

Des informations précieuses sur la taille des individus cachées dans les données acoustiques

Caterina PENONE*, Isabelle LE VIOL, Jean-François JULIEN, Yves BAS,
Julie MARMET & Christian KERBIRIOU

Résumé. - Pour mieux comprendre les mécanismes de distribution spatio-temporelle des populations et mieux faire le lien avec la qualité des habitats, il est utile de développer des indicateurs basés sur des caractéristiques des individus, comme par exemple leur taille. Dans ce contexte, les enregistrements des ultrasons des chauves-souris offrent des perspectives intéressantes. En effet, les signaux sont susceptibles de contenir une information sur la taille des individus. A large échelle, la règle de Bergmann représente le patron de distribution de la taille des individus le plus connu : les espèces ou individus au sein d'une espèce ont une taille plus grande aux plus hautes latitudes, sous climat froid. A partir des données acoustiques collectées de manière standardisée et à large échelle (suivi participatif Vigie-Chiro), nous nous sommes intéressés à la variabilité géographique intraspécifique des signaux (fréquence caractéristique) de la Pipistrelle commune (*Pipistrellus pipistrellus*) tout en la comparant à la variabilité géographique de la taille du corps (i. e. longueur de l'avant-bras, données collectées lors de captures au filet). Nous avons étudié d'une part la relation existant entre la longueur de l'avant-bras et des variables géographiques et climatiques, et d'autre part la relation entre les fréquences enregistrées et ces mêmes variables, puis comparé ces relations. Ainsi, nous avons pu observer que : 1) la longueur de l'avant-bras est positivement liée aux fortes précipitations, à une faible saisonnalité, et aux températures basses qui existent dans le nord-ouest de la France ; 2) les fréquences caractéristiques les plus basses (donc par hypothèse, la plus grande taille du corps) sont principalement liées aux basses températures dans le nord de la France. Bien que menées sur des jeux de données différents (biométriques et acoustiques), les deux analyses fournissent des résultats très similaires. Cette première analyse ouvre des perspectives quant à l'utilisation de ces grandes bases de données acoustiques pour explorer les patrons de distribution des caractéristiques biologiques des individus, comme la taille, en relation notamment avec la qualité des habitats.

Mots-clés. - Echolocation ; Fréquence caractéristique ; Latitude ; *Pipistrellus pipistrellus* ; Science citoyenne ; Règle de Bergmann.

INTRODUCTION

Face aux menaces qui pèsent sur la biodiversité, le développement d'indicateurs qui permettent de caractériser et de suivre son état représente un enjeu fort. Ces indicateurs sont utiles pour hiérarchiser les menaces et les zones à conserver en priorité, mais aussi pour évaluer l'impact des politiques de conservation. Ils se basaient jusqu'à présent principalement sur les tendances d'abondance des populations, voire en fonction des traits des espèces (degré de spécialisation, affinité thermique, niveau trophique...), mais aucun ne porte, à notre connaissance, sur la variabilité de traits à l'échelle intraspécifique. Pourtant, ce type d'information pourrait être très utile pour mieux comprendre les mécanismes impliqués dans le déclin des populations. Parmi ces traits, la taille des individus, potentiellement en lien avec les ressources exploitables, paraît importante à prendre en compte. Une relation positive est en effet attendue entre la taille des individus et la qualité de leurs habitats, liée notamment à la disponibilité et à la qualité des ressources trophiques qui sont elles-mêmes fortement influencées par l'intensité de la compétition intra et interspécifique.

Dans ce contexte, les enregistrements des émissions ultrasonores des chauves-souris, collectées à large échelle dans le cadre de suivis participatifs, pourraient offrir des opportunités intéressantes. Alors que ces enregistrements sont utilisés aujourd'hui pour suivre l'abondance des chauves-souris (leur activité étant assimilée à un indice d'abondance), leur capacité à produire des indicateurs pertinents au niveau intraspécifique a été très peu explorée [MURRAY *et al.* 2001, LAW *et al.* 2002]. Les signaux émis pourraient contenir une part d'information sur les caractéristiques physiques de l'individu émetteur. En se basant sur des relations allométriques largement vérifiées chez les mammifères on peut s'attendre à une corrélation négative entre la taille et la fréquence des signaux sonores [GILLOOLY & OPHIR 2010], ce qui a bien été confirmé chez plusieurs espèces de chauves-souris [BARCLAY & BRIGHAM 1991, JAKOBSEN *et al.* 2013, JUNG *et al.* 2014]. Au sein d'une même espèce, en effet, les individus de grande taille possèdent généralement un larynx

et des chambres de résonance plus grands [Jacobs *et al.* 2007] et émettent donc des signaux de fréquence plus grave que les petits individus. [JONES 1999]. Cependant, les espèces qui émettent surtout à fréquence constante comme les Rhinolophidae ou les Mormoopidae [RUSSO *et al.* 2001] font exception à cette règle. L'idéal serait bien sûr de vérifier expérimentalement d'individu à individu cette relation entre taille et fréquence. Malheureusement, cette approche s'avère peu réaliste ne serait-ce qu'au regard du caractère atypique des signaux émis en captivité ou lors du lâcher après une capture temporaire. Une autre approche, indirecte, consiste à étudier les patrons de distribution à large échelle de la fréquence du signal et à évaluer la congruence de ces patrons avec ceux qui sont observés pour la distribution de la taille des individus.

Plusieurs auteurs ont souligné que la taille des organismes est corrélée positivement à la latitude, patron à l'origine de la règle de Bergmann qui a d'abord été formulée dans le cadre de comparaisons interspécifiques [JAMES 1970]. D'autres auteurs ont relié la taille des individus adultes à la disponibilité des ressources alimentaires pendant leur phase de croissance [ROSENZWEIG 1968, PETERS 1986, GASTON & BLACKBURN 1996, FRECKLETON *et al.* 2003, YOM-TOV & GEFFEN 2006, McNAB 2010, CLAUSS *et al.* 2013]. Chez les chauves-souris, le lien entre la taille du corps, la latitude et/ou les variables climatiques a déjà été mis en évidence chez certaines espèces de Vespertilionidae au niveau intraspécifique en utilisant des données biométriques [BURNETT 1983, ASHTON *et al.* 2000, MEIRI & DAYAN 2003]. Ces relations restent cependant à confirmer chez la Pipistrelle commune (*Pipistrellus pipistrellus*, Schreber 1774) [STEBBINGS 1973, JONES *et al.* 1993].

Dans cette étude, nous nous sommes intéressés à la distribution géographique de la fréquence du signal d'écholocation au niveau intraspécifique, et nous avons tenté d'évaluer sa congruence avec celle de la la taille des individus chez *P. pipistrellus*. Nous avons :

- i) examiné la relation entre la taille du corps et des variables géographiques (latitude, longitude) et climatiques (température et précipitations) en utilisant comme mesure de la taille

* Muséum national d'Histoire naturelle, Département Ecologie et Gestion de la Biodiversité, Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation, 43 rue Buffon CP 135, 75005 Paris

la longueur de l'avant-bras,

- ii) puis nous avons étudié la relation entre la fréquence des signaux et ces mêmes variables géographiques et climatiques.

À cette fin, nous avons utilisé des données recueillies dans le cadre de programmes participatifs. Nous avons vérifié l'hypothèse selon laquelle la fréquence devrait être corrélée négativement à la latitude et positivement aux températures annuelles moyennes, autrement dit que les fréquences devraient être plus élevées dans le sud de la France.

MATERIEL ET METHODE

DONNÉES BIOMÉTRIQUES ET ACOUSTIQUES

L'étude a été réalisée chez la Pipistrelle commune, une espèce commune et sédentaire en France et largement distribuée en Europe [MITCHELL-JONES *et al.* 1999, ARTHUR & LEMAIRE 2009] pour laquelle existent de nombreuses données biométriques et acoustiques collectées à large échelle.

Les données biométriques correspondent à des longueurs d'avant-bras collectées dans le cadre de programmes de capture au filet réalisés en France continentale entre avril et juillet, à une période où l'on s'attend à peu de déplacements de populations. Nous avons utilisé les données récoltées à partir de 2009 (pour éviter la confusion avec *P. pygmaeus*), sur 186 points de capture (répartis sur 600 km du nord au sud), à une altitude inférieure à 500 mètres pour éviter la confusion de l'effet de l'altitude avec celui de la latitude sur les variables climatiques. L'identification des espèces, le sexe, et l'estimation de l'âge ont été évalués selon DIETZ & VON HELVERSEN [2004]. Seuls les individus dont le sexe a pu être déterminé ont été retenus.

Les données acoustiques proviennent du programme de sciences participatives Vigie-Chiro, coordonné par le Muséum

national d'Histoire naturelle (<http://vigienature.mnhn.fr/>), dont le but est de suivre l'évolution des populations de chauves-souris communes [Kerbirou *et al.* 2015]. Ces données sont collectées selon un protocole standardisé qui consiste à enregistrer de manière passive les émissions ultrasonores des chauves-souris, en début (juin-juillet) et fin d'été (août-septembre). Les enregistrements sont réalisés sur des transects (2 km) distribués le long de circuits routiers (30 km) répartis sur l'ensemble du territoire national (900 km du nord au sud). Nous avons utilisé les données collectées en 2009 le long de 78 circuits, à une altitude inférieure à 500 mètres, et subdivisés pour l'analyse en segments de 400 m (soit 1133 segments). Nous avons analysé les signaux avec le logiciel Scan'R (Binary Acoustic Technology, Tucson, Arizona, États-Unis) pour détecter chaque cri et en extraire automatiquement 15 paramètres différents pour identifier les signaux caractéristiques de *P. pipistrellus*. Nous avons ensuite retenu deux de ces paramètres, la fréquence terminale, qui est la plus caractéristique du signal (FT) et la pente de la partie en FM aplanie (PenteFMA) pour les analyses statistiques. La fréquence caractéristique du signal correspond à la partie aplanie des cris, c'est-à-dire à la fréquence de l'extrémité de la partie en modulation de fréquence aplanie ou "FMA" du signal. Le taux de modulation de cette partie, ou "PenteFMA", a quant à elle été retenue comme co-variable de manière à prendre en compte une éventuelle modification comportementale du signal (augmentation de la fréquence, de la largeur de bande et du taux de modulation de fréquence), en fonction de l'encombrement du milieu dans lequel évolue la chauve-souris. Dans les milieux plus encombrés, les chauves-souris, et notamment les pipistrelles communes [KALKO & SCHNITZLER 1993] tendent en effet à émettre des signaux de fréquence plus élevée et de pente plus forte (plus négative).

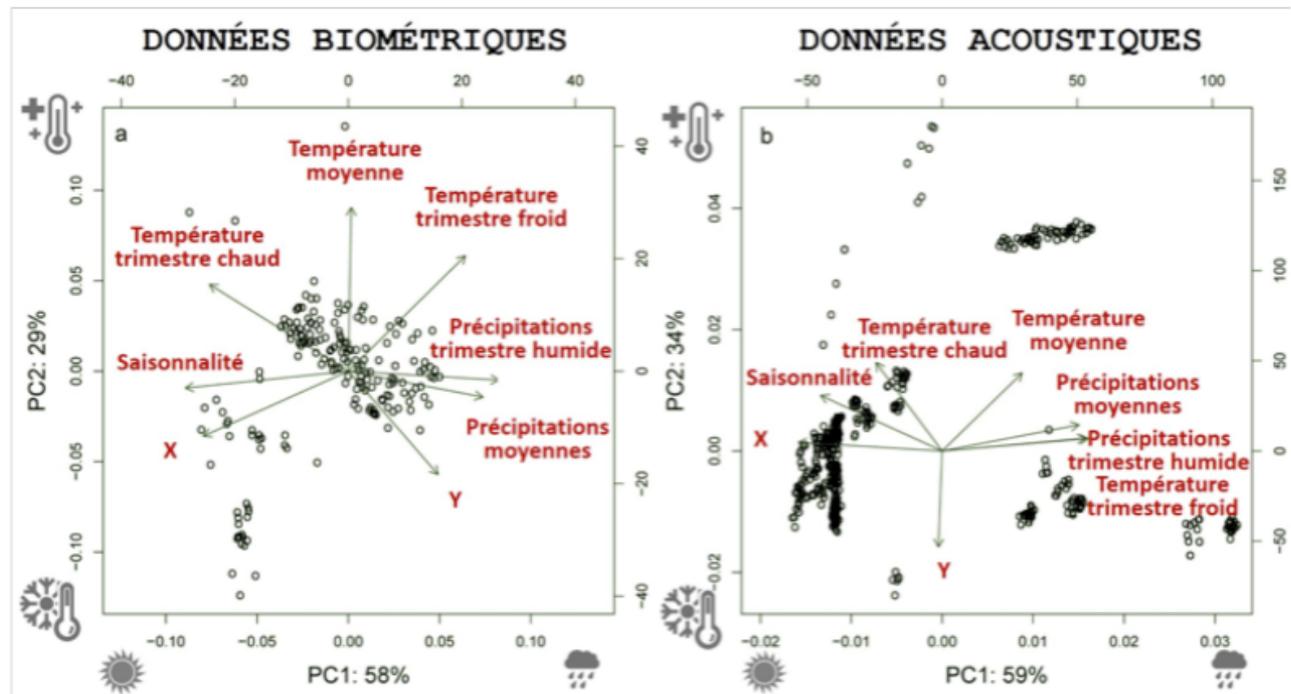


Figure 1. - Analyse en composantes principales (ACP) des variables géographiques et climatiques pour les données biométriques (a) et acoustiques (b). Les pourcentages représentent la part de la variance expliquée par chacune des composantes (PC1 et PC2).

VARIABLES GÉOGRAPHIQUES ET ENVIRONNEMENTALES

Nous avons pris en compte plusieurs variables géographiques (latitude, longitude) et climatiques. Les variables climatiques ont été obtenues pour chaque point de capture et chaque segment d'enregistrement acoustique à partir de la base de données WorldClim [HIJMANS *et al.* 2005]. Nous avons considéré la température annuelle moyenne (Bio1), l'amplitude de la température annuelle (Bio7, un indice de saisonnalité), les températures du trimestre le plus chaud et du trimestre le plus froid (Bio10 et Bio11, respectivement), les précipitations annuelles (Bio12), et les précipitations du trimestre le plus humide (Bio16).

ANALYSES STATISTIQUES

Les variables climatiques et géographiques ont tendance à covarier géographiquement. Nous avons donc utilisé une analyse en composantes principales (ACP) pour combiner et résumer les informations géographiques et climatiques afin d'obtenir deux nouvelles variables non corrélées: les deux premières composantes principales.

Nous avons ensuite utilisé des modèles linéaires à effets mixtes (LME) [PINHEIRO *et al.* 2014] pour déterminer si la longueur de l'avant-bras et la fréquence (variables de réponse) étaient liées à ces variables géographiques et climatiques à grande échelle, représentées ici par les deux composantes principales de l'ACP.

Pour l'analyse des données biométriques, nous avons considéré le sexe de l'individu comme une co-variable et pris en compte la structure spatiale et temporelle des données en incluant en facteur aléatoire l'année de capture et la localité.

Pour l'analyse des données acoustiques, nous avons considéré la période de suivi (début versus fin d'été), la température

locale au moment de l'enregistrement et la pente du signal (PenteFMA) comme co-variables et avons tenu compte de la structure spatiale des données en attribuant au nom des circuits un effet aléatoire.

RÉSULTATS

L'analyse des données biométriques a porté sur les mesures d'avant-bras de 1359 individus capturés, le nombre d'individus capturés par site et par an variant entre 1 et 52 (moyenne de $6,5 \pm 6.1SD$). La longueur de l'avant-bras était en moyenne de $31,6mm \pm 0.96SD$.

L'analyse des données acoustiques a quant à elle porté sur 4855 signaux de *P. pipistrellus* (2077 en Juin-Juillet et 2778 en Août-Septembre), le nombre de signaux (fréquences retenues) par segment variant entre 0 et 74 (moyenne de $23,4 \pm 17.7SD$). La fréquence caractéristique variait entre 41,1 et 51,9 KHz (moyenne de $46,9 \pm 1.9SD$).

Qu'il s'agisse des données biométriques ou acoustiques, l'analyse en composantes principales résume la plupart des variations géographiques et climatiques (Fig. 1a et 1b). Nous avons trouvé une relation positive significative entre la taille du corps (longueur de l'avant-bras) et la première composante principale (PC1 : informations sur longitude, précipitations et variabilité des températures) (Fig. 2a). Ceci signifie qu'en moyenne les plus grands individus ont été capturés dans des sites caractérisés par des précipitations élevées (Bio12, Bio16), une faible saisonnalité (Bio7), situés principalement dans le nord-ouest de la France.

Nous avons trouvé une relation positive significative entre les fréquences caractéristiques et la deuxième composante principale (Fig. 2b) (PC2 : informations sur latitude et température). Par conséquent, les individus émettant des basses fréquences, c'est à dire plus grands, ont en moyenne été détectés dans des

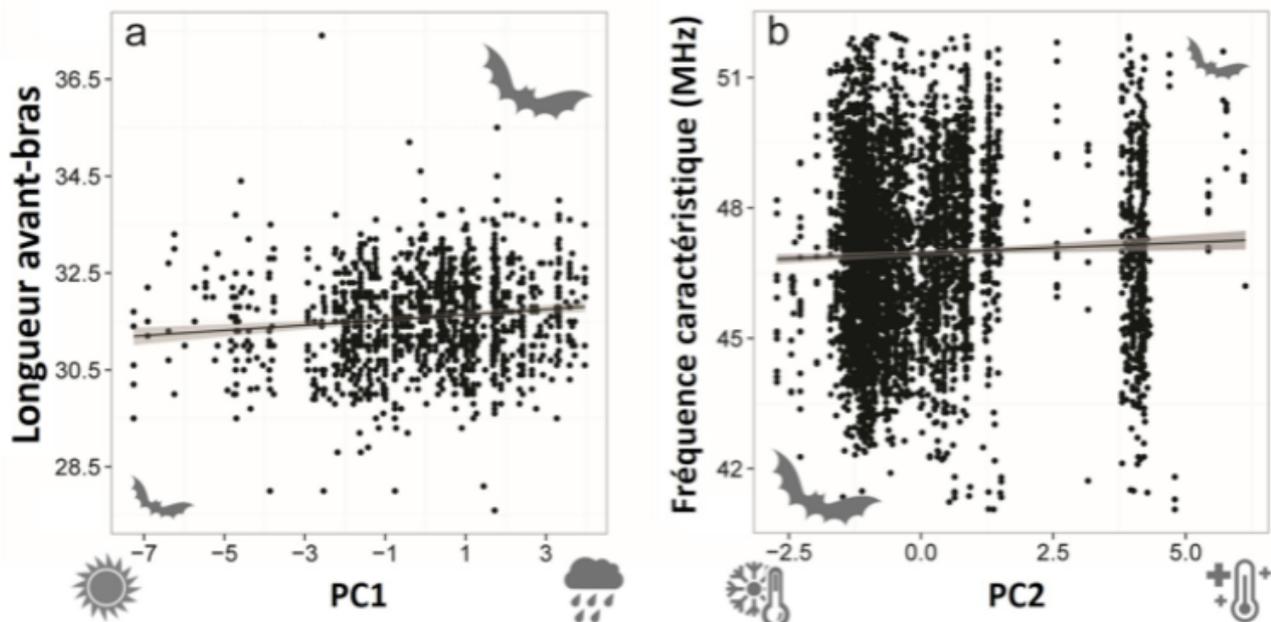


Figure 2. - Relation entre la longueur de l'avant-bras (a), la fréquence caractéristique (b) et les composantes principales résultant de l'ACP (PC1 et PC2) qui étaient significatives dans les modèles linéaires à effets mixtes. Les lignes de régression sont représentées avec un intervalle de confiance de 95%.

sites caractérisés par des températures plus basses pendant les quatre mois les plus chauds et les plus froids de l'année (Bio1, Bio10 et Bio11), donc situés principalement dans le nord de la France.

Les résultats ont également révélé que les fréquences caractéristiques étaient plus élevées dans les enregistrements réalisés à la fin de l'été (Août-Septembre). Elles étaient également plus élevées pour des valeurs très négatives de PenteFMA, c'est à dire pour une forme de signal plus verticale. Par ailleurs, il faut souligner que la température mesurée localement lors de la session d'enregistrement n'avait aucun effet sur la fréquence des signaux.

DISCUSSION ET PERSPECTIVES

A partir de données acoustiques issues d'un programme de sciences participatives à large échelle, nous avons mis en évidence des relations significatives entre les fréquences caractéristiques de *P. pipistrellus* et les variables géographiques et climatiques. Les fréquences plus basses (a priori associées à des tailles plus grandes) sont en effet principalement associées aux températures basses. Cette relation est similaire à celles que nous avons observées avec la longueur de l'avant-bras qui est surtout corrélée à des températures basses mais aussi aux fortes précipitations, et à une faible saisonnalité. Les paramètres climatiques précédents sont de toute évidence fortement corrélés avec la latitude. Les corrélations observées sont donc en accord avec différentes études sur les oiseaux et les mammifères terrestres qui ont également montré une relation entre la masse du corps et la latitude [JAMES 1970] à la suite du célèbre travail de BERGMANN [1847] qui en avait postulé le caractère adaptatif au niveau des échanges thermiques.

À côté de son intérêt purement théorique, ce résultat peut avoir quelques applications pratiques dans le domaine de la conservation puisque nous nous trouvons dans un contexte de réchauffement global du climat.

Mais c'est au point de vue méthodologique que ces corrélations sont les plus importantes puisqu'elles laissent penser que les signaux d'écholocation contiennent bien une information sur la taille des individus. De nouvelles perspectives s'ouvrent donc concernant l'utilisation de l'acoustique pour acquérir de façon non invasive et avec une efficacité d'échantillonnage bien supérieure à celle de la capture des informations sur la taille moyenne des individus dans un espace donné. Au-delà de la règle de Bergmann, qui ne représente, en réalité, qu'une hypothèse adaptationniste et ne devrait avoir qu'une base génétique, il a été maintes fois démontré chez les mammifères que la taille du corps au stade adulte était reliée positivement à la disponibilité en ressources alimentaires pendant la croissance

[BURNETT 1983, YOM-TOV & GEFFEN 2006]. Cette plasticité phénotypique devrait donc faire de la taille moyenne des adultes d'une population de chauves-souris un indicateur assez direct de la qualité des habitats de chasse dont les femelles ont disposé pendant la gestation et, surtout, l'allaitement. Une autre possibilité, qui n'exclut pas la précédente, tient au fait que les femelles, plus grandes en moyenne que les mâles, exploitent des terrains de chasse plus favorables pendant la période d'allaitement [SENIOR *et al.* 2005, ENCARNÇÃO 2012].

Plusieurs pistes de recherches peuvent être envisagées pour préciser et tester ces hypothèses. Il serait d'abord important de valider la corrélation entre sexe et fréquence des signaux soit sur un échantillon relativement restreint à partir d'enregistrements effectués avant capture et sexage des individus, soit, sur une masse de données plus importante, à partir d'enregistrements effectués sur des sites où l'on est certain que les femelles sont prédominantes, comme le voisinage de colonies de mise-bas.

Il devrait être également possible de séparer les effets respectifs des deux processus précédents, plasticité de la taille et ségrégation sexuelle des terrains de chasse, en examinant à quelles échelles spatiales les corrélations sont les plus fortes. On s'attend en effet à ce que le premier effet ne se manifeste et ne soit mesurable que sur une échelle relativement étendue, au minimum du même ordre que celle du domaine vital de toute une colonie, alors que le second devrait être décelable à l'échelle d'un habitat de chasse individuel de l'ordre de quelques hectares ou moins.

Les travaux présentés ici concernent la seule Pipistrelle commune, pour laquelle l'étendue des données disponibles permettaient de conduire les analyses les mieux soutenues. Il est cependant certain que la même approche devrait pouvoir s'appliquer à plusieurs autres espèces et, en particulier, à la Pipistrelle de Kuhl, qui en est proche au niveau systématique mais se trouve en pleine expansion géographique et manifeste une tendance d'évolution de sa populations bien différente [KERBIRIOU *et al.* 2015].

Remerciements. - Cette étude n'aurait pu être réalisée sans les observateurs bénévoles qui participent de manière continue à ces suivis à large échelle spatio-temporelle. Nous remercions vivement tous les participants du programme Vigie-Chiro (données acoustiques) ainsi que les personnes ayant fourni les données biométriques : l'Office National des Forêts (notamment Laurent Tillon), le Groupe Mammalogique Breton, le Groupe Chiroptères Corse, la CPEPESC Lorraine, Jocelyn Fonderflick, David Sarrey, Maxime Leuchtman et Benjamin Allegrini.

Références bibliographiques

- ARTHUR L. & LEMAIRE M., 2009. - *Les chauves-souris de France, Belgique, Luxembourg et Suisse*. Mèze & Paris, France, 544 p.
- Ashton K.G., Tracy M.C. & de Queiroz A., 2000. - Is Bergmann's rule valid for mammals? *American Naturalist*, 156 : 390-415.
- BARCLAY R.M.R. & BRIGHAM R.M., 1991. - Prey detection, dietary niche breadth, and body size in bats : Why are aerial insectivorous bats so small? *American Naturalist*, 137 : 693-703.
- BERGMANN C., 1847. - Über die verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Göttinger Stud.*, 1 : 595-708.
- BINARY ACOUSTIC TECHNOLOGY LLC, 2009. - *Scan'R software manual - Snapshot Characterization and Analysis*. www.binaryacoustictech.com.
- BURNETT C.D., 1983. - Geographic and climatic correlates of morphological variation in *Eptesicus fuscus*. *Journal of Mammalogy*, 64 : 437-444.
- CLAUSS M., DITTMANN M.T., MÜLLER D.W.H. *ET AL.*, 2013. - Bergmann's rule in mammals: a cross-species interspecific pattern. *Oikos*, 122 : 1465-1472.
- ENCARNÇÃO J.A., 2012. - Spatiotemporal pattern of local sexual segregation in a tree-dwelling temperate bat *Myotis daubentonii*. *Journal of Ethology*, 30 : 271-278.
- GASTON K.J. & BLACKBURN T.M., 1996. - Range size-body size rela-

- tionships: evidence of scale dependence. *Oikos*, 75 : 479–485.
- GILLOOLY J.F. & OPHIR A.G., 2010. - The energetic basis of acoustic communication. *Proceedings of the Royal Society London Ser B Biol Sci*, 277 : 1325–31.
- HENRY C.J.K. & ULJASZEK S.J., 1996. - *Long-term consequences of early environment: growth, development and the lifespan developmental perspective*. Cambridge University Press, 268 p.
- HIJMANS R.J., CAMERON S.E., PARRA J.L. ET AL., 2005. - Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25 : 1965–1978.
- JACOBS D.S., BARCLAY R.M.R. & WALKER M.H., 2007. - The allometry of echolocation call frequencies of insectivorous bats: why do some species deviate from the pattern? *Oecologia*, 152 : 583–94.
- JAKOBSEN L., RATCLIFFE J.M. & SURLYKKE A., 2013. - Convergent acoustic field of view in echolocating bats. *Nature*, 493 : 93–96.
- JAMES F.C., 1970. - Geographic size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology*, 51: 365–390.
- JONES G., 1999. - Scaling of echolocation call parameters in bats. *Journal of Experimental Biology*, 202 : 3359–67.
- JONES G., VAN PARIJS S.M. & VANPARIJS S., 1993. - Bimodal echolocation in pipistrelle bats: are cryptic species present? *Proceeding of the Royal Society London Ser B Biol Sci*, 251 : 119–25.
- JUNG K., MOLINARI J. & KALKO E.K.V., 2014. Driving factors for the evolution of species-specific echolocation call design in new world free-tailed bats (molossidae). *PLoS One*, 9 : e85279.
- KALKO E.V. & SCHNITZLER H.-U., 1993. - Plasticity in echolocation signals of European pipistrelle bats in search flight: implications for habitat use and prey detection. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33 : 415–428.
- KERBIRIOU C., JULIEN J.-F., BAS Y. ET AL., 2015. - Vigie-Chiro : 9 ans de suivi des tendances des espèces communes *Symbioses, nouvelle série, n° 34 & 35 : sous presse*.
- LAW B.S., REINHOLD L. & PENNAY M., 2002. - Geographic Variation in the Echolocation Calls of *Vespadelus* spp. (Vespertilionidae) from New South Wales and Queensland, Australia. *Acta Chiropterologica*, 4 : 201–215.
- MENAB B.K., 2010. - Geographic and temporal correlations of mammalian size reconsidered: a resource rule. *Oecologia*, 164 : 13–23.
- MEIRI S. & DAYAN T., 2003. - On the validity of Bergmann's rule. *Journal of Biogeography*, 30 : 331–351.
- MITCHELL-JONES A.J., AMORI G., BOGDANOWICZ W. ET AL., 1999. - *The atlas of European mammals*. T & A D Po. Academic Press, London, 321 p.
- MURRAY K.L., BRITZKE E.R. & ROBBINS L.W., 2001. - Variation in search-phase calls of bats. *Journal of Mammalogy*, 82 : 728–737.
- PETERS R.H., 1986. - *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press.
- PINHEIRO J., BATES D., DEBROY S. ET AL., 2014. - *nlme: Linear and nonlinear mixed effects models*. R Packag. version 3.1-108. <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- R CORE TEAM, 2013. - *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- ROSENZWEIG M.L., 1968. - The strategy of body size in mammalian carnivores. *American Midland Naturalist*, 80 : 299–315.
- RUSSO D., JONES G. & MUCEDDA M. 2001. - Influence of age, sex and body size on echolocation calls of Mediterranean and Mehely's horseshoe bats, *Rhinolophus euryale* and *R. mehelyi* (Chiroptera: Rhinolophidae). *Mammalia*, 65 : 429–436.
- SENIOR P., BUTLIN R.K. & ALTRINGHAM J.D., 2005. - Sex and segregation in temperate bats. *Proc. R. Soc. B*, 272 : 2467–2473.
- STEBBINGS R.E., 1973. - Size clines in the bat *Pipistrellus pipistrellus* related to climatic factors. *Period. Biol.*, 75 : 189–194.
- YOM-TOV Y. & GEFFEN E., 2006. - Geographic variation in body size: The effects of ambient temperature and precipitation. *Oecologia*, 148 : 213–218.