans les vergers).

L'analyse de la plupart des foyers de maladie dont l'origine est imputée aux chauves-souris, permet ainsi d'identifier deux voies de transmission.

La première est la voix directe, de la chauve-souris à l'homme, par morsures lors d'interactions occasionnelles avec les chauves-souris dans leur perchoir ou au sol et par contact avec des fluides (fientes, urine, salive) lors de la capture ou consommation. Les « usages » de ces animaux dépendent des régions du monde, il existe ainsi

une grande consommation de chauves-souris en Asie, dans les îles du Pacifique et de l'Océan Indien et en Afrique¹⁹, continents où il existe de grandes espèces, mais pas en Europe ou en Amérique du sud, où ces grandes espèces ne sont pas présentes. Au Bangladesh par exemple, l'équipe de Nahar (2020)¹⁷ en interrogeant trente chasseurs a mis en évidence que les chauves-souris étaient capturées à l'aide de filets pendant les nuits d'hiver, pour deux usages principaux, la consommation des ménages et la revente pour leur viande ou à des guérisseurs. Dans ces communautés, le risque sanitaire est peu connu et peut-être sous-estimé.

La seconde est la voix indirecte en passant par les hôtes ou vecteurs (notamment des moustiques). Ces animaux passent en effet la plupart de leur temps à l'arrêt et à l'envers dans de grandes colonies : elles sont ainsi à la fois des cibles parfaites pour l'alimentation des arthropodes hématophages. Cependant, ces arthropodes ne sont pas des vecteurs importants de filovirus, paramyxovirus ou du virus de la rage, sauf par transmission mécanique, dont l'occurrence est néanmoins rare¹⁶.

DES MÉCANISMES GÉNÉTIQUES PARTICULIERS

Néanmoins, d'autres éléments d'explication de la fréquence des zoonoses imputées aux chauves-souris sont nécessaires.

En effet, bien que les chauves-souris servent d'hôtes réservoirs à une grande diversité virale, il existe peu de preuves d'une mort ou de maladie des animaux eux-mêmes, sauf dans le cas des lyssavirus. Ceci conduit à penser que les chauves-souris pourraient avoir développé des mécanismes pour contrôler la réPLICATION virale plus efficacement que la plupart des autres mammifères. Cette capacité à héberger des pathogènes sans en développer les maladies serait liée à leur génome, leur système immunitaire, leur écologie, leurs traits de vie, ou leur physiologie²⁴, mais la connaissance scientifique reste encore parcellaire.

Papenfuss *et al.* (2012) ont identifié 18 600 gènes, dont 650 (3,5 %) correspondant à des gènes en lien avec l'immunité innée et adaptative des chauves-souris²¹. Ces résultats, parmi d'autres, suggèrent que les chauves-souris présentent, sur le plan de l'immunité, une génétique particulière, très variable selon les espèces. Les différences sont en particulier liées aux gènes associés aux premières réponses immunitaires. Chez les humains et la plupart des autres mammifères, la réaction aux infections se fait en deux phases, la première fait appel aux interférons de types I et III. Elle initie une réponse rapide et généraliste, avant les réponses des anticorps humoraux. Cette période de latence pourrait permettre à certains virus de se répliquer sur une période prolongée, en l'absence de primo-réponse vigoureuse. Le système immunitaire de chauves-souris d'au moins une espèce (roussette noire), semblent être, au contraire, perpétuellement actif à faible niveau, ce qui leur permet de réagir beaucoup plus rapidement aux agents infectieux²⁸.

Il semble également que les chauves-souris aient un système immunitaire relativement différent de celui d'autres mammifères^{6,35}. Plusieurs équipes de recherche ont en effet suggéré que les chauves-souris sont capables de contrôler la réPLICATION virale grâce à une puissante immunité innée très efficace (Siu *et al.* 2014)²⁶. Cette immunité mobilise plus efficacement les circuits classiques de la réponse immunitaire (récepteurs de reconnaissance de formes, interférons, immunoglobulines, anticorps, interleukines, cytokines, cellules T à médiation cellulaire, développement de génotypes mitochondriaux modifiés), mais semble aussi bénéficier d'un mécanisme d'adaptation permanent du système immunitaire. Par exemple, il semble que certains gènes peuvent évoluer plus rapidement chez les chauves-souris



que chez les autres taxons, ce qui suggèrerait que les gènes co-évoluent avec les chauves-souris en réponse aux infections virales notamment.

Récemment, Jebb *et al.* (2020) ¹⁴, en étudiant six génomes complets de chauves-souris, ont mis en évidence d'un côté la sélection positive spécifique de gènes associés à l'immunité et de l'autre, l'inactivation d'autres gènes ayant notamment des fonctions de stimulation de la réponse immunitaire et qui sont présents chez la majorité des autres Laurasiatheria. C'est le cas notamment de gènes impliqués dans la signalisation NF-kB (nuclear factor-kappa B). Ils ont aussi mis en évidence 35 familles de gènes qui montrent des changements de taille chez l'ancêtre des chauves-souris ; cela concerne notamment les gènes antiviraux APOBEC3. Ces résultats mettent en évidence des mécanismes moléculaires qui peuvent contribuer à l'immunité exceptionnelle des chauves-souris.

UN VOL SALUTAIRE

En règle générale, le coût métabolique de l'augmentation de la réponse immunitaire à une stimulation par un pathogène se traduit généralement par une augmentation de 10 % à 30 % des taux métaboliques au repos chez divers petits mammifères non-volants. Cependant, chez les chauves-souris, cette augmentation est négligeable par rapport à la très forte augmentation des taux métaboliques pendant le vol qui peut aller jusqu'à un facteur 15, alors que chez des rongeurs en suractivité, l'augmentation ne dépasse pas un facteur 7 et chez les oiseaux un facteur 2. Grâce à une analyse génomique approfondie de deux espèces divergentes de chauves-souris, Zhang *et al.* (2013) ont constaté que le vol jouait ainsi un rôle important dans le système immunitaire de la chauve-souris avec des adaptations génétiques qui permettent de réparer ou de minimiser les dommages que le stress oxydatif, conséquence du vol, inflige à l'ADN ²⁷.

Pendant le vol, la température corporelle est également plus élevée. Or l'augmentation de la température corporelle est un mécanisme de défense de l'organisme contre les agressions virales ou bactériennes : elle réduit leur réplication, facilite l'activation du système immunitaire, augmente l'efficacité des réponses immunitaires et est ainsi associée à une réduction de la durée de la maladie et à une amélioration de la survie chez la plupart des animaux ⁷. Ces augmentations quotidiennes de température corporelle pourraient donc armer les chauves-souris contre certains agents pathogènes dès les premiers stades de l'infection.

Zhang *et al.* (2013) ont montré que l'évolution du vol chez les chauves-souris s'est accompagnée de modifications génétiques de leur système immunitaire pour s'adapter à des taux métaboliques élevés ²⁷. Par le biais de ces réponses immunopathologiques accrues, le vol pourrait ainsi avoir été un facteur sélectif puissant en termes de virulence des virus émergents récemment découverts chez les chauves-souris. Les modèles théoriques de l'évolution de la virulence des parasites montrent qu'une virulence moyenne est le résultat du compromis évolutif préservant l'hôte (sans mortalité) tout en optimisant la transmission du parasite. L'augmentation du métabolisme et de la température pendant le vol chez les chauves-souris a pu permettre une coévolution de certains virus qui sont devenus tolérants aux conditions fébriles et d'activation métabolique, caractéristiques de la réponse immunitaire innée, commune à tous les mammifères. Transmis aux autres espèces, ces mêmes virus pourraient se révéler plus pathogènes ²⁰.

L'HIBERNATION

L'hibernation est caractérisée par un état d'inactivité avec battement cardiaque, température corporelle et fréquence respiratoire diminuées pour économiser l'énergie. Les effets immunologiques résultants sont une dépression du métabolisme, une baisse du nombre de leucocytes en circulation, des niveaux de complément plus faibles, une diminution de la réponse aux lipopolysaccharides et une baisse de la capacité phagocytaire, de la production de cytokines, de lymphocytes ou d'anticorps ⁴.

La réplication virale est freinée par les températures plus basses du corps de l'hôte. L'hypothermie a même été considérée comme une stratégie d'adaptation de l'hôte contre les agents pathogènes. Les périodes de températures très basses pourraient donc compromettre la reproduction de la plupart des agents pathogènes adaptés aux mammifères.

Chez les chauves-souris cependant, même si elles sortent de l'hibernation plusieurs fois chaque hiver, l'hibernation signifie des périodes plus longues sans activité de vol ou avec une activité de vol plus faible et, par conséquent, avec une fréquence plus faible de l'activation du système immunitaire contre les virus envahisseurs, comme dans le cas du pathogène fongique causant le syndrome du nez blanc, *Seudogymnoascus destructans* (Ascomycota, Pseudotrichiaceae), un facteur de mortalité nouvellement introduit chez les populations nord-américaines de chauves-souris. Par ailleurs, Luis *et al.* (2013) ont émis l'hypothèse que la corrélation négative identifiée entre l'hibernation et la richesse virale zoonotique pourrait être due à des taux de contact plus faibles ¹³. L'hibernation est donc un facteur contribuant à la persistance virale intrinsèque et la persistance trans-saisonnière. Elle permet aux virus de s'amplifier et de réémerger lorsque les conditions de transmission redeviennent favorables, par exemple en présence d'arthropodes vecteurs, lors de la formation de colonies et le déplacement vers les grottes de maternité. Notons que les espèces tropicales de chauves-souris n'hibernent pas et hébergent aussi des virus.

La co-évolution hôte-parasite a ici pu permettre l'adaptation des pathogènes à la fois au froid (hibernation) et au chaud (périodes de vol) : les virus des chauves-souris pourraient ainsi être adaptés à un plus large éventail de températures, facilitant peut-être la propagation à de nouveaux hôtes et une virulence accrue.

MIEUX CONNAÎTRE LES CHAUVES-SOURIS POUR MIEUX PRÉVENIR LES ÉMERGENCES DE ZONOSES

Paradoxalement, notamment en raison du risque rabique (et ce bien que les chauves-souris hématophages soient géographiquement limitées aux tropiques), jusqu'à une date relativement récente, les études sur les relations entre les chauves-souris et les virus étaient très en retard par rapport aux études sur les virus chez l'homme, le bétail, les oiseaux, les autres vertébrés sauvages et les arthropodes ⁶. Cependant la multiplication des épidémies a conduit à un regain d'intérêt pour ces petits mammifères volants avec un paroxysme début 2020, en pleine pandémie de SarsCov2.

Un gros travail sur le terrain est encore nécessaire pour la recherche de nouveaux agents pathogènes et pour une meilleure compréhension des mécanismes de la résistance immunitaire qui permet aux chauves-souris d'héberger des agents pathogènes sans en développer les maladies pour ouvrir des pistes pour la lutte contre ces mêmes maladies chez l'homme. A ce titre, nous l'avons vu, une

Encadré 2 : Biologie et écologie des chauves-souris (adapté de Moratelli et Calisher, 2015) ¹⁶

Les chauves-souris sont des mammifères nocturnes de taille variable. Leur masse corporelle va de 2 g chez *Craseonycteris thonglongyai* (Craseonycteridae), le deuxième plus petit mammifère connu, à 1 kg chez certains renards volants du genre *Pteropus* (Pteropodidae), dont l'envergure peut atteindre 2 m.

Les chauves-souris constituent le deuxième ordre de mammifères le plus répandu, après les humains (ordre des primates) et cette répartition est principalement due à leur capacité à voler, ainsi qu'à leurs multiples nouveautés évolutives. Sur certaines îles océaniques, elles sont les seuls mammifères indigènes. C'est également le deuxième mammifère le plus riche en espèces après les rongeurs, avec plus de 1 400 espèces reconnues ²⁵. Ce total représente près d'un cinquième des espèces de mammifères du monde, avec plus de 180 genres répartis en 21 familles. La richesse des espèces augmente dans la plupart des zones tropicales.

Les chauves-souris passent la journée dans leurs abris (grottes, mines, troncs d'arbre, bâtiments, crevasses et feuillage) et cherchent de la nourriture du crépuscule à l'aube avec un ou deux pics d'activité pendant la nuit. Les chauves-souris tropicales sont actives toute l'année et celles qui vivent dans les zones tempérées migrent ou hibernent dans les périodes de conditions environnementales défavorables.

L'accouplement et la durée de la saison de reproduction des chauves-souris ainsi que l'hibernation et la migration sont fortement influencés par la disponibilité en ressources. Lorsque les ressources sont variables, les chauves-souris se reproduisent une seule fois par an (chauves-souris insectivores des régions tempérées). Si la nourriture est abondante toute l'année, elles peuvent se reproduire deux fois ou plus chaque année (chauves-souris frugivores des régions tropicales). Chez les chauves-souris hibernant, l'accouplement a généralement lieu à l'automne, soit avec une ovulation et une fécondation immédiates, suivies d'un développement lent du fœtus tout au long de l'hiver et d'une naissance

au printemps, soit avec un stockage du sperme jusqu'au printemps, après quoi l'ovulation, la fécondation et le développement du fœtus ont lieu. Chez les chauves-souris migratrices, l'accouplement a généralement lieu, après la migration.

La gestation dure en moyenne deux mois et la plupart des chauves-souris n'ont qu'un seul petit par portée, avec parfois des jumeaux et beaucoup plus rarement trois ou quatre petits à la fois.

Les chauves-souris occupent la première place parmi les mammifères (et probablement parmi les vertébrés) en termes de diversité alimentaire ¹⁰ avec des adaptations remarquables pour explorer un large éventail de produits alimentaires animaux et végétaux : les frugivores, les nectarivores (qui remplissent l'importante fonction de polliniseurs), les insectivores aériens ou glaneurs de feuilles, les carnivores (qui se nourrissent de petits vertébrés terrestres, y compris les oiseaux, les grenouilles et les mammifères), les piscivores, les hématophages et les omnivores.

En termes de durée de vie, les chauves-souris font exception à la règle qui veut que les mammifères les plus gros vivent plus longtemps. Elles peuvent vivre 3,5 fois plus longtemps, en moyenne, que les mammifères placentaires non volants de taille similaire, parfois jusqu'à plus de 30 ans (alors qu'un rongeur de taille similaire vit 2 ans). Les analyses du génome et du transcriptome ont révélé des changements de séquence qui semblent contribuer à la fois à la petite taille du corps et à la longue durée de vie des chauves-souris ²³.

Une autre de leurs particularités est de former les plus grandes agrégations de mammifères : les Pteropodidae et peuvent ainsi constituer des colonies de centaines de milliers à des millions d'individus qui se regroupent sur les branches d'arbres. À Bracken Cave, dans le centre du Texas, environ 20 millions de chauves-souris *Tadarida brasiliensis mexicana* (Molossidae) forment la plus grande colonie de vertébrés à sang chaud non humains au monde.

bonne connaissance de la biologie, de l'écologie et de l'évolution des chauves-souris est indispensable (cf. encadré 2).

Par ailleurs, il est important de continuer à déchiffrer les mécanismes qui sous-tendent la dynamique des maladies zoonotiques, comme le rôle des différents facteurs biotiques et abiotiques (par exemple, perturbation de l'habitat, pauvreté de la faune, changement climatique) affectant les populations de chauves-souris,

augmentant les risques sanitaires pour les humains et favorisant la circulation des agents pathogènes.

Enfin, dans ce domaine comme dans d'autres, il est également important de favoriser la collaboration entre les biologistes spécialistes des chauves-souris et les médecins et/ou les vétérinaires gestionnaires de crises pour améliorer la gestion sanitaire ou l'épidémiologie prédictive.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- 1. Almeida F.C. et al.**, 2014. Each flying fox on its own branch: A phylogenetic tree for *Pteropus* and related genera (Chiroptera: Pteropodidae). Mol. Phyl. Evol. 77:83-95.
- 2. Amador L.I., Arévalo R.L.M., Almeida F.C. et al.**, 2018. Bat Systematics in the Light of Unconstrained Analyses of a Comprehensive Molecular Supermatrix. J. Mammal. Evol. 25:37-70.
- 3. Baker ML, Schountz T, Wang L-F.** Antiviral Immune Responses of Bats: A Review. Zoonoses and Public Health. 2013;60: 104–116. pmid:23302292
- 4. Bouma HR, Carey HV, Kroese FG** 2010. Hibernation: the immune system at rest? J Leukoc Biol 88: 619-624.
- 5. Brook CE, Dobson AP.** Bats as 'special' reservoirs for emerging zoonotic pathogens. Trends in Microbiology. 2015;23: 172–180. pmid:25572882
- 6. Calisher CH, Childs JE, Field HE, Holmes KV, Schountz T** 2006. Bats: important reservoir hosts of emerging viruses. Clin Microbiol Rev 19: 531-545.
- 7. Canale CI, Henry PY.** Energetic costs of the immune response and torpor use in a primate. Funct Ecol. 2011;25:557–65 10.1111/j.1365-2435.2010.01815.x
- 8. Ceballos G, Ehrlich PR** 2006. Global mammal distributions, biodiversity hotspots and conservation. Proc Natl Acad Sci USA 103: 19374-19379.
- 9. Drexler JF, Corman VM, Wegner T.** Amplification of emerging viruses in a bat colony. Emerg Infect Dis. 2011;17:449–456.
- 10. Fenton M, Brock et Simmons Nancy B.**, Bats : A world of science and mystery. Peter N. Nevaumont Book. University of Chicago Press, 2015. ISBN : 022606512X, 9780226065120, 303 p.
- 11. IPBES (2019)** : Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Zayas (eds.). IPBES secretariat, Bonn, Germany. 56 p.
- 12. Jones G et al.** (2009) Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. Endang Species Res 8:93-115. https://doi.org/10.3354/esr00182
- 13. Luis Angela D. et al.** A comparison of bats and rodents as reservoirs of zoonotic viruses: are bats special? Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2013;280: 20122753. pmid:23378666.
- 14. Jebb D., Huang Z., Pippel M. et al.**, 2020. Six reference-quality genomes reveal evolution of bat adaptations. Nature 583: 578-584.
- 15. Mollentze et Streicker**, Viral zoonotic risk is homogenous among taxonomic orders au printemps, soit avec un stockage du sperme jusqu'au printemps, après quoi l'ovulation, la fécondation et le développement du fœtus ont lieu. Chez les chauves-souris migratrices, l'accouplement a généralement lieu, après la migration.
- 16. Moratelli R, Calisher CH.** Bats and zoonotic viruses: can we confidently link bats with emerging deadly viruses?. Mem Inst Oswaldo Cruz. 2015;110(1):1-22. doi:10.1590/0074-0276105004
- 17. Nahar, N. et al.** Hunting Bats for Human Consumption in Bangladesh. EcoHealth 17, 139–151 (2020). <https://doi.org/10.1007/s10393-020-01468-x>
- 18. Nardus Mollentzea, and Daniel G. Streicker**, 2020. Viral zoonotic risk is homogenous among taxonomic orders of mammalian and avian reservoir hosts. PNAS. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3516613>.
- 19. Openshaw J.J., Hedge S., Sazzad H.M.S. et al.**, 2017. Bat Hunting and Bat-Human Interactions in Bangladeshi Villages: Implications for Zoonotic Disease Transmission and Bat Conservation. Transboundary and Emerging Diseases 64: 1287-1293.
- 20. O'Shea TJ et al.**, 2014. Bat flight and zoonotic viruses. Emerg Infect Dis 20: 741-745.
- 21. Papenfuss AT et al.**, 2012. The immune gene repertoire of an important viral reservoir, the Australian black flying-fox. BMC Genomics 13: 261. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-13-261>
- 22. Rossetto F et al.**, (2020) Mating strategy is determinant of adenovirus prevalence in European bats. PLoS ONE 15(1): e0226203. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0226203>
- 23. Seim, I., Fang, X., Xiong, Z. et al.**, Genome analysis reveals insights into physiology and longevity of the Brandt's bat *Myotis brandtii*. Nat Commun 4, 2212 (2013). <https://doi.org/10.1038/ncomms3212>
- 24. Silvain J.-F.**, 2020. Ne tirez pas sur les chauves-souris. Opinion. <https://www.fondationbiodiversite.fr/wp-content/uploads/2020/02/FRB-24-02-2020-Opinion-JFS-Chauves-souris.pdf>
- 25. Simmons, N.B., Cirranello A.L.**, 2020. Bat Species of the World: A taxonomic and geographic database. <https://bathnames.org/home.html>
- 26. Siu KL et al.** 2014. Middle East respiratory syn-drome coronavirus 4a protein is a double-stranded RNA-binding protein that suppresses PACT-induced activation of RIG-I and MDA5 in the innate antiviral response. J Virol 88: 4866-4876.
- 27. Zhang G et al.**, 2013. Comparative analysis of bat genomes provides insight into the evolution of flight and immunity. Science 339: 456-460.
- 28. Zhou P et al.**, 2014. IRF7 in the Australian black flying-fox, *Pteropus alecto*: evidence for a unique expression pattern and functional conservation. PLoS ONE 9: e103875