

# Le Vespère

[www.le-vespere.org](http://www.le-vespere.org)

## Éditorial

Christian Dietz

## Sommaire

BARATAUD ET AL. 2015.

**Identification et écologie  
acoustique des chiroptères  
de la Guadeloupe et de la  
Martinique (Antilles françaises)**

*Sonar signals and acoustic ecology of  
bats from Guadeloupe and Martinique  
islands (West Indies)*



## Édito

Although bats have been extremely fascinating study objects for generations of biologists interested in bat's morphology, taxonomy, distribution and behaviour, public awareness and attention of bats have risen only in the last two decades. While most people did not know anything about bats for a long time or even detested them, public relations work carried out mainly by very active NGOs have changed the situation completely. Nowadays most people feel a deep fascination by bats, children play with cuddly battoys and bats are major objects of affection in conservation work. Since the establishment of the European Natura2000 network bats get considerable protection and are taken into consideration in impact assessment and mitigation.

All these positive changes considered one should expect that most major threats against bats should be minimised. Positive population trends in some species indicate a recovery from past population crashes e.g. by toxic pesticides, and some species like the Lesser Horseshoe bat seem to recolonise parts of their lost distribution. On the other hand some species still decline and may even face local extinction of populations. Examples are the Grey Long-eared Bat and Mehely's Horseshoe Bat, both specialists for preying on large moths in mosaic-like open habitats with grasslands, orchards and hedges. While the Grey Long-eared Bat is still widely distributed and the observed negative population trends and local extinctions

still do not threaten the species as a whole, the situation in Mehely's Horseshoe Bat is much more dramatic. It has already lost big parts of its European distribution and is extinct in some countries, remaining populations are scattered and isolated.

While the European Natura2000 network helped a lot to preserve roosts e.g. by regulating the touristic use of cave-roosts, it fails only too often in the protection of foraging habitats and transfer corridors necessary for the longterm survival of the species. An immense pressure by pesticides mainly from an intensified agriculture seriously affects insect populations; habitat loss and a rise in mortality by road traffic or energy production endanger species even more and may lead to the extinction of specialised species.

Thus one of the most demanding challenges for everybody engaged in bat conservation is the protection of habitat-networks large enough to keep specialised bat species. On the other hand all conservation work depends on good data on presence and distribution of species. Since bats offer perfect presence monitoring possibilities by recording their echolocation calls, bioacoustic methods may be a big help in finding remaining populations and designing protection zones. The available issue of *Le Vespère* among other articles gives new ideas on the planning of acoustic sampling useful for collecting basic data for conservation planning.

### ÉQUIPE ÉDITORIALE

Vincent PRIE / [prie.vincent@gmail.com](mailto:prie.vincent@gmail.com)  
 Benjamin ALLEGRINI / [benjamin.allegrini@gmail.com](mailto:benjamin.allegrini@gmail.com)  
 Yves BAS / [yves.bas@gmail.com](mailto:yves.bas@gmail.com)  
 Thierry DISCA / [thierry.disca@orange.fr](mailto:thierry.disca@orange.fr)  
 Jocelyn FONDERFLICK / [jocelyn.fonderflick@cefe.cnrs.fr](mailto:jocelyn.fonderflick@cefe.cnrs.fr)  
 Alexandre HAQUART / [ahaquart@gmail.com](mailto:ahaquart@gmail.com)  
 Marie-Lilith PATOU / [lilithpatou@gmail.com](mailto:lilithpatou@gmail.com)  
 Sébastien PUECHMAILLE / [s.puechmaille@gmail.com](mailto:s.puechmaille@gmail.com)  
 Vincent RUFRAÏ / [vrufraï@biotope.fr](mailto:vrufraï@biotope.fr)  
 Charlotte ROEMER / [charlotte.roemer@orange.fr](mailto:charlotte.roemer@orange.fr)

### FONCTIONNEMENT DE LA REVUE

Le *Vespère* est téléchargeable gratuitement sur le site : [www.le-vespere.org](http://www.le-vespere.org)  
 Pour soumettre un article, se référer aux instructions aux auteurs sur le site et soumettre le manuscrit complet SANS AUCUNE MISE EN FORME (texte au format .doc et figures au format .jpg) à l'adresse [prie.vincent@gmail.com](mailto:prie.vincent@gmail.com)

Les articles, brèves ou documents téléchargeables sont mis en ligne dès leur acception par le comité de rédaction. La date de publication correspond à la date de première mise en ligne.

Le *Vespère*, une publication de l'association Caracol pour la promotion de la connaissance sur les chauves-souris, est un journal électronique téléchargeable gratuitement sur le site [www.le-vespere.org](http://www.le-vespere.org)

N°ISSN : 1969-5993



**ASSOCIATION CARACOL**  
 107, chemin des Ruffes, les Hémiès  
 34700 Le Puech  
 JO Association n° 0034 DE 2003  
 Déclaration en date du 17 juillet 2003 sous le n° 2569

CRÉATION &  
 MISE EN PAGE



CONTACT@PRUNEAUPRODUCTION.FR  
[WWW.PRUNEAUPRODUCTION.FR](http://WWW.PRUNEAUPRODUCTION.FR)

TÉL. : 06 20 86 61 28 - SIRET 802 379 149 0005 - APE 1813Z



[WWW.FONDATION-BIOTOPE.ORG](http://WWW.FONDATION-BIOTOPE.ORG)

# Identification et écologie acoustique des chiroptères de la Guadeloupe et de la Martinique (Antilles Françaises)

## *Sonar signals and acoustic ecology of bats from Guadeloupe and Martinique islands (West Indies)*

Michel Barataud<sup>1</sup>, Sylvie Giosa<sup>2</sup>, Frédéric Leblanc<sup>3</sup>, Philippe Favre<sup>4</sup>, Jean-François Desmet<sup>5</sup>

<sup>1</sup> Combeauvert 23250 Thauron

<sup>2</sup> Combeauvert 23250 Thauron

<sup>3</sup> place Winston Churchill, 87000 Limoges

<sup>4</sup> Les Itardes, 04700 Le Castellet

<sup>5</sup> Place du Criou, 74340 Samoëns

**Mots clefs** : signaux sonar ; chiroptères néotropicaux.

**Keywords** : ultrasonic detectors ; identification ; neotropical Chiroptera.



Martinique, paysage des Pitons du Carbet (ph. M. Barataud)

Contact : [michel.barataud1@orange.fr](mailto:michel.barataud1@orange.fr)



## Résumé

Les émissions sonar des 14 espèces de chiroptères des îles de la Guadeloupe et de la Martinique (Petites Antilles), appartenant aux familles suivantes : Mormoopidae (*Pteronotus davyi*), Noctilionidae (*Noctilio leporinus*), Phyllostomidae (*Ardops nicholli*, *Artibeus jamaicensis*, *Sturnira angeli*, *Brachyphylla cavernarum*, *Monophyllus plethodon*, *Chiroderma improvisum*), Natalidae (*Natalus stramineus*), Vespertilionidae (*Eptesicus guadeloupensis*, *Myotis dominicensis*, *Myotis martiniquensis*) et Molossididae (*Molossus molossus*, *Tadarida brasiliensis*), ont été enregistrées et analysées selon la méthode d'écologie acoustique. Les critères auditifs (hétérodyne et expansion de temps x 10) et informatiques (mesures sur logiciel d'analyses) sont combinés pour aboutir à : 1) une description de la variabilité acoustique en fonction des différents comportements et milieux de vol ; 2) une clé d'identification acoustique fonctionnelle. Des coefficients de détectabilité spécifiques sont proposés, afin de permettre la comparaison des indices d'activité des espèces lors de relevés acoustiques quantitatifs.



## Abstract

Echolocation calls of 14 bat species of Guadeloupe and Martinique island (West Indies), belonging to Mormoopidae (*Pteronotus davyi*), Noctilionidae (*Noctilio leporinus*), Phyllostomidae (*Ardops nicholli*, *Artibeus jamaicensis*, *Sturnira angeli*, *Brachyphylla cavernarum*, *Monophyllus plethodon*, *Chiroderma improvisum*), Natalidae (*Natalus stramineus*), Vespertilionidae (*Eptesicus guadeloupensis*, *Myotis dominicensis*, *Myotis martiniquensis*) and Molossididae (*Molossus molossus*, *Tadarida brasiliensis*) families, have been recorded and analysed according to acoustic ecology method. Auditory (heterodyne and time expansion x 10) and computer-derived (measures on analysis software) criteria were combined to give a description of acoustic variability according to flight behaviour and a functional identification key. Specific coefficients of detectability are proposed, in order to allow activity index comparison between species in acoustic quantitative surveys.

### FICHIERS ANNEXES

Les répertoires acoustiques des 14 espèces traitées dans cet article sont illustrés par 17 séquences sonores enregistrées dans des conditions naturelles de vol libre, en expansion de temps x 10 et au format .wave. Les graphiques d'identification contenus dans l'article sont disponibles sur un fichier Excel actif.

### SOUND AND XLS FILES

Samples of sonar signals of the 14 species described here are available in 17 sound files (where bats are recorded in free behaviour conditions) in time expansion (x 10) and .wave format. Graphs are available on an Excel file.

[TÉLÉCHARGEMENT SONS - DOWNLOAD SOUND FILES](#) [TÉLÉCHARGEMENT xls - DOWNLOAD xls file](#)

### INTRODUCTION

L'identification acoustique des chiroptères en est encore au stade de la recherche, plus de vingt ans après les premières publications d'AHLEN (1981, 1990) pour l'Europe, de GOULD (1976) et FENTON & BELL (1981) entre autres pour les Amériques. Les études de ce type se heurtent à de nombreuses difficultés (enregistrements d'individus identifiés avec certitude, dans toutes les circonstances de vol en milieu naturel), accentuées en zones tropicales par le nombre important d'espèces présentes et la difficulté de pénétration du milieu forestier rendant les suivis d'animaux marqués (BARATAUD 1992) très aléatoires et compliqués. La plupart des auteurs se heurte à la difficulté d'obtenir un vaste échantillonnage de séquences dans de nombreuses conditions naturelles de vol. Pourtant, le principal enjeu reste bien d'appréhender la variabilité intraspécifique, et les conditions qui amènent une espèce à utiliser tel ou tel type de signal. Cette variabilité intraspécifique peut entraîner un fort taux de recouvrement interspécifique. La complexité

est généralement encore plus grande avec les espèces forestières, qui émettent pour la plupart des signaux FM à large bande et faible intensité (SIEMERS & SCHNITZLER 2004) à forte convergence structurelle. Ces espèces volant généralement près du feuillage, l'amplitude des variations de distance entre le chiroptère émetteur et les obstacles environnants est plus importante que pour des espèces de haut vol. Or les variations de distance aux obstacles sont souvent citées comme étant un des principaux facteurs explicatifs de la variabilité acoustique (PYE 1980 ; MILLER & DEGN 1981 ; NEUWEILER 1989 ; MURRAY ET AL. 2001 ; SIEMERS ET AL. 2001).

Une première approche de cette variabilité consiste à distinguer à l'oreille humaine différentes catégories de signaux. Mais la subjectivité de l'analyse auditive est parfois encore considérée avec circonspection au sein de la communauté scientifique, bien que certains critères soient faciles à apprécier et parfaitement transmissibles d'un observateur à l'autre. L'analyse informatique n'est



Guadeloupe ; paysage de Basse-Terre depuis le Morne à Louis (ph. M. Barataud).

Guadeloupe ; landscape at Basse-Terre from Morne to Louis (ph. M. Barataud).

d'ailleurs pas à l'abri des mêmes suspicions, les outils et méthodes d'enregistrement et d'analyses comportant aussi plusieurs biais (FENTON ET AL. 2001 ; WHITE & GEHRT 2001). Plutôt que d'opposer les deux méthodes, il s'avère en fait efficace de les associer en tentant d'éviter leurs biais respectifs. C'est ce que réalisent les travaux menés en Europe (BARATAUD 1996, 2002, 2012), qui permettent d'identifier jusqu'à l'espèce plus de 85 % des contacts et de mener de nombreux travaux d'inventaires et d'études écologiques.

La Guadeloupe et la Martinique sont deux îles de respectivement 1628 et 1102 km<sup>2</sup> situées dans l'archipel des Petites Antilles. Peu de travaux ont porté sur l'étude des signaux sonar des chiroptères des Petites Antilles, mis à part une étude descriptive sur 12 espèces par JENNINGS ET AL. (2004) et un rapport d'inventaires acoustiques en Guadeloupe par PARERTO ET AL. (2010). Une mission d'étude organisée en 2007 par l'Association pour la Sauvegarde de la Faune des

Antilles, dédiée à la caractérisation acoustique des chiroptères de Guadeloupe, avait permis d'enregistrer les 13 espèces (dont 10 font aussi partie de la faune de Martinique) présentes sur cette île (BARATAUD ET AL. 2007). Les résultats de ces travaux nécessiteraient des compléments concernant deux espèces de Phyllostomidés : *Sturnira angeli* [anciennement *Sturnira thomasi*, voir VELAZCO & PATTERSON (2013)] qui forme en Guadeloupe un complexe acoustique avec *Artibeus jamaicensis*, et *Chiroderma improvisum* pour lequel deux enregistrements seulement sont disponibles. En Martinique, deux missions d'inventaire des espèces et des gîtes, incluant la détection ultrasonore, se sont déroulées en 2004 et 2006 (ISSARTEL & LEBLANC 2004 ; ISSARTEL ET AL. 2008). Entre 2008 et 2013, six missions d'étude sur les liens existant entre les onze types de forêts en Martinique et les chiroptères (BARATAUD ET AL. 2014) ont notamment permis de préciser les critères d'identification acoustique des onze espèces présentes.

## MATÉRIEL ET MÉTHODE

### Références taxonomiques

La taxonomie des espèces des petites Antilles a évolué ces dernières années grâce notamment à des études d'analyse moléculaire. Notre principale référence est la synthèse de Simmons (2005). Par ailleurs nous avons suivi les conclusions de VELAZCO & PATTERSON (2013), selon lesquelles *Sturnira thomasi* de Guadeloupe (DE LA TORRE & SCHWARTZ 1966) et *Sturnira liliium zygomaticus* de Martinique (GANNON ET AL. 1989), appartiennent toutes deux à un même taxon rebaptisé *Sturnira angeli* de la Torre 1966 ; selon PATTERSON (COM. PERS.), il est possible que la synonymie de thomasi et angeli soit remise en cause à la lumière de travaux plus approfondis (la convergence génétique entre les Sturnires de Guadeloupe et de Martinique proposée par ces deux auteurs ne repose que sur un échantillonnage minimal : un individu par île) ; mais le fait que *Sturnira liliium* soit absente des Antilles est une certitude.

LARSEN ET AL. (2010) ont montré qu'*Artibeus schwartzi*, présent dans le sud des Petites Antilles, était issu d'une hybridation en milieu naturel à partir de trois espèces souches dont *A. planirostris* et *A. jamaicensis*. *A. schwartzi* est présent à Sainte-Lucie et son existence serait confirmée en Guadeloupe (ANGIN COM. PERS.), ce qui plaide pour sa présence en Martinique, située entre ces deux îles. *A. schwartzi* est morphologiquement très proche d'*A. jamaicensis* et quelques analyses génétiques effectuées sur ce genre en Martinique n'ont pas encore pu mettre sa présence en évidence (CATZEFLIS COM PERS) ; en l'absence de critères morphologiques de diagnose, tous les individus capturés et enregistrés lors de nos relevés ont été attribués à *A. jamaicensis*.

### Récolte du matériel acoustique

La méthode utilisée dans cette étude s'inspire d'un programme sur l'identification acoustique des chiroptères, mené en Europe depuis 1988 (BARATAUD 1996 ; 2002 ; 2012) et appliqué aux espèces néotropicales depuis 2006. Les espèces ont été enregistrées le plus souvent possible dans des conditions de vol naturel (chasse ou transit), mais la difficulté de suivi d'individus équipés de capsules luminescentes (Cyalume™), notamment dans un contexte de forêt dense, a parfois contraint les observateurs à se limiter aux signaux d'écholocation dans les premières dizaines de mètres après le relâcher des individus capturés au filet. Les individus ont été relâchés dans plusieurs types d'habitats, du plus encombré au plus ouvert. Le comportement de l'animal, son environnement et sa position par rapport aux obstacles les plus proches, étaient notés au cours de l'enregistrement. Des séquences sonores ont également été réalisées « en aveugle » avec une identification certaine grâce à plusieurs éléments conjugués :

- 1) le faible nombre d'espèces présentes sur l'île ;
- 2) le recouvrement acoustique interspécifique faible à nul dans plusieurs cas ;
- 3) l'observation visuelle simultanée des individus en vol ;

4) un recoupement avec les données bibliographiques existantes.

Ces enregistrements parfois longs (jusqu'à plusieurs minutes en temps réel) apportaient de nombreuses informations sur le comportement acoustique des chiroptères dans différentes circonstances de vol.

La collecte des données était effectuée grâce à des détecteurs d'ultrasons hétérodyne/expansion de temps Pettersson D1000X, D980 et D 240X (Pettersson Elektronik AB™), associés pour les deux derniers modèles à des enregistreurs numériques (Edirol™) ou minidisc (Sharp™).

Pour chaque espèce, le plus grand nombre possible de séquences a été recueilli dans plusieurs circonstances de vol.

### Analyse des séquences enregistrées

Tous les signaux collectés ont fait l'objet de deux types d'analyse :

- 1) **analyse auditive** (hétérodyne et expansion x 10) :
  - pour chaque signal les critères pris en compte sont : la structure (caractéristiques de variations de la fréquence en fonction du temps), le timbre, la répartition de l'énergie au sein du signal (présence et emplacement d'un éventuel pic d'énergie produisant une sensation sonore brève et brusque, audible en début et/ou en fin de signal) ;
  - pour la séquence complète : appréciation d'une éventuelle variation de rythme (régularité et récurrence) ; mise en corrélation avec une éventuelle variation de structure audible des signaux et avec le comportement de l'individu ;
- 2) **analyse informatique** (expansion x 10 ; logiciel BatSound, Pettersson Elektronik AB™ ; pour le détail des prises de mesures, voir BARATAUD 2012) :
  - pour chaque signal les critères pris en compte sont (selon les espèces) : la durée totale (D) du signal (fondamental et harmoniques), la durée d'une éventuelle partie en fréquence constante (FC) ou Quasi FC (QFC), la fréquence de cette partie FC, la fréquence de début (FI) de l'harmonique (H) contenant le plus d'énergie, la fréquence terminale (FT) de l'harmonique contenant le plus d'énergie, la largeur de bande de fréquences (LB) de l'harmonique contenant le plus d'énergie, la fréquence du maximum d'énergie (FME) du fondamental et des trois premiers harmoniques. Pour les signaux en fréquence modulée (FM) : la durée est mesurée sur spectrogramme (ou sur oscillogramme lorsque c'est possible), la LB et la FT sur spectrogramme avec une fenêtre FFT de 512 points, type Hanning. La FME est définie comme la fréquence concentrant le plus d'énergie d'après l'analyse de densité spectrale (fenêtre FFT de 512 points) ; pour composer avec la particularité des signaux de la plupart des Phyllostomidés (décalage temporel et disparité de l'intensité entre différents harmoniques), seule la partie d'un harmonique donné contenant le plus

d'énergie est sélectionnée pour obtenir une mesure de densité spectrale précise (la fenêtre FFT est alors de 256 points). Pour les parties de signaux FC ou QFC, les mesures sont réalisées de la même façon, mais avec une fenêtre FFT de densité spectrale de 256 points pour obtenir des données de fréquence initiale et/ou terminale plus précises. L'atténuation atmosphérique agissant surtout sur les hautes fréquences, nous avons sélectionné les signaux les plus intenses possibles, afin d'obtenir des mesures précises de fréquence initiale (qui conditionne la largeur de bande et la durée).

- pour la séquence complète, les variations de rythme (régularité et récurrence) ont été précisées par la mesure de la durée de chaque intervalle (signal compris, en ms).

Les signaux ont ensuite été regroupés par types (toutes espèces confondues) en fonction de leurs degrés de convergence structurelle. Puis, pour chaque espèce, les conditions environnementales (notées sur le terrain) se rapportant à chaque type de signal ont été examinées, et ont fait l'objet d'une comparaison interspécifique pour évaluer le recouvrement des couples "comportement acoustique / comportement de vol".

Afin de tenter une corrélation standardisée entre le critère de récurrence des signaux au sein d'une séquence et le comportement de l'animal (distance aux obstacles et/ou intérêt de l'individu pour son environnement), les mesures d'intervalles de temps entre signaux ont été mises en relation avec les types de comportements notés sur le terrain. L'objectif était d'associer des classes de distance aux obstacles à des classes d'intervalle entre signaux, afin de pouvoir corréler ces dernières aux types de structures acoustiques.

#### Abréviations utilisées dans le texte et les tableaux

**FC** : Fréquence Constante [terme réservé aux signaux à largeur de bande très faible ou nulle utilisant la technologie Doppler (SCHULLER *ET AL.* 1975), pratiqués par *Noctilio leporinus* dont le sonar fonctionne prioritairement comme un détecteur de mouvements].

**FI** : Fréquence Initiale.

**FM** : Fréquence Modulée.

**FME** : Fréquence du Maximum d'Énergie.

**Fond.** : Fondamental.

**FT** : Fréquence Terminale.

**H1 ; H2 ; H3** : Harmonique 1 ; Harmonique 2 ; Harmonique 3.

**LB** : Largeur de Bande.

**QFC** : Quasi Fréquence Constante (terme réservé aux signaux à largeur de bande < 5 kHz, pratiqués par les espèces dont le sonar fonctionne en mode de localisation spatiale).

## RESULTATS ET COMMENTAIRES

### DESCRIPTION DES TYPES DE SIGNAUX

(critères de structure, timbre, répartition de l'énergie)

#### • Signaux à composante quasi fréquence constante (QFC) (structure appréciable en auditif, visible sur spectrogramme)

##### — Signaux QFC linéaires, concaves ou convexes (courbures appréciables uniquement sur spectrogramme)

~ Description

Par convention, on admettra qu'un signal QFC présente une largeur de bande (LB) inférieure à 5 kHz (BARATAUD 2012) ; sur spectrogramme il trace une ligne peu courbée ou plane proche de l'horizontale (Fig. 1). Ce type de signal privilégie la portée à longue distance (aux dépens de la qualité d'information sur la position et la forme de la cible) ; il est utilisé par les espèces volant couramment en milieu ouvert, notamment les espèces de haut vol. La courbure concave, outre qu'elle permet d'augmenter la largeur de bande pour améliorer l'information en distance et en directivité, apporterait une meilleure tolérance à l'effet Doppler (TUPINIER *COM PERS*). La courbure convexe n'a, à notre connaissance, pas fait l'objet de travaux sur une fonctionnalité éventuelle ; seul *Molossus molossus* la pratique parmi les Molossidés des Petites Antilles.

~ Espèces pratiquant ce type de structure

*Tadarida brasiliensis* (QFC plane ou concave) ; *M. molossus* (QFC plane, concave ou convexe) ; *Eptesicus guadeloupensis* (QFC concave, rarement utilisée).

##### — Signaux FM-QFC ou FM aplanie (structure appréciable en auditif, visible sur spectrogramme)

~ Description

Sont ainsi qualifiés les signaux débutant par une plage FM (fréquence modulée) descendante à laquelle succède une plage QFC, le tout présentant une LB supérieure à 5 kHz. Lorsque la transition entre les deux parties forme un angle marqué on parle de FM/QFC. Lorsque la courbe est plus régulière sans cassure on parle alors de FM aplanie (Fig. 2).

~ Espèces pratiquant ce type de structure

*Tadarida brasiliensis* (approche d'obstacles ou de proies) ; *M. molossus* (approche d'obstacles ou de proies) ; *Eptesicus guadeloupensis* (croisière et approche).

##### — Signaux QFC-FM ou FC-FM (structure appréciable en auditif, visible sur spectrogramme)

~ Description

Signaux débutant par une partie QFC (ou FC dans le cas de *Noctilio leporinus*) et se terminant par une partie FM descendante à largeur de bande variable (Fig. 3).

~ Espèces pratiquant ce type de structure

*N. leporinus* (croisière et approche) ; *M. molossus* (vol longeant des éléments linéaires : une lisière, le sol, une rivière en sous-bois...).

— **Signaux QFC-FM aplanie ou QFC-FM-QFC (structure appréciable en auditif, visible sur spectrogramme)**

~ Description

Signaux très particuliers émis uniquement par le genre *Pteronotus*, avec deux ou trois parties successives :

- 1) QFC plus ou moins plane de longueur variable ;
- 2) FM descendante d'environ 10 à 15 kHz de LB ;
- 3) QFC plus ou moins plane de longueur variable (Fig. 4). La transition entre les parties 2 et 3 forme soit une courbe ouverte (QFC/FM aplanie) ou un angle marqué (QFC/FM/QFC).

~ Espèces pratiquant ce type de structure *Pteronotus davyi* (tous types de milieux).

• **Signaux FM**

(structure appréciable en auditif, visible sur spectrogramme)

— **Signaux FM linéaires (structure appréciable en auditif, absence de courbure appréciable uniquement sur spectrogramme)**

~ Description

Signaux fréquence modulée descendante ne présentant aucune courbure (Fig. 5).

~ Espèces pratiquant ce type de structure

*Natalus stramineus* (tous types de comportement de vol) ; Molossidés et Vespertilionidés en phase finale d'approche.

— **Signaux FM concaves (structure appréciable en auditif, courbure appréciable uniquement sur spectrogramme)**

~ Description

Signaux fréquence modulée descendante présentant une courbure concave (Fig. 6).

~ Espèces pratiquant ce type de structure

*Myotis martiniquensis*, *Myotis dominicensis*, *Artibeus jamaicensis*, *Sturnira angeli*, *Brachyphylla cavernarum*, *Chiroderma improvisum* (tous milieux) ; Molossidés et Vespertilionidés en phase d'approche.

— **Signaux FM convexes (structure appréciable en auditif, courbure appréciable uniquement sur spectrogramme)**

~ Description

Signaux fréquence modulée descendante présentant une courbure convexe (Fig. 7).

~ Espèces pratiquant ce type de structure

*Ardops nichollsi*, *Monophyllus plethodon* (tous milieux).

• **Timbre** (critère uniquement auditif)

Lors de la phase d'analyse auditive en expansion de temps x 10, l'observateur doit entraîner son oreille à la reconnaissance de différentes sensations, résultant de la présence éventuelle d'harmoniques plus ou moins intenses, croisées avec le type de structure. L'appréciation de ces sonorités peut être perturbée par une mauvaise qualité de l'enregistrement : effets de saturation ou de distorsion des signaux à travers un feuillage dense notamment (BARATAUD 2012). Trois types de timbres peuvent ainsi être distingués :

— **timbre sifflé** : un signal dont l'intensité est

concentrée majoritairement sur un seul des harmoniques, quelle que soit sa structure, a un timbre sifflé. Espèces concernées : *N. stramineus*, *N. leporinus*, *A. nichollsi*, *B. cavernarum* (FME sur fondamental), tous les Molossidés et Vespertilionidés ;

— **timbre bitonal** : un signal de durée moyenne à longue, et à bande de fréquences étroite aura un timbre bitonal si l'intensité maximale porte sur deux composants. Espèce concernée : *P. davyi* ;

— **timbre nasillard** : un signal FM dont l'intensité maximale porte sur plusieurs composants a un timbre nasillard lorsque le maximum d'énergie est décalé temporellement entre les différents composants. Ce timbre est produit chez les espèces dont l'émission se fait par les narines, les cavités nasales constituant un résonateur dont la complexité est plus à même de générer un tel résultat que la cavité buccale. Espèces concernées : *A. jamaicensis*, *S. angeli*, *B. cavernarum* (lorsque la FME porte sur H1), *C. improvisum*, *M. plethodon*.

• **Répartition de l'énergie** (critère uniquement auditif)

L'intensité peut varier au cours de la durée d'un signal, par un effet volontaire de l'animal émetteur. Lorsque l'élévation de l'intensité est concentrée sur une partie très courte du signal, on parle de pic d'énergie, appréciable auditivement en expansion de temps x 10. Ces critères biologiques doivent être différenciés d'artefacts liés notamment à la chaîne d'acquisition électronique des signaux : effets d'échos, de pompage, de saturation, etc. (BARATAUD 2012). On distingue ainsi :

— **amorce explosive** : pic d'énergie situé au tout début d'un signal, produisant une sensation auditive traduite par l'onomatopée suivante : « Tsiou » ;

— **claquement final** : pic d'énergie situé à la fin d'un signal, produisant une sensation auditive traduite par l'onomatopée suivante : « siouT » ;

— **absence de pic** : aucun pic d'énergie ne venant ponctuer un signal, produisant une sensation auditive traduite par l'onomatopée suivante : « siou ».

• **Répartition de l'énergie entre composants d'un même signal**

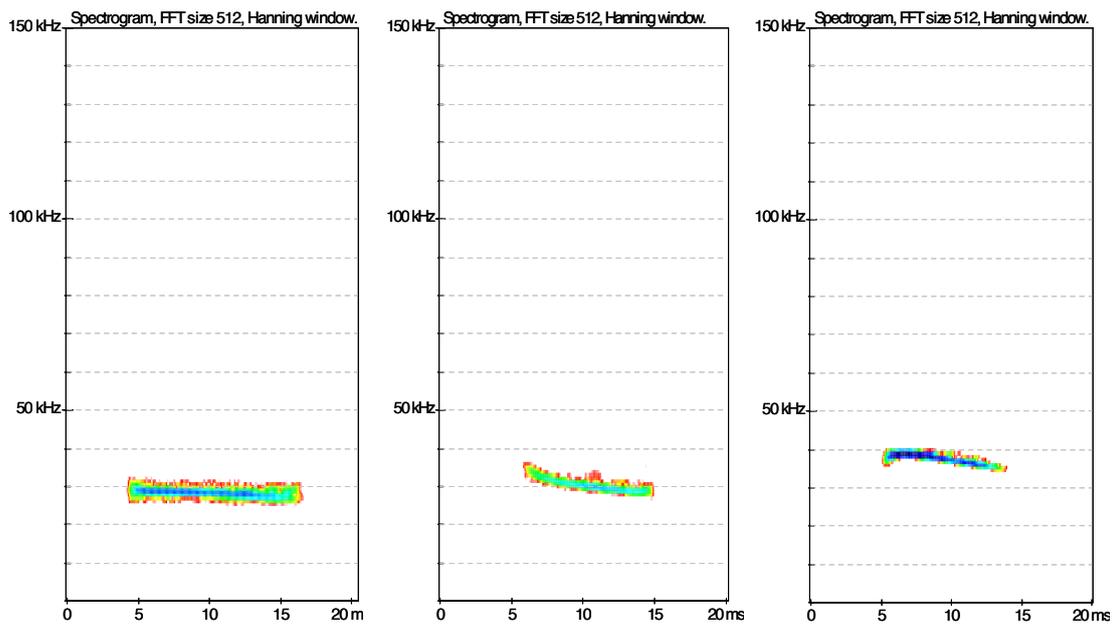
— **Fondamental et harmoniques**

Certains signaux affichent une réplique verticale de leur structure. Le composant le plus bas en fréquence se nomme « fondamental » (harmonique 1 pour les anglosaxons), et les composants supérieurs se nomment « harmoniques », le tout constituant un seul et même signal. A chaque point précis du signal, la fréquence de chaque harmonique est un multiple entier de la fréquence du fondamental. La différence d'intensité entre composants peut être soit passive (atténuation plus forte des hautes fréquences au cours de leur propagation) soit active (filtrage différencié au niveau du résonateur : bouche ou nez selon les espèces).

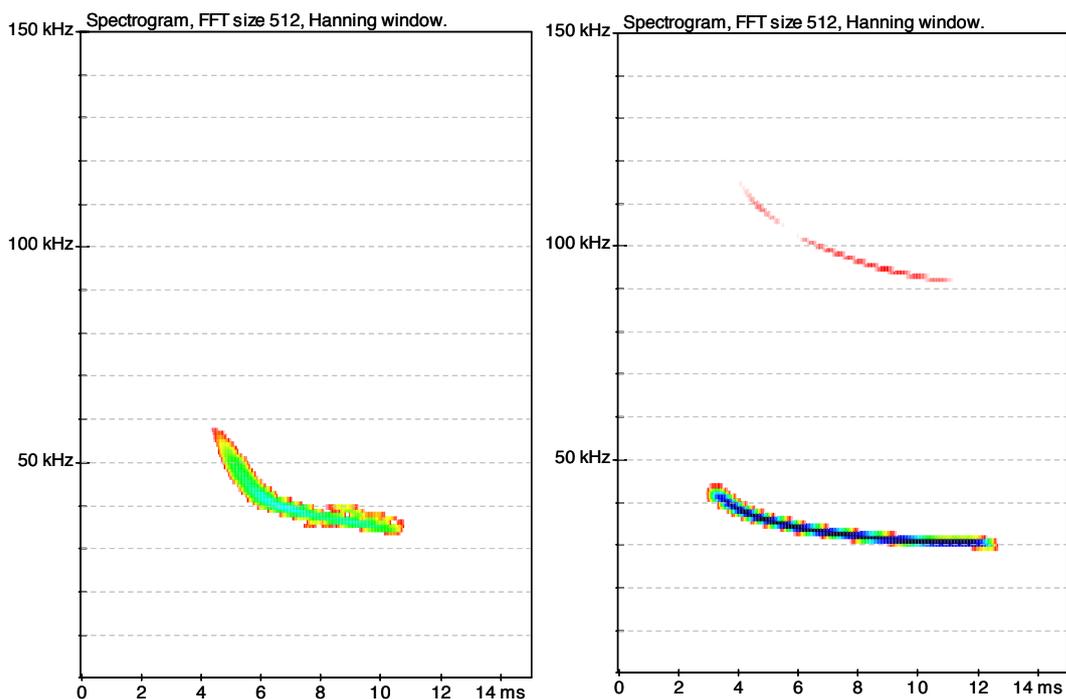
— **Numérotation des harmoniques (uniquement sur spectrogramme)**

Les signaux de Phyllostomidés posent un problème particulier à cause du filtrage hétérogène de l'énergie entre composants d'un même signal : le fondamental (parfois aussi H1) est rarement marqué sur spectrogramme, et l'empilement normal (par multiples des fréquences avec les FME des composants alignées verticalement comme dans la [Figure 6](#)) est faussé par le décalage de la FME entre le début d'un composant et la fin du composant supérieur ([Fig. 8](#)).

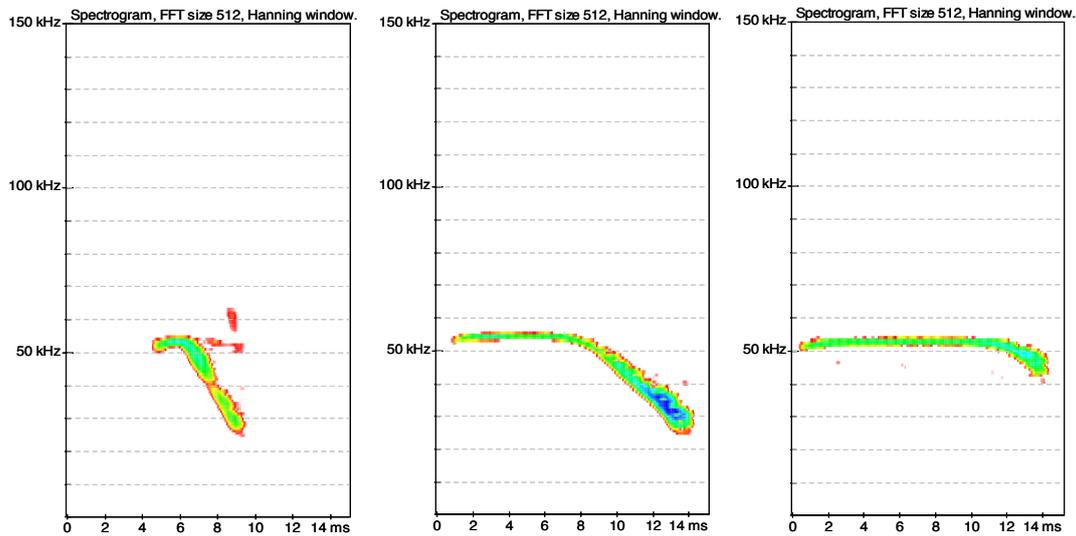
Il résulte parfois de ces caractéristiques une difficulté de numérotation d'un harmonique donné ; or cette information est nécessaire, la clé d'identification incluant des valeurs fréquentielles mesurées sur tel ou tel harmonique. Sur spectrogramme, en sélectionnant une fenêtre temporelle de 15 à 20 ms pour avoir une image correctement étirée du signal, utiliser (si elle existe sur le logiciel utilisé) le « large curseur de mesure » et cliquer sur une des zones d'un des composants ; puis remonter le long de l'axe vertical jusqu'au composant supérieur et lire l'écart fréquentiel entre les deux : cet



**Figure 1** : spectrogrammes montrant trois types de QFC ; respectivement de gauche à droite : plane, concave, convexe.  
**Figure 1**: spectrograms showing three types of QFC signal ; from left to right, respectively: flat, concave, convex.

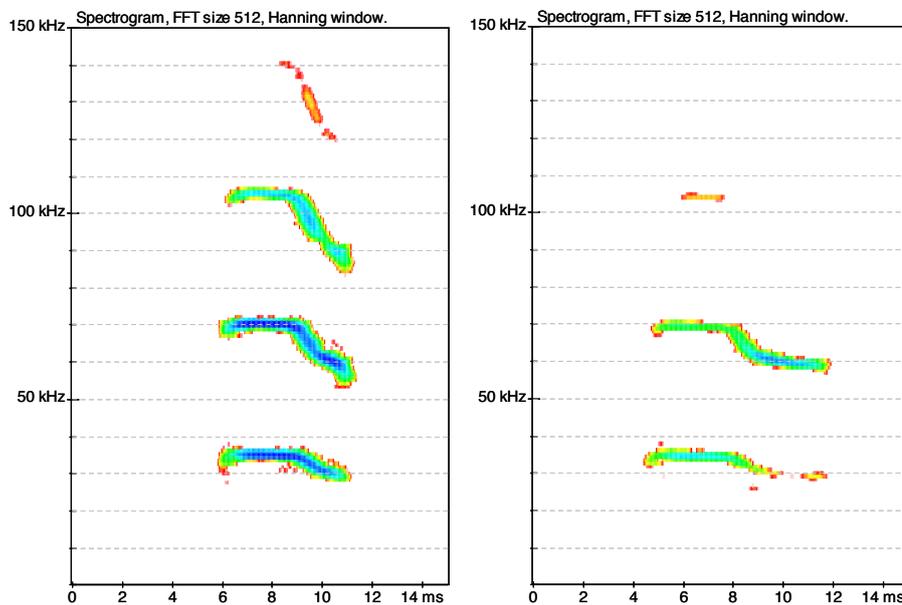


**Figure 2** : Spectrogrammes d'une FM/QFC (gauche) et d'une FM aplaniée (droite).  
**Figure 2**: spectrograms of FM/QFC signal (left) and flat-ended FM signal (right).



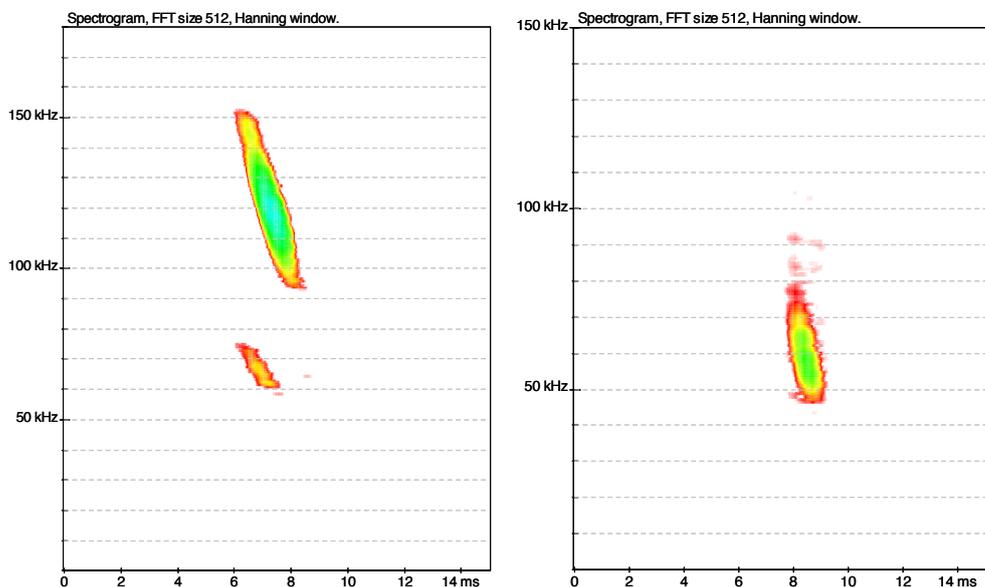
**Figure 3** : de gauche à droite, spectrogrammes de signaux : QCF/FM de *M. molossus* ; FC/FM de *N. leporinus* : deux types de signaux avec variations de largeur de bande, souvent pratiqués en alternance en phase de croisière.

**Figure 3**: from left to right, spectrograms of signals: QCF/FM of *M. molossus* ; CF/FM of *N. leporinus*: two types of signal with bandwidth variation, often used in alternation during cruising flight.



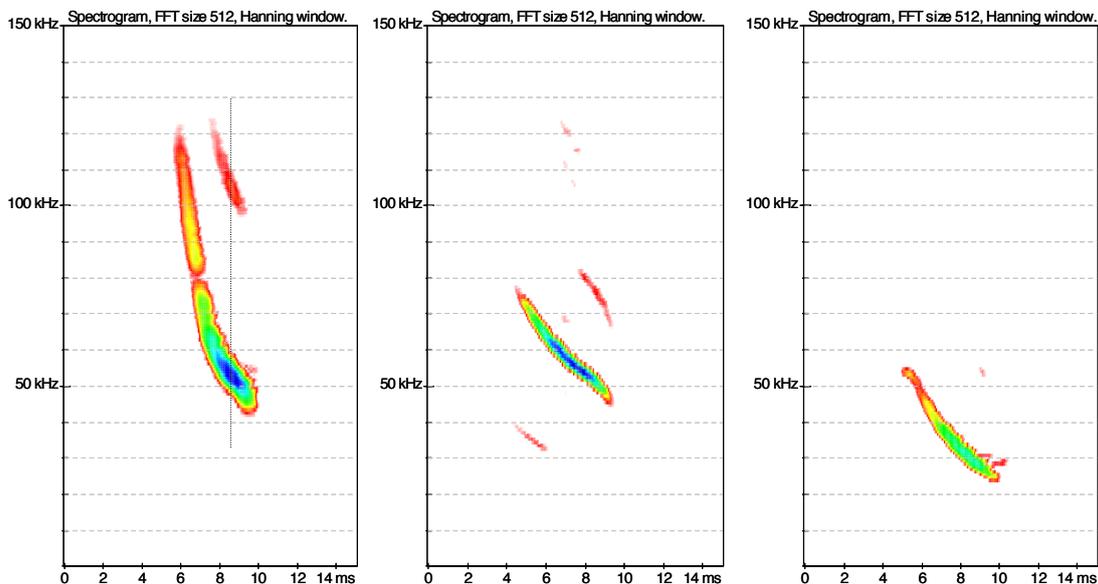
**Figure 4** : spectrogrammes de signaux de *P. davyi* ; à gauche : QCF/FM aplanie (lisière et sous-bois) ; à droite : QCF/FM /QCF (milieux plus ouverts).

**Figure 4**: Spectrograms of *P. davyi* signals; left: QCF/flat-ended FM (edge and underwood) ; right: QCF/FM /QCF (more open habitats).



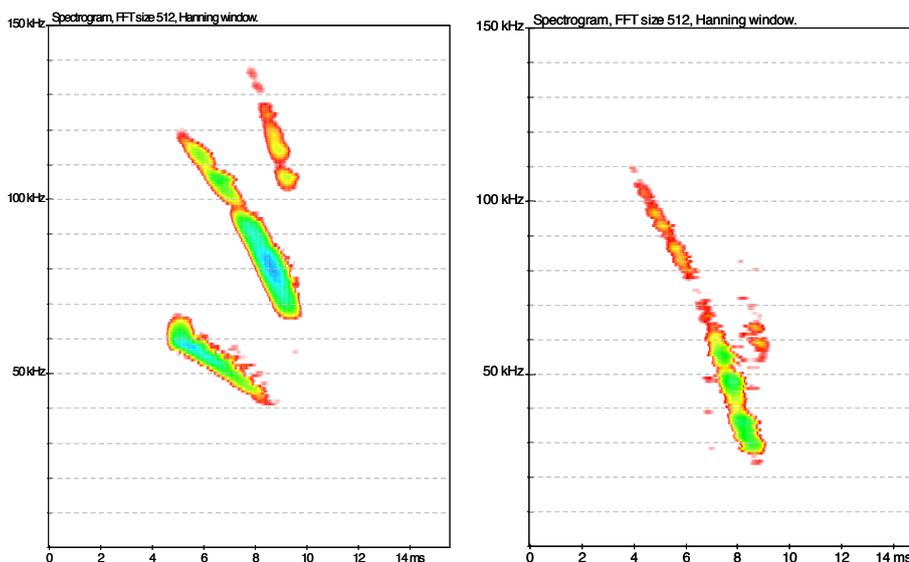
**Figure 5** : spectrogrammes de signaux FM linéaire ; à gauche : *N. stramineus* (fondamental estompé et H1 intense) ; à droite : *Myotis martiniquensis* (fondamental, phase d'approche finale).

**Figure 5**: spectrograms of linear FM signals; left: *N. stramineus* (H1 faded and H2 strong) ; right: *Myotis martiniquensis* (H1, terminal approach phase).



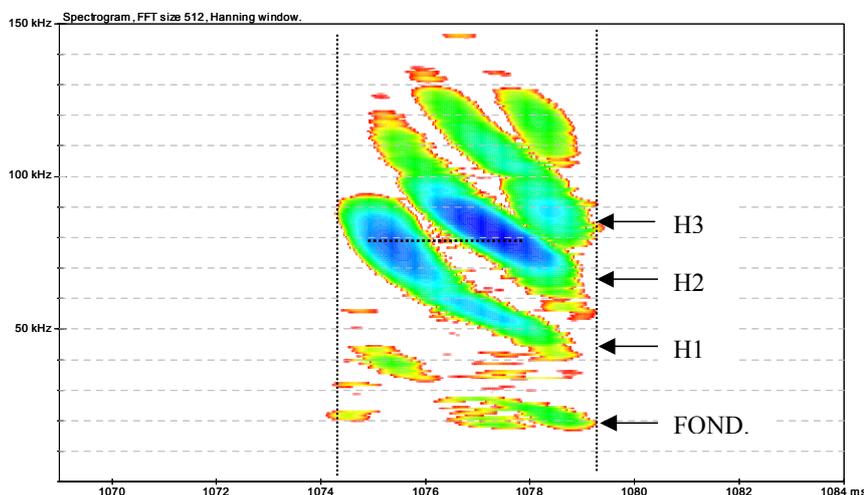
**Figure 6** : de gauche à droite, spectrogrammes de signaux FM concave de : *M. martiniquensis* (fondamental, phase de croisière ; les FME du fondamental et de H1 sont alignées verticalement contrairement à la Figure 8) ; *Sturnira angeli* (H1, phase de croisière) dont la forme est légèrement sigmoïde avec une courbure terminale convexe ; *M. molossus* (fondamental, phase finale d'approche) dont le début semble esquisser la courbure convexe faisant suite à la partie QFC des signaux QFC/FM.

**Figure 6**: from left to right, spectrograms of concave FM signals: *M. martiniquensis* (H1, cruising phase; FME between H1 and H2 are vertically aligned, contrarily to Figure 8) ; *Sturnira angeli* (H2, cruising phase) slight sigmoid shape with convex terminal curve; *M. molossus* (H1, terminal approach phase), initial part seems to display the convex curve which follows the QCF part of QCF/FM signals.



**Figure 7** : de gauche à droite, spectrogrammes de signaux FM convexe de *M. plethodon* (H1 plus intense que fondamental) et de *A. nichollsi* (fondamental).

**Figure 7**: from left to right, spectrograms of convex FM signals from *M. plethodon* (H2 stronger than H1) and *A. nichollsi* (H1).



**Figure 8** : Spectrogramme d'un signal type de Phyllostomidé, avec répartition de l'énergie décalée temporellement entre fondamental et harmoniques : suite au filtrage dans le résonateur nasal, les FME des différents composants ne sont pas alignées verticalement, mais parfois presque horizontalement.

**Figure 8**: spectrogram of typical signal from Phyllostomidae species, with energy repartition shifted between harmonics all along the course of one signal: after filtering in nasal resonator, frequency at maximum energy (FME) of components are not vertically but almost horizontally ranged.

écart donne la valeur approximative du fondamental, qui permet de reconstituer les composants éventuellement manquants et nommer chacun d'entre eux (Fig. 9). Pour savoir si la FME d'un signal complet est située sur tel ou tel composant, deux outils peuvent être utilisés : le jeu de couleurs sur spectrogramme (plus ou moins vert ou bleu foncés sur la Figure 9) ou la densité spectrale (en effectuant une sélection verticale restreinte à la zone la plus intense - d'après le jeu de couleurs du spectrogramme – du composant à mesurer, afin de mieux isoler les FME des différents composants ; cette dernière méthode est celle qui doit être utilisée pour mesurer la FME d'un composant sur des signaux de Phyllostomidés).

### INFLUENCE DE LA QUALITÉ DE LA SÉQUENCE

Plusieurs paramètres peuvent occasionner une mauvaise qualité des signaux enregistrés. Ils relèvent soit du type de matériel et de son état (microphone, caractéristiques du détecteur), soit des conditions au moment de l'enregistrement : nombreux bruits parasites, distance trop grande entre chiroptère et détecteur, positionnement de l'animal par rapport à l'axe du microphone, écran de végétation entre émetteur et récepteur, etc.

Il en résulte qu'un nombre non négligeable de séquences contiennent uniquement des signaux très estompés ou noyés dans le bruit de fond.

Le processus d'identification comprend une phase auditive très importante. Le bruit de fond, souvent concentré dans les fréquences inférieures à 20 kHz, est un handicap pour l'appréciation correct des sonorités et des pics d'énergie ; les signaux sonar des espèces des Antilles ne descendant pas en dessous de 20 kHz, il est possible sur certains logiciels d'éliminer par filtrage tous

les sons parasites en dessous de ce seuil, ce qui rend l'écoute plus confortable et surtout plus fiable. À noter que les signaux trop faibles restituent parfois mal les pics d'énergie, alors que les signaux saturés (montrant un repliement d'harmoniques sur spectrogramme et un écrêtage de l'enveloppe sur oscillogramme) génèrent presque toujours des faux pics d'énergie.

Lorsque l'analyse auditive est douteuse, le recours à l'analyse informatique mérite également des précautions particulières. Les signaux FM faibles ne subissent pas une altération homogène tout au long de leur gamme fréquentielle : ce sont toujours les parties les plus hautes en fréquences et/ou contenant moins d'énergie à la source qui sont les plus estompées. Selon le logiciel utilisé, il est possible d'agir sur deux facteurs : l'intensité de tout ou partie de la séquence ou le niveau de densité de l'image ; ils permettent de diminuer ou de rehausser le dessin du signal pour mieux juger de sa forme et effectuer des mesures les moins biaisées possibles.

Les Figures 10 a, b, c, d montrent quelques exemples de confusions possibles au sein du groupe des FM. Tous ces signaux sont dans des gammes de fréquences comparables. Le spectrogramme de gauche (Fig. 10a) montre un composant qui apparaît nettement ; à droite de sa partie supérieure la partie terminale d'un harmonique supérieur (l'alignement quasi horizontal des FME signe un Phyllostomidé) se détache faiblement du bruit de fond, il nous permet de numéroter les composants visibles, le mieux marqué étant H1 ; sa FME est de 75 kHz : *S. angeli*. Le signal de la Figure 10b ne montre qu'un seul composant : fondamental ou harmonique ? La courbure légèrement convexe du signal vient confirmer le claquement final révélé par l'analyse auditive : *A. nichollsi*. Les signaux des Figures 10c et d sont très semblables ; mais là encore l'identification

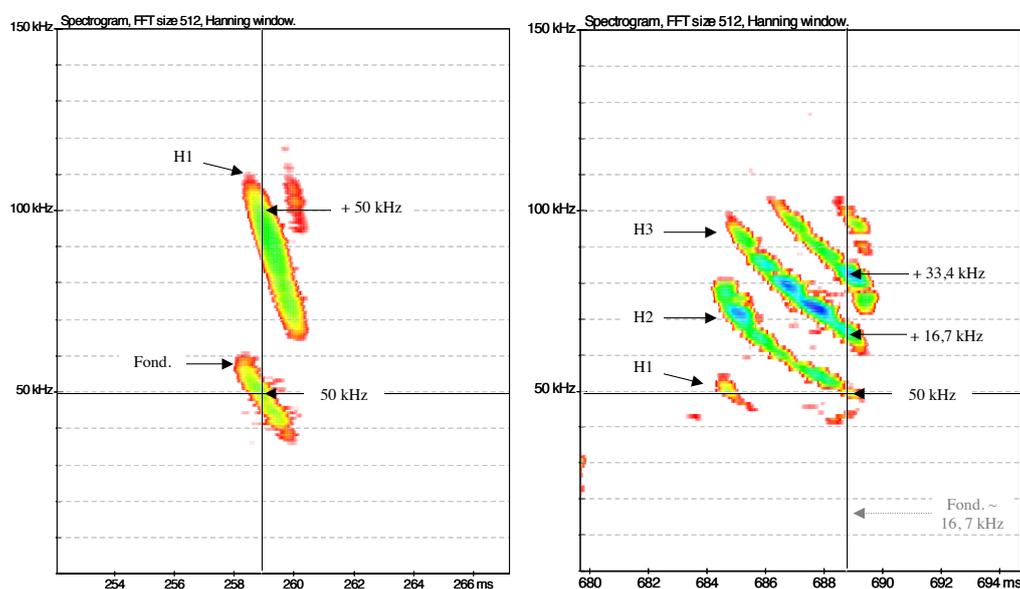


Figure 9 : spectrogrammes de signaux de Phyllostomidés : *M. plethodon* (à gauche) et *C. improvisum* (à droite). Après vérification grâce au large curseur de mesure, la FME se situe sur H1 pour le premier, et sur H3 pour le second.

Figure 9: spectrograms of signals from Phyllostomidae species: *M. plethodon* (left) and *C. improvisum* (right). When checked with measurement cursor, FME takes place on H2 for the former, and on H4 for the latter.

des composants donne la solution : **10c** correspond au fondamental et son harmonique 1 (les valeurs fréquentielles donnent *N. stramineus*) alors que **10d** correspond à H1 et H2, ce qui apparaît vers 23 kHz étant une partie du fondamental (les valeurs fréquentielles donnent *M. plethodon*). Ainsi, même avec des signaux de mauvaise qualité, il est parfois possible de conclure avec fiabilité jusqu'à l'espèce..

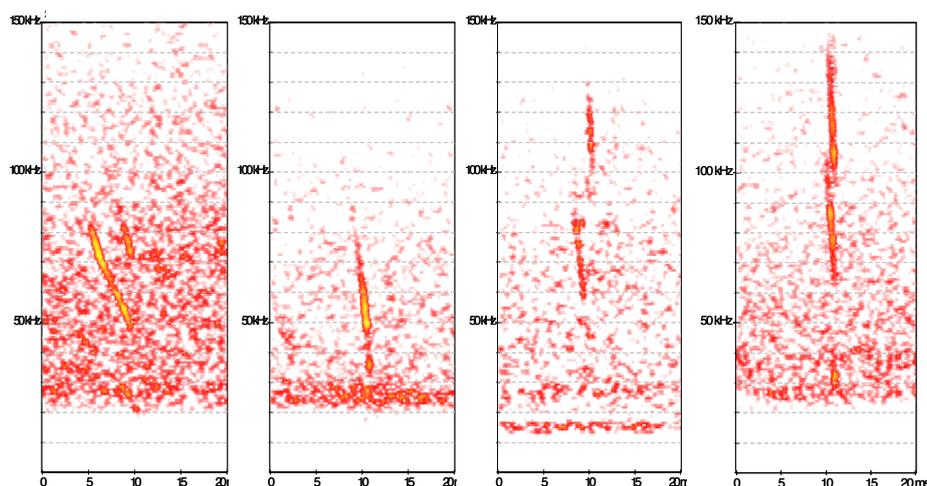
### DESCRIPTION DES RÉPERTOIRES ACOUSTIQUES SPÉCIFIQUES, CLASSÉS PAR TYPE DE STRUCTURE

L'identification acoustique des chiroptères ne peut être réalisée par simple comparaison de sons de référence avec les sons recueillis sur le terrain, car la variabilité intraspécifique peut être grande et la convergence est parfois forte entre espèces différentes utilisant leur sonar dans des conditions similaires. Ainsi la clé d'entrée du processus d'identification n'est-elle jamais l'espèce, mais plutôt la structure puis le timbre et la répartition de l'énergie, puis le comportement à travers le rythme de

la séquence, etc. (BARATAUD 2012).

Le contexte particulier des Petites Antilles avec une faune chiroptérologique à la fois variée et réduite, rend cependant possible une simplification du processus habituel, car plusieurs espèces ont des types acoustiques exclusifs. Ainsi dans cette partie les 14 espèces présentes dans les Antilles françaises sont abordées dans un ordre qui correspond au mieux (certaines espèces, comme *M. molossus*, pratiquent plusieurs types de structures) à l'ordre d'énumération des types acoustiques dans la section précédente, avec une description de leurs émissions caractéristiques. Les quelques cas de complexes acoustiques (*T. brasiliensis* / *E. guadeloupensis*, *N. leporinus* / *M. molossus* en QFC-FM, *A. jamaicensis* / *S. angeli*, etc.) font l'objet de critères détaillés pour éviter les confusions.

Pour chaque espèce, un échantillon de signaux (**Tableau 1**) a été sélectionné de façon non aléatoire (notamment en fonction de la qualité des signaux et de leur variabilité) dans le répertoire enregistré, puis ces signaux ont été mesurés selon les variables les



**Figure 10 a, b, c, d** : exemples de signaux estompés et/ou noyés dans le bruit de fond ; de gauche à droite : *S. angeli*, *A. nichollsi*, *N. stramineus* et *M. plethodon*.

**Figure 10 a, b, c, d** : examples of faded or « drawed » signals in background noise; from left to right: *S. angeli*, *A. nichollsi*, *N. stramineus* and *M. plethodon*.

**Tableau 1** : répartition par espèces et par îles des séquences et des signaux mesurés.

**Table 1** : distribution of sequences and signals measured for each species and each island.

Espèces	Guadeloupe		Martinique		Total	
	N. signaux	N. séquences	N. signaux	N. séquences	N. signaux	N. séquences
<i>Ardops nichollsi</i>	40	6	30	16	70	22
<i>Artibeus jamaicensis</i>	104	15	50	16	154	31
<i>Brachyphylla cavernarum</i>	78	8	78	9	156	17
<i>Chiroderma improvisum</i>	24	2			24	2
<i>Eptesicus guadeloupensis</i>	77	25			77	25
<i>Molossus molossus</i>	149	22	143	32	292	54
<i>Monophyllus plethodon</i>	66	9	30	30	96	39
<i>Myotis dominicensis</i>	75	5			75	5
<i>Myotis martiniquensis</i>			170	17	170	17
<i>Natalus stramineus</i>	80	8	32	10	112	18
<i>Noctilio leporinus</i>	38	9	70	5	108	14
<i>Pteronotus davyi</i>	81	8	106	10	187	18
<i>Sturnira angeli</i>	28	4	50	15	78	19
<i>Tadarida brasiliensis</i>	98	9	34	5	132	14
<b>Total</b>	<b>938</b>	<b>130</b>	<b>793</b>	<b>165</b>	<b>1731</b>	<b>295</b>

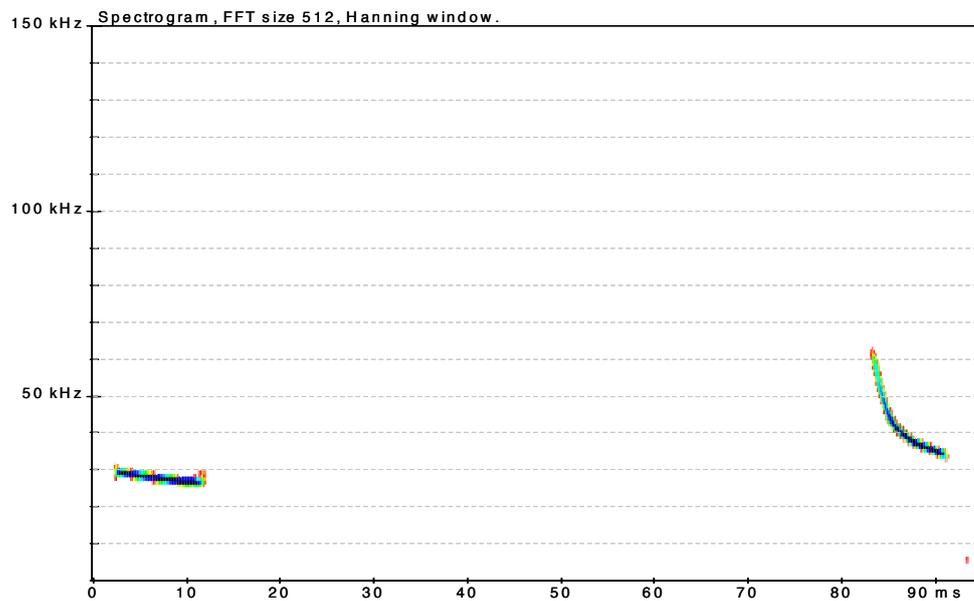
plus informatives. Ces mesures, selon leur intérêt pour la phase de diagnose spécifique, sont ventilées sur des graphiques bivariés ou résumées sous forme de moyennes et écarts-types dans des tableaux de synthèse (Tableaux 2 à 7).

### **TADARIDA BRASILIENSIS (MOLOSSIDAE)**

Cette espèce pratique le plus souvent un vol élevé durant lequel les signaux QFC dominant. Lors des phases d'approche de proies ou d'obstacles (lorsque l'activité de chasse s'exerce plus près du sol, en lisière ou près de lampadaires) les FM aplanies à partie QFC plus ou moins tronquée sont exclusivement employées

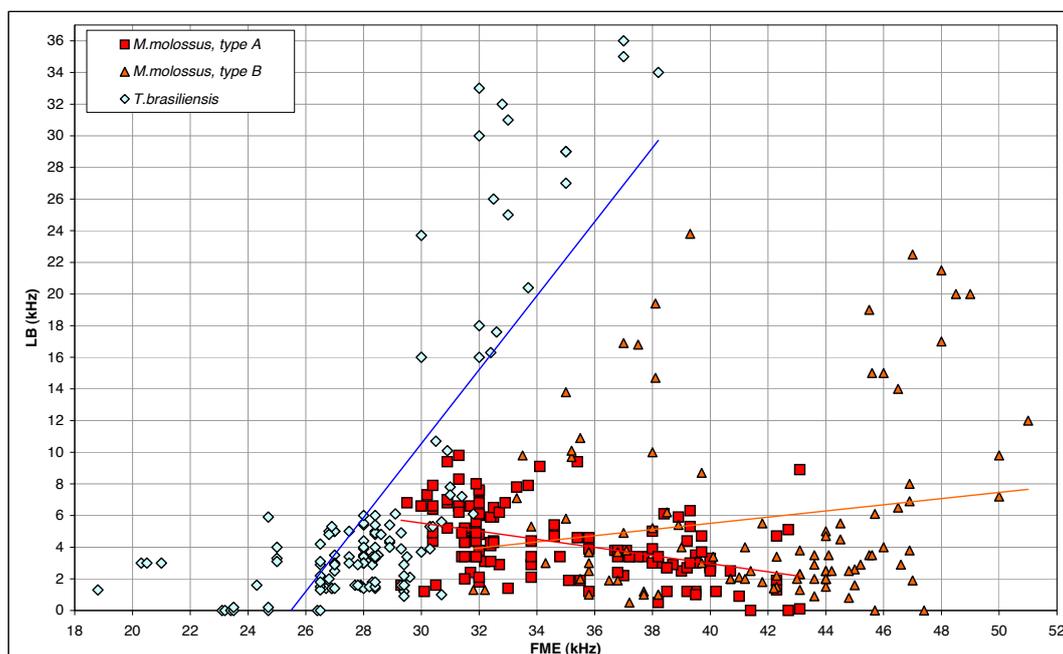
(Fig. 11) ; c'est dans ces dernières phases de vol que la confusion avec *E. guadeloupensis* est possible.

La FME des signaux est généralement comprise entre 26 et 30 kHz (Fig. 12) et la durée entre 10 et 14 ms (Fig. 14). Les extrêmes sont conformes aux mesures réalisées par GILLIAM & MCCRAKEN (2007) dans le sud des états-Unis. Le croisement des deux variables FME et LB permet dans la plupart des cas de différencier *T. brasiliensis* de *M. molossus* (qui par ailleurs pratique presque toujours l'alternance de signaux décalés en fréquence) ou d'*E. guadeloupensis* (qui ne fait jamais - d'après les quelques séquences récoltées - de QFC plane (LB < 2 kHz) à amorce explosive contrairement au Tadaride).



**Figure 11** : spectrogramme de signaux de *T. brasiliensis* émis successivement lors de la transition entre phase de croisière (QFC) et phase d'approche (FM aplanie tronquée).

**Figure 11**: spectrogram of *T. brasiliensis* signals, successively emitted during transition between cruising (QFC) and approach phase (short flat-ended FM).



**Figure 12** : distribution des valeurs (X = Fréquence du Maximum d'Énergie ; Y = Largeur de Bande) mesurées sur les signaux de croisière (QFC) et d'approche (FM aplanie) de *T. brasiliensis* et *M. molossus*.

**Figure 12**: scatter diagram [X = frequency at maximum energy (FME); Y = bandwidth (BW)] of reference data points from cruising (QFC) and approach (flat-ended FM) signals of *T. brasiliensis* and *M. molossus*.

Dans la séquence « *T-brasiliensis\_Guadeloupe\_M-Barataud\_2011* », un individu longe une lisière (FM aplanies à amorce progressive) puis s'élève en milieu ouvert (QFC à amorce explosive). Le timbre est toujours sifflé.

Sequence « *T-brasiliensis\_Guadeloupe\_M-Barataud\_2011* »; the individual flies along a forest edge (flat-ended FM with progressive start) then rises in the open (QCF with explosive start). Timbre is always whistled.

### *EPTESICUS GUADELOUPENSIS* (VESPERTILIONIDAE)

Les enregistrements sont peu nombreux pour cette espèce rare (BARATAUD & GIOSSA 2013A) mais ils concernent plusieurs types de comportements permettant d'évaluer la variabilité en lien avec les différentes circonstances de vol.

Le répertoire acoustique de la Séroline de Guadeloupe est typique de la plupart des autres espèces du même genre, avec des signaux FM aplanies dans toutes les circonstances (Fig. 13). C'est donc certainement une espèce de lisière typique, pratiquant cependant le haut vol en quelques circonstances (comme sur le site de

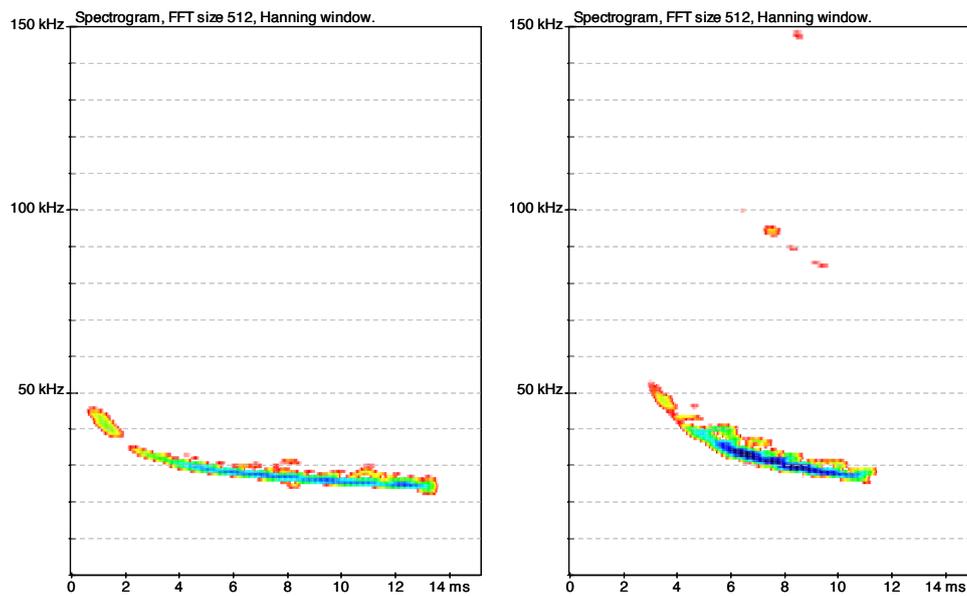


Figure 13 : spectrogrammes de signaux d'*E. guadeloupensis* émis lors de la phase de croisière en milieu ouvert (gauche) et en lisière (droite).

Figure 13: spectrograms of *E. guadeloupensis* signals (cruising phase) emitted in open habitats (left) and along edges (right).

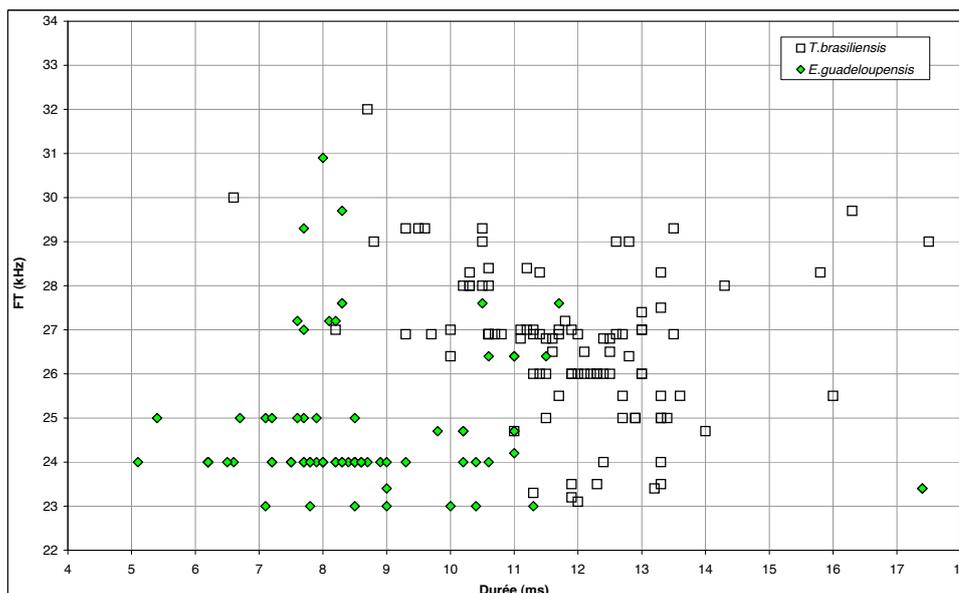


Figure 14 : distribution des valeurs (X = durée des signaux ; Y = Fréquence Terminale) mesurées sur les signaux de croisière et d'approche de *T. brasiliensis* et *E. guadeloupensis*.

Figure 14: scatter diagram [X = signal duration (D); Y = end frequency (EF)] of reference data points from cruising and approach signals of *T. brasiliensis* and *E. guadeloupensis*.

**Tableau 2** : statistiques descriptives et informations sur la structure des signaux QFC et FM aplanie des Molossidés et Vespertilionidés.

*Table 2: values and description of QCF and flat-ended FM signals of Molossidae and Vespertilionidae.*

Espèce	Type signal	N, signaux (n. séq.) analysés	Durée intervalles		Durée totale		FI fondamental		FT fondamental		LB fondamental		FME fondamental		Structure
			Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	
<i>Molossus molossus</i>	A	126 (25)	153,5	386,1	9,8	2,5	36,5	2,9	32,5	3,8	4,2	2,2	35,2	3,9	QFC (concave ou convexe) ou FM apl
	B	102 (29)	92,8	37,6	9,3	2,6	44,4	7,1	38,7	4,2	5,8	5,8	41,6	4,6	QFC ou FM apl
<i>Molossus molossus</i>	approche	34 (13)	126,3	82,2	10,6	4,9	56,7	9,1	36,2	10,0	19,4	11,8	40,5	8,0	FM apl, FM
<i>Tadarida brasiliensis</i>	approche	37 (9)	166,5	54,8	11,4	4,0	47,1	13,8	28,5	2,1	18,6	12,4	31,8	3,2	FM apl
	croisière	97 (12)	267,7	116,9	12,1	1,8	28,9	2,7	26,1	2,0	2,8	1,5	27,3	2,2	QFC concave
<i>Eptesicus guadeloupensis</i>	croisière & approche	72 (24)	193,1	72,7	8,6	2,1	42,6	7,3	24,8	1,7	17,8	6,2	28,0	1,6	FM apl
	croisière haut vol	5 (1)	422,7	6,7	10,4	0,9	27,7	1,5	24,3	0,6	3,4	1,2	25,1	0,7	QFC concave

**Tableau 3** : statistiques descriptives et informations sur la structure des signaux de *Molossus molossus* (QFC/FM) et *Noctilio leporinus* (FC/FM).

*Table 3: values and description of Molossus molossus (QCF/FM) and Noctilio leporinus (CF/FM) signals.*

Espèce	Type signal	N, signaux (n. séq.) analysés	Durée intervalles		Durée totale		Durée partie FC		FME partie FC		FME signal complet		FI fondamental		FT fondamental		LB fondamental		Structure
			Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	
<i>Noctilio leporinus</i>	bande étroite	44 (14)	98,3	48,1	10,7	2,0	8,0	2,0	53,7	7,7	52,2	7,7	53,8	7,7	38,6	7,2	15,6	5,5	FC/FM
	bande large	65 (14)	65,3	23,7	11,8	2,2	6,0	1,6	54,3	7,3	39,3	8,6	54,4	7,2	22,6	4,9	32,0	5,4	FC/FM
<i>Molossus molossus</i>	lisière (social)	30 (8)	122,9	58,7	8,3	3,2	3,4	1,5	47,0	7,0	40,1	10,4	46,0	5,8	22,2	6,3	25,1	5,0	QFC/FM

**Tableau 4** : statistiques descriptives et informations sur la structure des signaux QFC/FM/QFC de *Pteronotus davyi*.

*Table 4: values and description of QCF/FM/QCF signals emitted by Pteronotus davyi.*

Espèce	N, signaux (n. séq.) analysés	Durée intervalles		Durée totale		Durée QFC initiale (H1)		Durée QFC terminale (H1)		FME partie QFC initiale (H1)		FME partie QFC terminale (H1)		FI H1		FT H1		LB H1		Structure
		Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	
<i>Pteronotus davyi</i>	187 (18)	55,2	23,2	5,2	1,5	2,5	0,7	1,6	1,2	70,5	1,7	59,9	1,7	70,7	1,4	55,5	1,9	15,5	1,9	QFC/FM/QFC

**Tableau 5** : statistiques descriptives et informations sur la structure des signaux FM de *Natalus stramineus* ; les signaux émis en sous-bois dense (FME sur H1, cas le plus fréquent) et ceux émis en milieu plus ouvert (FME sur fondamental) sont analysés à part.

**Table 5:** Values and description of FM signals emitted by *Natalus stramineus*; signals emitted in cluttered underwood (FME on H2, most frequent case) and those emitted in clear forest (FME on H1) are separated.

Espèce	N, signaux (n. séq.) analysés	N, signaux (n. séq.) analysés	Durée intervalles		Durée totale		FI H1		FT H1		LB H1		FME fondamental		FME H1		Structure
			Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	
<i>Natalus stramineus</i>	sous-bois dense	105 (16)	22,7	5,8	2,7	0,5	157,3	7,1	96,6	6,4	60,7	10,7	68,6	10,9	119,6	6,9	FM linéaire
<i>Natalus stramineus</i>	sous-bois clair	7 (2)	202,5	57,9	3,1	1,5	103,3	14,4	54,3	1,0	49,0	15,0	75,7	2,0	absent	absent	FM linéaire

**Tableau 6** : sStatistiques descriptives et informations sur la structure des signaux FM du genre *Myotis* et d'*A. nichollsi*.

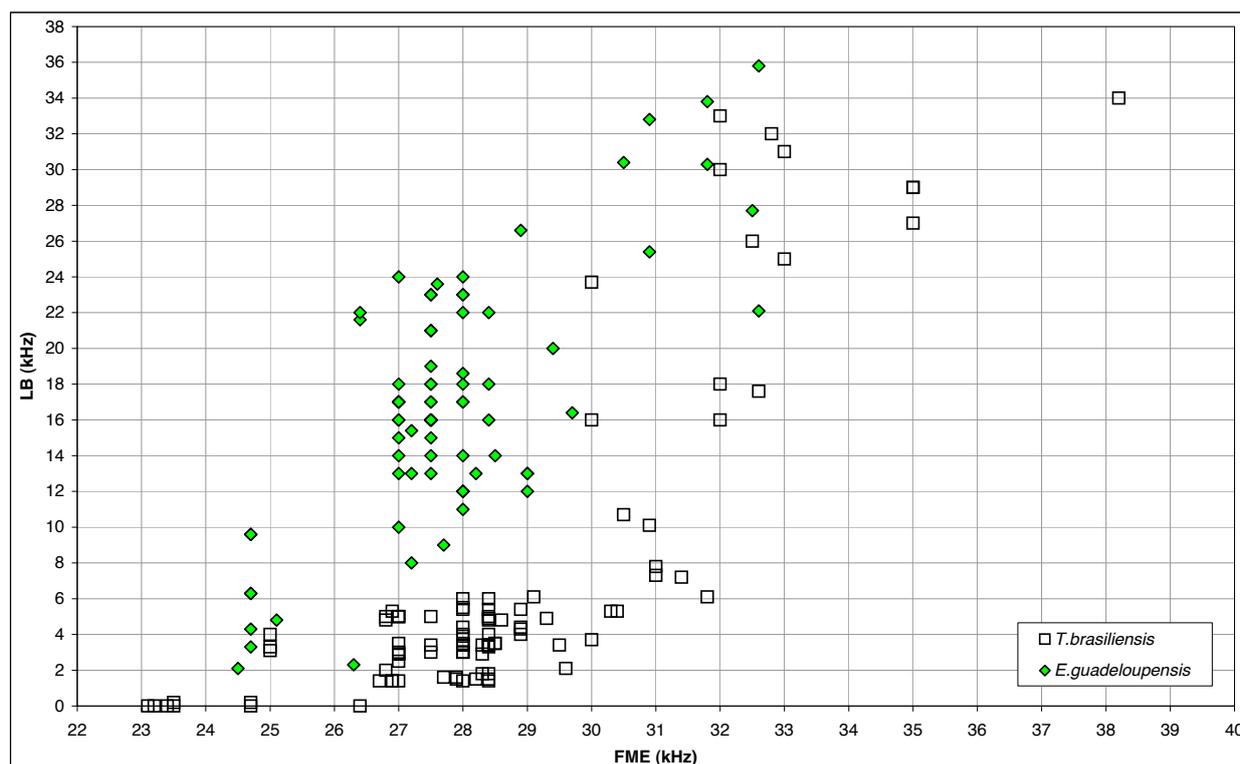
**Table 6:** vValues and description of FM signals emitted by *Myotis* spp and *A. nichollsi*.

Espèce	N, signaux (n. séq.) analysés	N, signaux (n. séq.) analysés	Durée intervalles		Durée totale		FI fondamental		FT fondamental		LB fondamental		FME fondamental		Structure
			Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	
<i>Ardops nichollsi</i>	croisière & approche	70 (22)	100,3	39,6	4,5	1,3	111,5	17,3	31,5	7,7	80,0	18,5	70,9	10,8	FM convexe
<i>Myotis martiniquensis</i>	croisière & approche	170 (17)	82,2	23,0	4,2	0,9	93,4	13,9	43,9	2,3	49,5	14,2	54,3	4,2	FM concave
<i>Myotis dominicensis</i>	croisière & approche	75 (5)	66,0	14,0	4,1	0,9	95,2	11,1	43,2	3,7	52,0	9,2	53,7	4,3	FM concave

**Tableau 7** : statistiques descriptives et informations sur la structure des signaux FM à timbre nasillard de 5 espèces de Phyllostomidés (les valeurs de FI, FT et LB correspondent à H1 sauf indication contraire).

**Table 7:** values and description of FM signals with nasal sonority emitted by five species of *Phyllostomidae*.

Espèce	N, signaux (n. séq.) analysés	Durée intervalles		Durée totale		FI H1		FT H1		LB H1		FME fondamental		FME H1		FME H2		FME H3		FME H4		Structure
		Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	Moyenne	Etype	
<i>Monophyllus plethodon</i>	96 (39)	90,4	57,6	4,0	1,4	123,4	10,3	67,2	5,9	56,2	8,1	58,6	5,6	88,3	8,3							FM convexe
<i>Sturnira angeli</i> (Martinique)	50 (15)	90,7	54,5	3,7	1,3	90,9	6,7	48,4	6,2	42,5	9,2	40,6	3,3	74,2	4,9	83,6	7,8					FM concave
<i>Sturnira angeli</i> (Guadeloupe)	28 (4)	133,4	50,9	6,0	1,1	73,3	6,1	41,9	2,6	31,4	5,4	32,6	2,3	54,9	5,8	72,1	3,0					FM concave
<i>Chiroderma improvisum</i>	24 (2)	74,0	50,5	3,0	1,0	H3 = 94,9	2,2	H3 = 65,5	2,3	H3 = 29,4	3,6	26,0		49,0	1,4	71,7	5,1	79,0	3,4	88,3	4,1	FM concave
<i>Artibeus jamaicensis</i>	154 (31)	98,6	63,4	3,5	1,1	81,6	15,9	49,0	11,3	32,6	8,0	24,4	1,4	60,4	5,4	73,1	5,0	87,5	7,6			FM concave
<i>Brachyphylla cavernarum</i>	156 (17)	136,0	88,0	5,9	2,1	Fond=34,1	1,9	Fond=13,1	2,1	Fond=21,0	3,0	24,4	2,4	42,8	5,5	69,4	10,0					FM concave



**Figure 15 :** distribution des valeurs (X = Fréquence du Maximum d'Énergie ; Y = Largeur de Bande) mesurées sur les signaux de croisière et d'approche de *T. brasiliensis* et *E. guadeloupensis*.

**Figure 16:** scatter diagram (X = FME; Y = BW) of reference data points from cruising and approach signals of *T. brasiliensis* and *E. guadeloupensis*.

Bras David en février 2011) sans pour autant faire des QFC planes (< 2 kHz).

Les risques de confusion portent sur deux autres espèces :

- *T. brasiliensis* lorsque cette dernière est proche d'obstacles et n'émet pas de signaux QFC ; c'est le cas notamment lorsqu'il chasse près des lampadaires. Dans la majorité des cas le croisement des différentes variables mesurées sur les signaux permet une distinction fiable (Fig. 14 et Fig. 15), les signaux d'*E. guadeloupensis* étant en moyenne plus courts en durée pour une même FT et à FME plus basse pour une même LB.

- *B. cavernarum* lorsque la FME de ses signaux est concentrée sur le fondamental (cas le plus fréquent en milieu ouvert et semi-ouvert). Outre le timbre particulier des signaux du Brachyphylle, la FT est nettement plus basse chez ce dernier, toujours inférieure à 20 kHz (Fig. 16).

La séquence « *E-guadeloupensis\_Guadeloupe\_M-Barataud\_2011* » reproduit le comportement le plus fréquent : chasse active près d'une lisière arborée. Le timbre est sifflé, aucun pic d'énergie n'est audible.

Séquence « *E-guadeloupensis\_Guadeloupe\_M-Barataud\_2011* »; most frequent behaviour: active hunting near forest edge. Timbre is whistled with no energy peak.

### **MOLOSSUS MOLOSSUS (MOLOSSIDAE)**

Cette espèce commune et ubiquiste présente un répertoire de signaux sonar varié, en rapport avec la diversité d'habitats fréquentés lors de l'activité de chasse, du sous-bois clair à la strate aérienne élevée, les lisières ouvertes restant le milieu de vol de prédilection

(JUNG ET AL. 2014). On distingue trois comportements acoustiques :

#### **- Signaux QFC (ou FM aplanie bande étroite)**

Le type acoustique le plus pratiqué consiste en une alternance assez régulière de QFC (ou FM aplanies à LB < 10 kHz) décalées en fréquence d'environ 5 kHz (Tableau 2), avec un type A dont la FME varie de 29,5 à 43 kHz selon les individus et les circonstances, et un type B allant de 32 à 47 kHz (Fig. 12). Un troisième type C en FM aplanie concave plus élevé en fréquence, noté en Guyane (BARATAUD ET AL. 2013) ou au Panama (JUNG ET AL. 2014), n'a pas été enregistré lors de nos relevés aux Antilles. On remarque sur ce graphique que la pente de la droite de régression de la distribution des valeurs FME x LB, aux alentours de 45° chez beaucoup d'espèces à l'exemple de *T. brasiliensis*, est très faiblement montante pour le type B de *M. molossus* et même descendante pour le type A. Cette tendance est contraire à la théorie qui veut que la portée d'un signal soit positivement corrélée à la diminution conjuguée de sa FME et de sa largeur de bande ; ainsi logiquement les deux variables diminuent ensemble avec l'ouverture du milieu de vol. L'examen des durées d'intervalles entre signaux (révélatrices de l'ouverture du milieu) montre que c'est bien la largeur de bande qui subit une évolution inverse à la logique : en milieu encombré (intervalles < 100 ms) la LB moyenne des signaux est de 3,7 kHz pour une FME de 38,6 kHz ; en lisière (intervalles 100 à 200 ms) la LB moyenne est de 3,4 kHz pour une FME de 35,3 kHz ; en milieu ouvert (intervalles < 200 ms) la LB moyenne est de 6 kHz pour une FME de 31,4 kHz. La durée moyenne des signaux passe de 7,6 ms pour des intervalles < 100 ms à 10,6 ms au-delà de 100 ms d'intervalles, sans augmenter après



*Molossus molossus* (ph. J. Barataud).

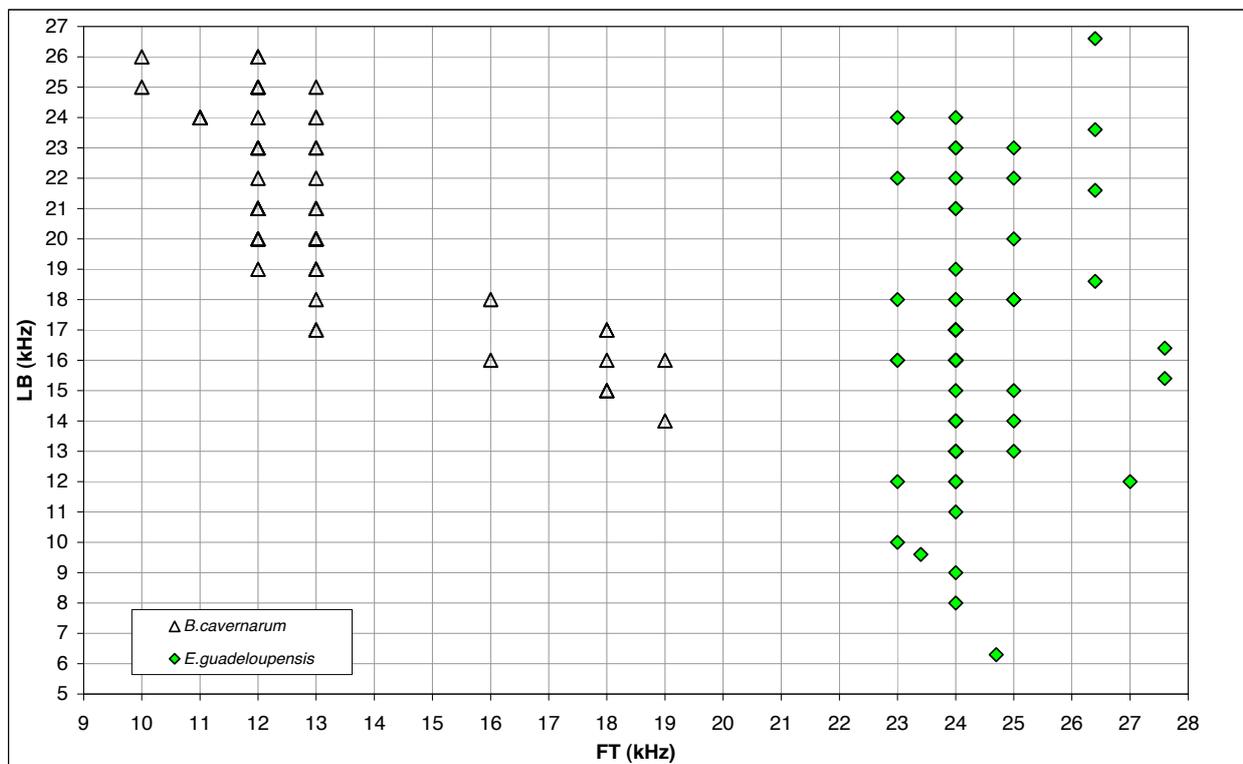


Figure 16 : distribution des valeurs (X = Fréquence Terminale ; Y = Largeur de Bande) mesurées sur les signaux de croisière et d'approche de *B. cavernarum* et *E. guadeloupensis*.

Figure 16: scatter diagram (X = EF; Y = BW) of reference data points from cruising and approach signals of *B. cavernarum* and *E. guadeloupensis*.

200 ms d'intervalles ce qui correspond bien aux résultats de MORA ET AL. (2004) à Cuba. Ceci pourrait être lié au fait que le milieu aérien soit utilisé par cette espèce pour la chasse active de petits insectes dont la localisation correcte nécessite une largeur de bande minimale, augmentée par ailleurs grâce à l'alternance de FME décalées comme le notent MORA ET AL. (2004) ; ainsi la détection à longue distance de proies de taille moyenne ne semble pas l'intéresser.

La courbure des signaux peut-être aussi bien concave que convexe, sans qu'aucune condition environnementale ou comportementale puisse expliquer cette différence.

La séquence « [M-molossus\\_approche et capture\\_Martinique\\_M-Barataud\\_2008](#) » montre le comportement typique d'alternance de QFC (amorce explosive) décalées en fréquence, avec une approche en FM aplanie (amorce progressive) se terminant par une phase de capture.

Sequence « [M-molossus\\_approche et capture\\_Martinique\\_M-Barataud\\_2008](#) »; typical behaviour of alternating QCF shifted in frequency (whistled timbre, explosive start), with approach phase of flat-ended FM signals (whistled timbre, progressive start) ending with a capture phase.

#### - Signaux FM aplanie à bande moyenne (> 10 kHz)

Ces signaux, dérivés du type B de l'alternance, sont presque toujours utilisés de manière temporaire lors de phases d'approche d'obstacles ou de proies (approche frontale) ; ils sont donc dispersés par unités ou groupes de quelques-uns dans une séquence classique d'alternance type A-type B, ce qui suffit généralement

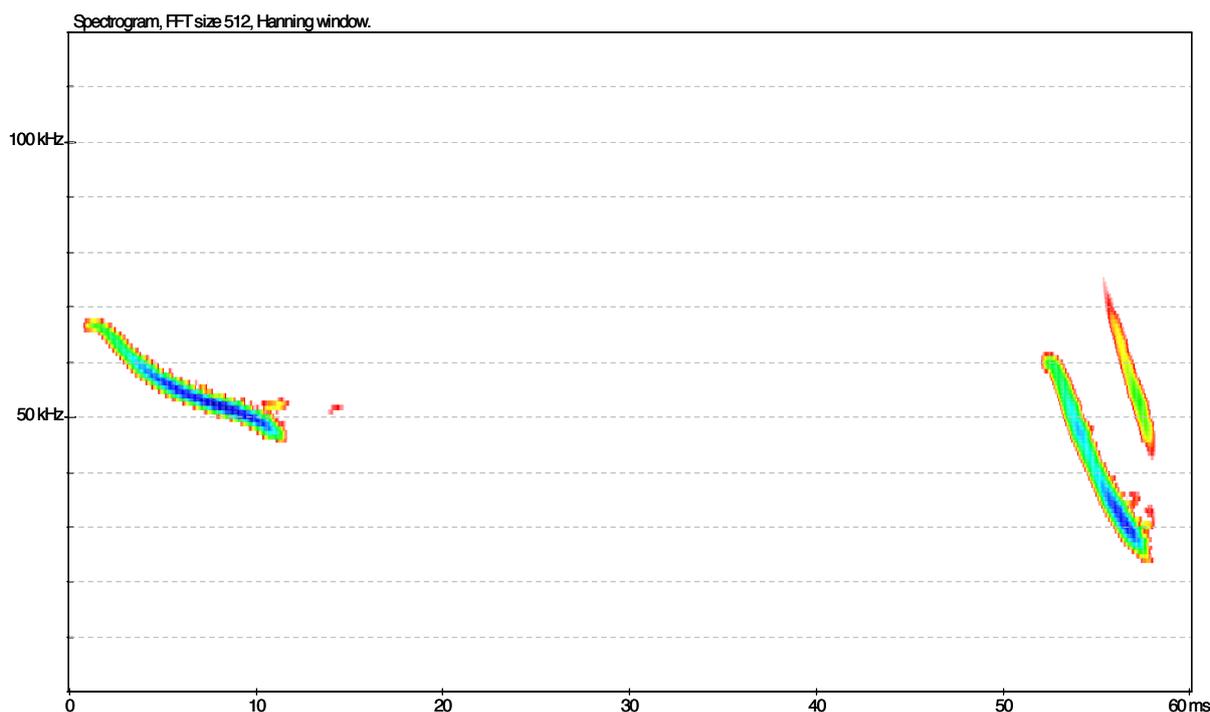
à faire la différence avec des signaux d'approche de *T. brasiliensis* ou de croisière d'*E. guadeloupensis*. Lors de l'approche finale, la partie QFC terminale est tronquée et quelques signaux FM sont produits (Fig. 17).

#### - Signaux QFC-FM

Ce type très particulier est également dérivé des signaux QFC de type B de l'alternance ; la QFC demeure (parfois pentue, voire très convexe) mais se prolonge par une FM descendante avec un angle très arrondi (Fig. 18) ou au contraire une cassure nette (Fig. 3). Ces signaux sont émis lors des vols en couloirs forestiers ou le long de lisières verticales ou horizontales, lorsque la contrainte liée aux obstacles est latérale ; il est notamment fréquent lorsque les individus volent au-dessus de rivières en sous-bois (pour s'abreuver ou chasser), ce qui peut occasionner des confusions auditives avec *N. leporinus* ; cependant les mesures informatiques précises de la durée de la partie FC (QFC) x FME de cette même partie s'avèrent discriminantes en faveur de *M. molossus* lorsque ces dernières sont respectivement inférieures à 3 ms et 50 kHz (Fig. 19).

La séquence « [M-molossus\\_QFC-FM\\_Martinique\\_M-Barataud\\_2008](#) » correspond à un comportement de vol en couloir forestier ; se mêlent aux signaux QFC/FM (timbre sifflé, aucun pic d'énergie audible) des signaux QFC (timbre sifflé, amorce explosive).

La séquence « [M-molossus\\_QFC-FM&c-soc\\_Martinique\\_M-Barataud\\_2011](#) » montre que la QFC/FM semble aussi être intégrée dans le répertoire de cris sociaux de l'espèce ; la fonction pourrait alors être mixte : sonar et sociale.



**Figure 17** : succession (sans montage) de deux signaux de *Molossus molossus* montrant la transition brusque entre FM aplanie de pré approche et FM d'approche finale.

**Figure 17**: succession (interval is not cut) of two signals from *Molossus molossus*, during sudden transition between flat-ended FM of pre approach phase and FM of terminal approach phase.

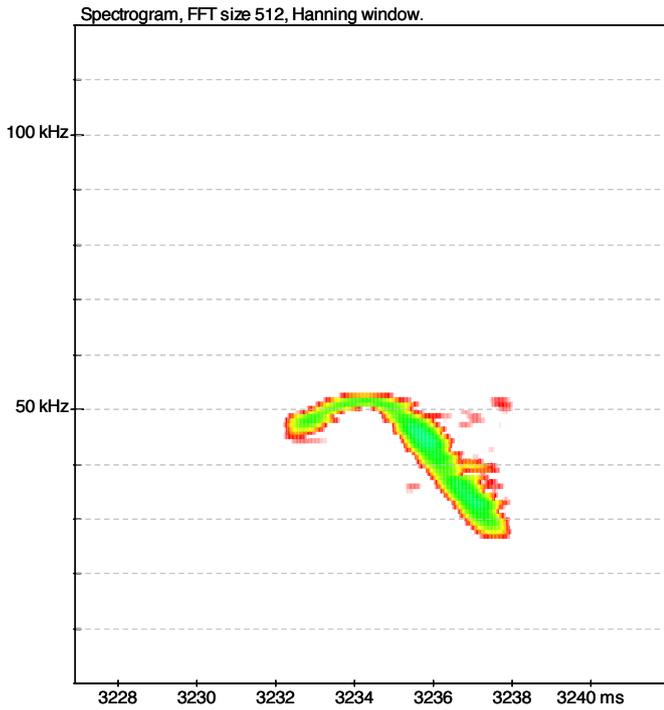


Figure 18 : Signal QCF/FM de *Molossus molossus* avec la partie QCF convexe.

Figure 18: QCF/FM signal of *Molossus molossus* displaying a convex QCF part.



*Noctilio leporinus* (ph. V. Rufroy)

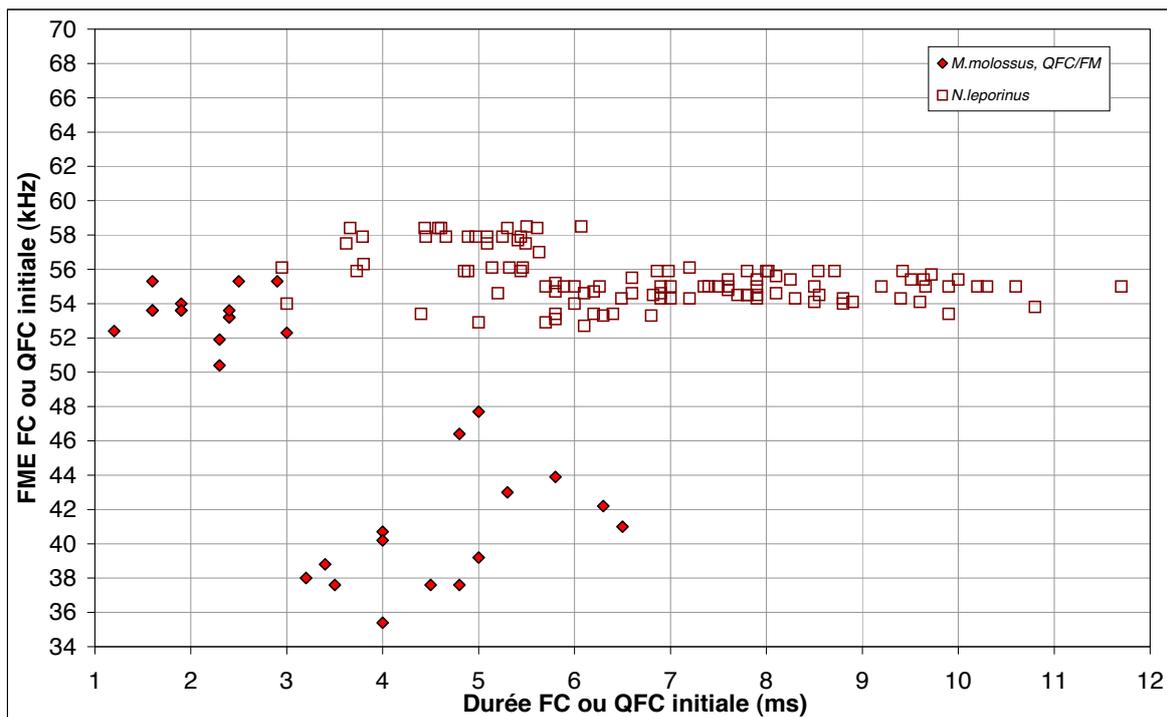
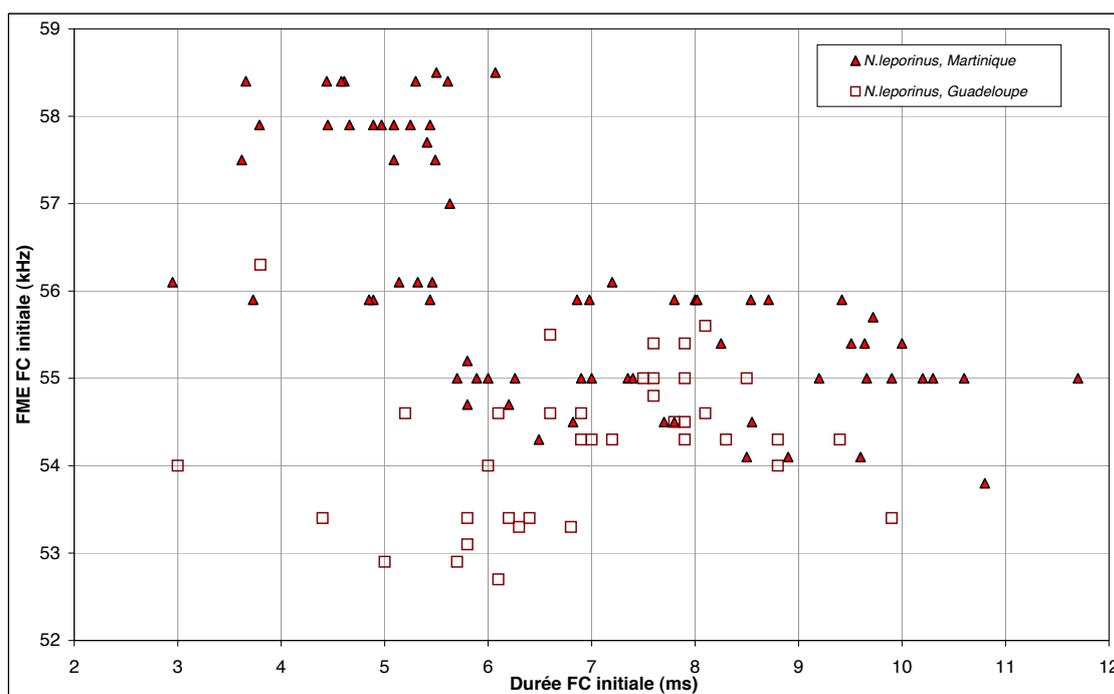


Figure 19 : distribution des valeurs (X = Durée de la partie FC ou QCF ; Y = Fréquence du Maximum d'Énergie de la partie FC ou QCF) mesurées sur les signaux QCF/FM de *M. molossus* et FC/FM de *N. leporinus*.

Figure 19: scatter diagram (X = D of CF or QCF part; Y = FME of CF or QCF part) of reference data points from QCF/FM signals of *M. molossus* and CF/FM signals of *N. leporinus*.



**Figure 20** : distribution des valeurs (X = Durée de la partie FC; Y = Fréquence du Maximum d'Énergie de la partie FC) mesurées sur les signaux FC/FM de *N. leporinus* ; comparaison entre la Guadeloupe et la Martinique.

**Figure 20**: scatter diagram (X = D of CF part; Y = FME of CF part) of reference data points from CF/FM signals of *N. leporinus*; comparison between Guadeloupe and Martinique.

Sequence « *M-molossus\_QFC-FM\_Martinique\_M-Barataud\_2008* »; flight along a forest lane underwood; QCF/FM (whistled sonority, no energy peak) and QCF (whistled sonority, explosive start) are mixed.

Sequence « *M-molossus\_QFC-FM&c-soc\_Martinique\_M-Barataud\_2011* »; QCF/FM emitted during social interaction; so these signals could have double function, sonar and social.

### **NOCTILIO LEPORINUS (NOCTILIONIDAE)**

Cette espèce est la seule de la faune des Antilles françaises à utiliser la technologie sonar basée sur la détection de mouvement grâce à l'effet Doppler (KALKO & SCHNITZLER 1998 ; SCHNITZLER ET AL. 1978). Sa spécialisation forte sur la capture d'invertébrés et de poissons à la surface de l'eau ou de crustacés décapodes en mangrove, l'amène à fréquenter principalement les milieux littoraux et les rivières de basse altitude à court lent. Elle n'hésite pas, malgré son envergure, à pénétrer dans les couloirs de rivières forestières à voûte basse.

La structure type de l'espèce est la FC/FM. En phase de croisière on observe une alternance (d'autant plus régulière que le milieu est ouvert) de signaux dont la partie FM affiche tantôt une bande large tantôt une bande étroite (Fig. 3). La variabilité des signaux est faible, elle porte principalement sur la durée de la partie FC, d'autant plus longue que le milieu est ouvert, étant réduite à néant en fin de phase d'approche.

Lorsqu'on compare les variables descriptives de la partie FC (durée x FME) entre les individus de Guadeloupe vs Martinique, on constate une différence nette de FME et de distribution entre les deux îles : en Martinique la

FME est plus élevée et la distribution bimodale (types A et B) est mieux séparée qu'en Guadeloupe (Fig. 20). Il est possible que ces différences soient liées à des contextes d'enregistrements trop distincts entre les deux îles (comportements de chasse, degrés d'encombrement des milieux de vol...) mais rien dans l'analyse qualitative de nos relevés ne permet de conclure de manière tranchée en faveur de cette hypothèse ; une dérive acoustique entre les deux populations n'est donc pas à exclure.

La séquence « *N-leporinus\_Martinique\_M-Barataud\_2013* » correspond à une phase de croisière typique au-dessus de l'eau en milieu très ouvert. Le timbre est sifflé, aucun pic d'énergie n'est audible.

Sequence « *N-leporinus\_Martinique\_M-Barataud\_2013* » typical cruising flight above open water. The timbre is whistled, no energy peak.

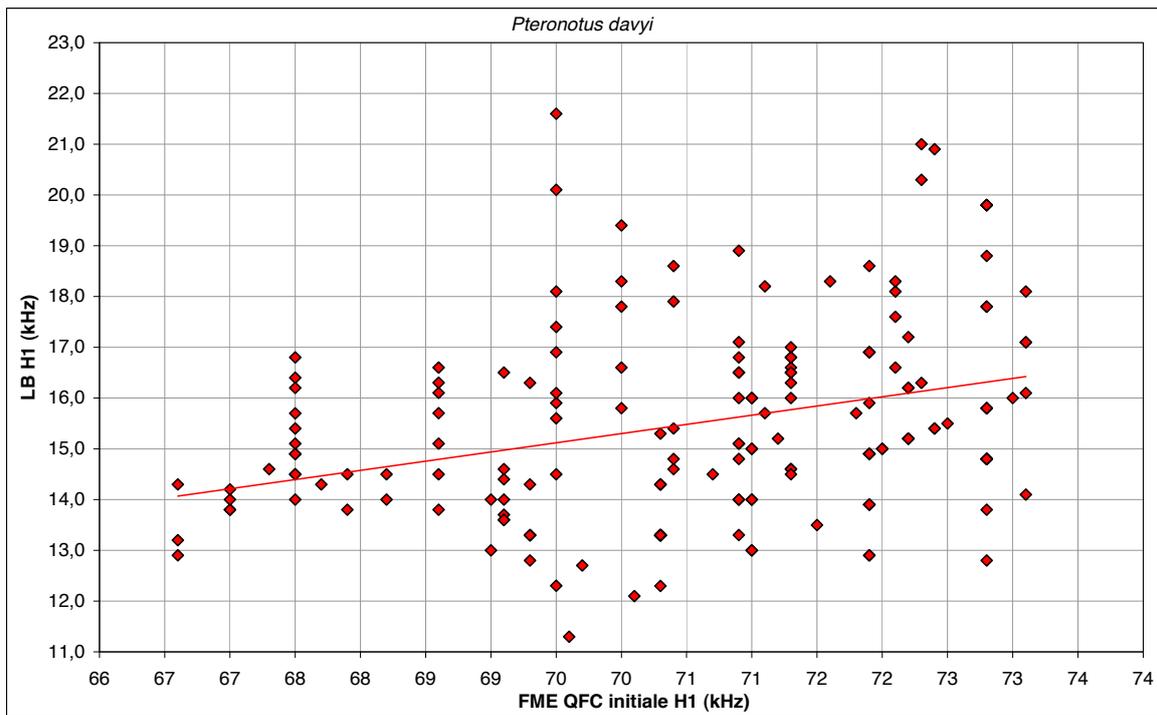


*Pteronotus davyi* (ph. M. Barataud)

**PTERONOTUS DAVYI (MORMOOPIDAE)**

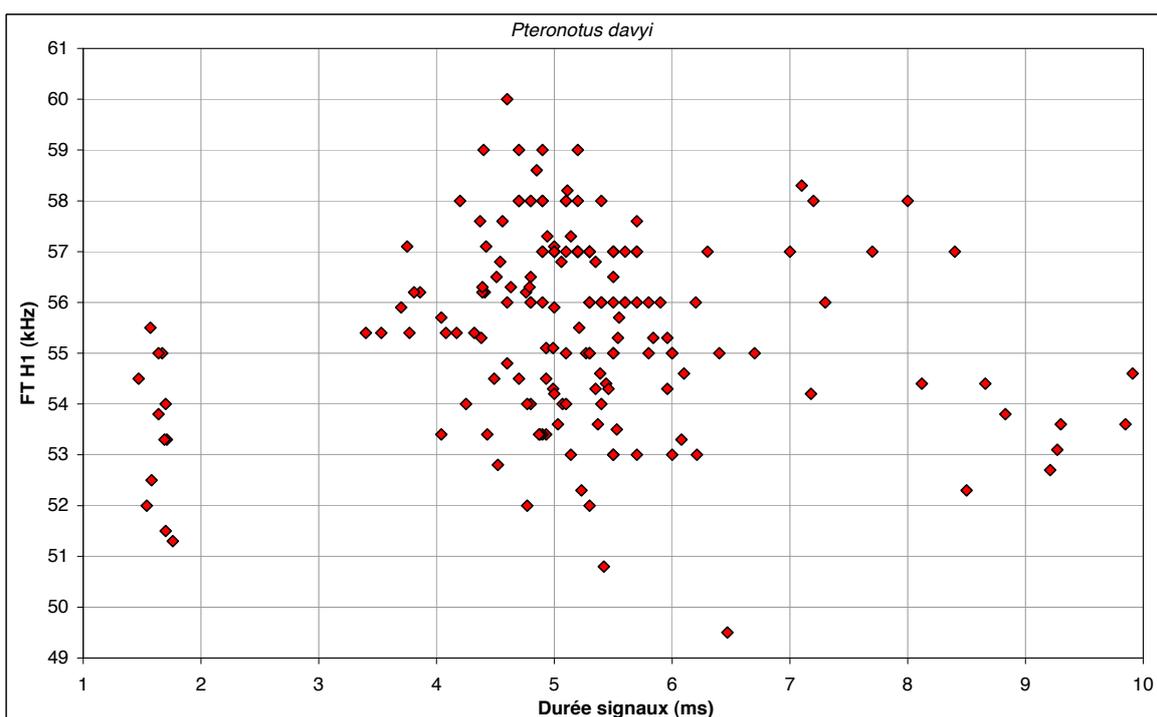
Les signaux très particuliers de *P. davyi*, avec leur structure QFC/FMd/QFC (Fig. 4), sont uniques dans les Petites Antilles mais partagés par d'autres espèces du genre comme *P. personatus* présent en Amérique du Sud. La ressemblance n'est que structurelle, car contrairement à *P. personatus* qui utilise la technologie Doppler, *P. davyi* utilise la technologie de localisation spatiale (SMOTHERMAN & GUILLEN SERVENT 2008).

La FME est concentrée la plupart du temps sur l'harmonique 1, plus rarement sur le fondamental. C'est donc sur H1 que portent les mesures de fréquences (Tableau 4). La largeur de bande n'augmente que très faiblement avec la FME comme le montre la droite de régression de la Figure 21. La durée des signaux se situe dans la majorité des cas entre 3,5 et 6 ms (Fig. 22), ce qui correspond à un vol en lisière ou sous-bois clair. Les durées inférieures relèvent d'un



**Figure 21** : distribution des valeurs (X = Fréquence du Maximum d'Energie de la QFC initiale ; Y = Largeur de Bande de H1) mesurées sur les signaux QFC/FM/QFC de *P. davyi*.

**Figure 21**: scatter diagram (X = FME of initial QCF; Y = BW of H2) of reference data points from QCF/FM/QCF signals of *P. davyi*



**Figure 22** : distribution des valeurs (X = Durée totale des signaux ; Y = Fréquence Terminale de H1) mesurées sur les signaux QFC/FM/QFC de *P. davyi*.

**Figure 22**: scatter diagram (X = D; Y = EF of H2) of reference data points from QCF/FM/QCF signals of *P. davyi*

comportement d'approche, et celles plus longues d'un vol en milieu ouvert (transit ou recherche passive). Ces dernières conditions peuvent donner aux deux parties QFC du signal une asymétrie dans leurs durées : un enregistrement de Thierry Disca en 2009 au port de Jarry (Guadeloupe) montre une QFC initiale très courte et une QFC terminale très longue (PARETO ET AL. 2010).

La séquence « *P-davyi\_Martinique\_M-Barataud\_2011* » correspond à une phase de croisière en milieu semi-ouvert, avec une phase de capture vers la fin. Le timbre est bitonal (d'autant plus que le fondamental est riche en énergie), aucun pic d'énergie n'est audible.

Sequence « *P-davyi\_Martinique\_M-Barataud\_2011* »; cruising flight in semi open with a capture phase in the end. The timbre is bitonal (mainly when H1 is rich in energy), no energy peak.

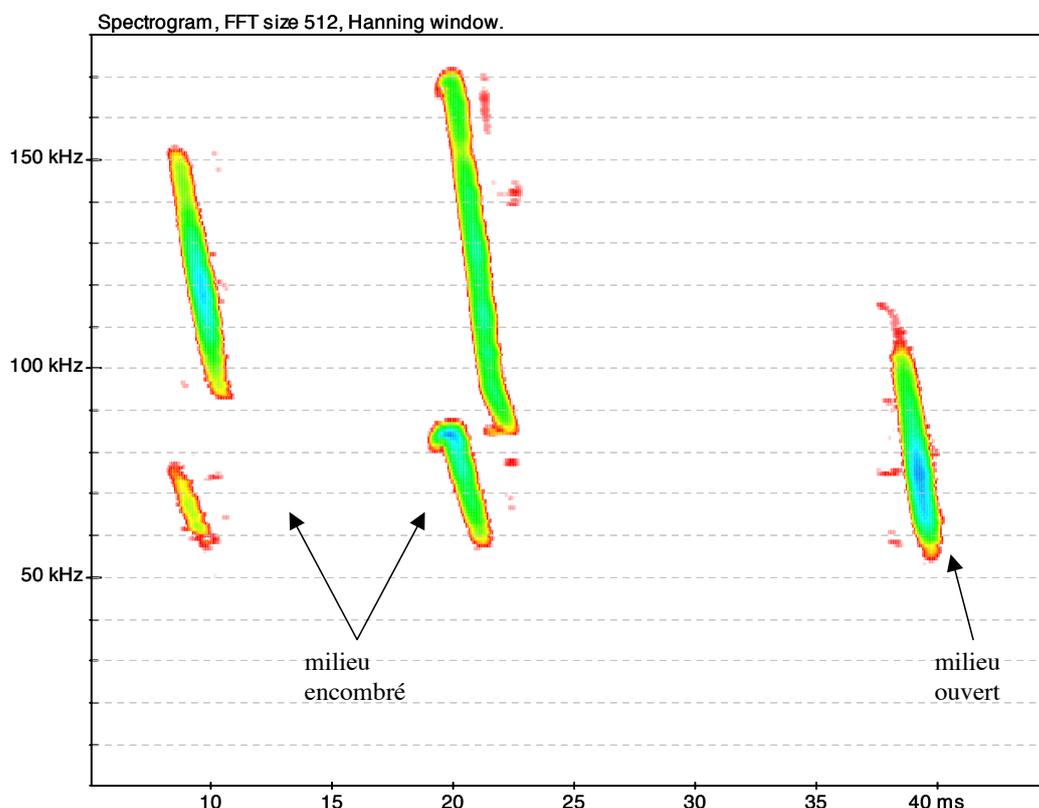
### **NATALUS STRAMINEUS (NATALIDAE)**

Espèce FM abrupte (signaux FM courts à large bande de fréquences) type, le Natalide émet sur des hautes fréquences (Tableau 5) aptes à fournir les informations nécessaires à un vol aisé dans ses milieux de chasse : les sous-bois denses à très denses. Dans ces circonstances, la FME est concentrée sur l'harmonique 1 ; en milieu plus ouvert (chemin forestier par exemple) H1 peut s'estomper complètement au profit du fondamental ; en situation intermédiaire l'énergie est répartie de manière à peu près équivalente entre les

deux composants (Fig. 23). Une caractéristique (non systématique) des signaux de cette espèce (visible sur les enregistrements de bonne qualité) est de s'attarder quelques microsecondes sur la fréquence initiale et sur la fréquence terminale ; sur spectrogramme cela donne des « becs » en début et/ou en fin de chaque composant. Cette particularité, si tant est qu'on doive lui accorder une fonction, pourrait améliorer la restitution des fréquences initiales et terminales dans l'écho perçu en retour, grâce à l'énergie supplémentaire qui leur est ainsi accordée ; toute la largeur de bande est ainsi mieux utilisable, améliorant la qualité de l'information en distance, ce qui est important pour une espèce de sous-bois dense.

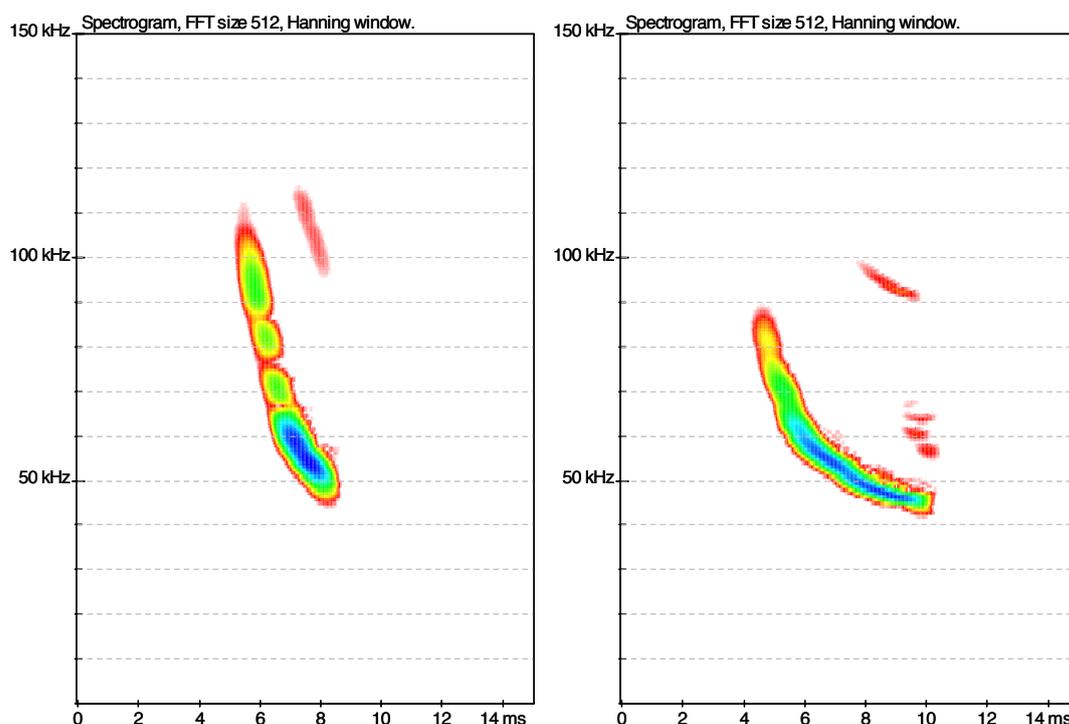
La séquence « *N-stramineus\_Martinique\_M-Barataud\_2013* » est typique de ce que l'on peut capter en sous-bois chez cette espèce à faible intensité d'émission : une séquence très courte avec des signaux très aigus et faibles (la distance de perception n'excède guère deux mètres dans ces conditions), le rythme est rapide. Le timbre est sifflé, aucun pic d'énergie n'est audible.

Sequence « *N-stramineus\_Martinique\_M-Barataud\_2013* »; typical behaviour underwood, providing very short sequences with faint and high pitched signals; (distance of perception is low, no more than two meters), pulse rate is very high. The timbre is whistled, no energy peak.



**Figure 23 :** *Natalus stramineus* : signaux sonar pratiqués lors des phases de vol en sous-bois très dense (à gauche), moyennement dense (au centre) ou libre d'obstacles sur quelques mètres (à droite). Selon les circonstances, l'énergie est concentrée sur l'harmonique 1, sur le fondamental ou sur les deux de manière à peu près équivalente.

**Figure 23:** *Natalus stramineus*: sonar signals emitted in very cluttered underwood conditions (left), medium cluttered underwood conditions (center) and little clearing (right). According to circumstances, FME is concentrated in H2, H1 or almost equally on both.



**Figure 24 :** *Myotis dominicensis* : signaux sonar pratiqués lors des phases de vol en sous-bois dense (à gauche) et en sous-bois plus clair (à droite).

**Figure 24:** *Myotis dominicensis*: sonar signals emitted in cluttered (left) and less cluttered (right) habitats.

### MYOTIS DOMINICENSIS (VESPRTLIONIDAE)

Les deux espèces de *Myotis* des Antilles Françaises ont été étudiées génétiquement (STADELMANN ET AL. 2007) et forment deux espèces apparentées (ADN mitochondrial et nucléaire) mais bien distinctes, avec une divergence (cytochrome b) d'environ 9,5 % indicatrice d'une séparation remontant à environ 3-4 millions d'années (RUEDI COM PERS). Les populations de *M. dominicensis* de Guadeloupe et de La Dominique, avec une divergence de seulement 1 %, sont par contre très proches génétiquement.

Les émissions sonar de *M. dominicensis* sont conformes à celles de la plupart des *Myotis* néotropicaux, avec des signaux FM affichant une courbe hyperbolique dans la partie basse du signal ; cette courbure concave subsiste même sur les signaux d'approche de 3 ms de durée environ (Fig. 24). La largeur de bande est peu large, la FME est d'environ 54 kHz (Tableau 6).

La séquence « *M-dominicensis\_Guadeloupe\_M-Barataud\_2011* » provient d'un individu chassant dans une petite clairière en sous-bois. Le rythme de croisière est assez lent et régulier dans ce type de milieu, puis s'accélère lorsque les obstacles deviennent plus proches. Le timbre est sifflé ; une légère amorce explosive est audible sur tous les signaux quelle que soit leur durée.

Sequence « *M-dominicensis\_Guadeloupe\_M-Barataud\_2011* »; individual hunting in a little clearing underwood. Cruising rythm is fairly low and regular, becoming faster when obstacles are closer. The timbre is whistled; a slight explosive start is audible on all signals whatever is their duration.

### MYOTIS MARTINIQUENSIS (VESPRTLIONIDAE)

Les signaux de *M. martiniquensis* ont une structure visible sur spectrogramme très proche de celle de

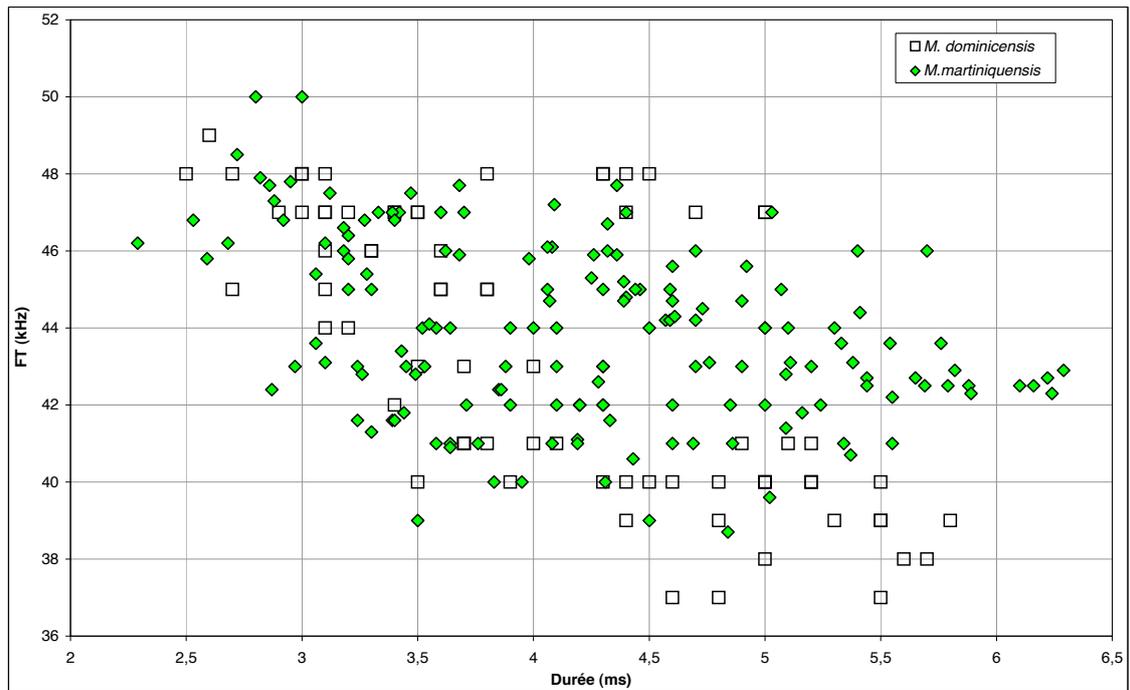
*M. dominicensis*. Les valeurs mesurées sont en recouvrement total entre les deux espèces (Fig. 25 et Fig. 26). Le sonar de ces deux espèces montre ainsi une absence de dérive (ou une convergence évolutive ?) indiquant vraisemblablement une similitude d'habitats de chasse préférentiels et peut-être aussi de régimes alimentaires ; nos observations montrent pour les deux espèces un lien fort avec le milieu forestier, notamment les étages mésophiles et les formations riveraines de cours d'eau ou du littoral (BARATAUD & GIOSA 2014 ; BARATAUD ET AL. 2014).

La séquence « *M-martiniquensis\_Martinique\_M-Barataud\_2010* » comprend deux parties : dans la première un individu chasse dans un sous-bois assez dense. Le rythme de croisière est assez rapide avec des phases d'approche et de capture ; dans la deuxième partie un individu est en vol de transit dans une clairière en sous-bois ; la recherche d'obstacles est passive, le rythme lent et les signaux longs. Le timbre est sifflé ; une amorce explosive est audible sur tous les signaux quelle que soit leur durée.

Sequence « *M-martiniquensis\_Martinique\_M-Barataud\_2010* »; two parts: 1) individual hunting in medium cluttered underwood; cruising rythm is fast with approach and capture phases. 2) individual in transit flight in a clearing; obstacles searching is passive, the rythm is slow with signals of longer duration. The timbre is whistled; a slight explosive start is audible on all signals whatever is their duration.

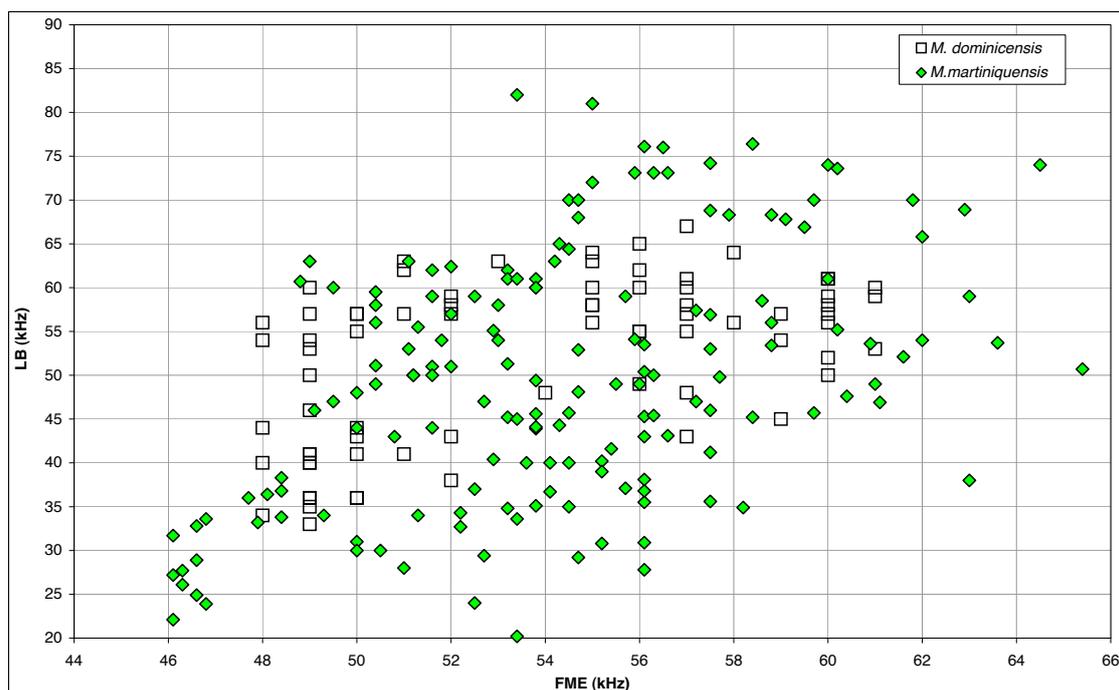
### BRACHYPHYLLA CAVERNARUM (PHYLLOSTOMIDAE)

Cette espèce est la plus basse en FME parmi les Phyllostomidés. L'énergie maximale est sur le fondamental lorsque les individus sont en lisière ou en sous-bois clair, écotones qui accueillent la grande majorité



**Figure 25 :** distribution des valeurs (X = durée des signaux ; Y = Fréquence Terminale) mesurées sur les signaux de croisière et d'approche de *Myotis dominicensis* et *Myotis martiniquensis*.

**Figure 25:** scatter diagram (X = D; Y = EF) of reference data points from cruising and approach signals of *Myotis dominicensis* and *Myotis martiniquensis*.



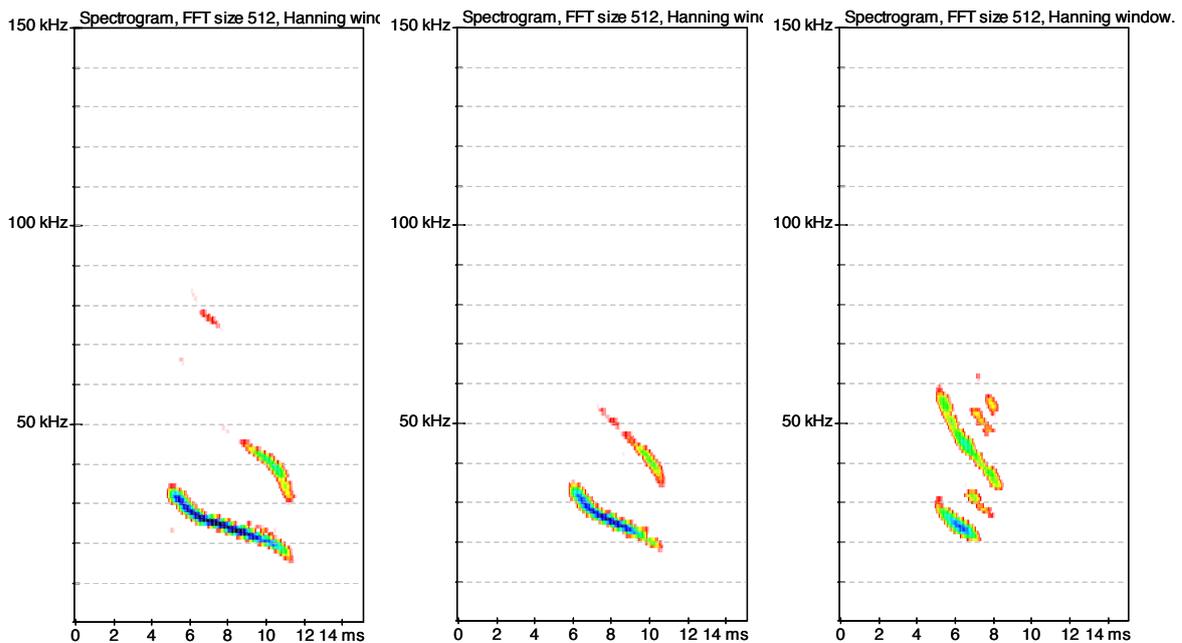
**Figure 26 :** distribution des valeurs (X = Fréquence du Maximum d'Énergie ; Y = Largeur de Bande) mesurées sur les signaux de croisière et d'approche de *Myotis dominicensis* et *Myotis martiniquensis*.

**Figure 26 :** scatter diagram (X = FME; Y = BW) of reference data points from cruising and approach signals of *Myotis dominicensis* and *Myotis martiniquensis*.

de leur temps d'activité. Dans ces circonstances les FME les plus hautes ne dépassent pas 30 kHz, ce qui annule le risque de confusion avec les autres Phyllostomidés en situation normale (c'est-à-dire lorsque leur FME est sur H1). Le timbre paraissant souvent moins nasillard sur les signaux bas en fréquence de *B. cavernarum*, il convient en Guadeloupe d'entraîner son oreille à bien la distinguer des FM aplanies d'*E. guadeloupensis* (qui ne fait jamais d'amorce explosive). Les rares cas

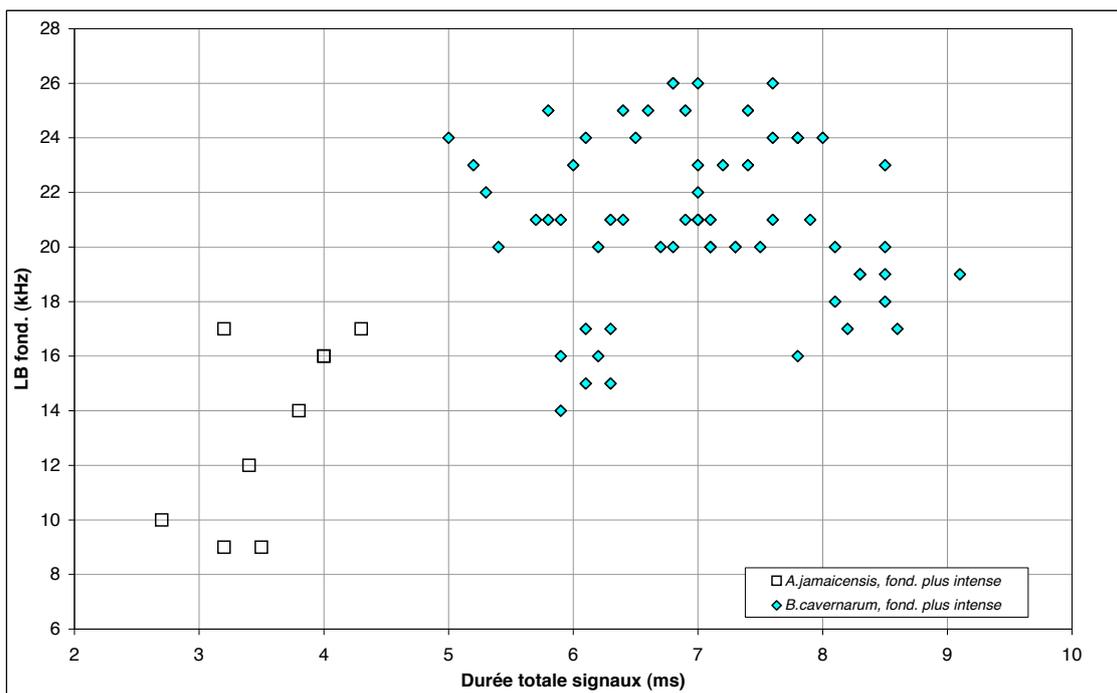
où *A. jamaicensis* vole en milieu très ouvert en portant la FME sur son fondamental, peuvent également être source de confusion avec *B. cavernarum* (Fig. 27) : le croisement des variables durée x LB fondamental permet alors de conclure en faveur de *B. cavernarum* lorsque ces deux variables sont respectivement supérieures à 5 ms et 18 kHz (Fig. 28).

Lorsque *B. cavernarum* évolue en sous-bois, la FME peut alors être concentrée sur H1 ; dans ce cas, cette



**Figure 27 :** Signaux sonar de durées différentes pratiqués par *B. cavernarum* lors des phases de vol en milieux ouverts (à gauche) et semi-ouverts (au centre) ; pour comparaison, signal émis par *A. jamaicensis* (à droite) lorsque ce dernier concentre la FME sur le fondamental.

**Figure 27:** Sonar signals of various durations emitted by *B. cavernarum* during flight in open (left) and semi open (center) habitats; for comparison, signal emitted by *A. jamaicensis* (right) when it concentrates FME on H1.



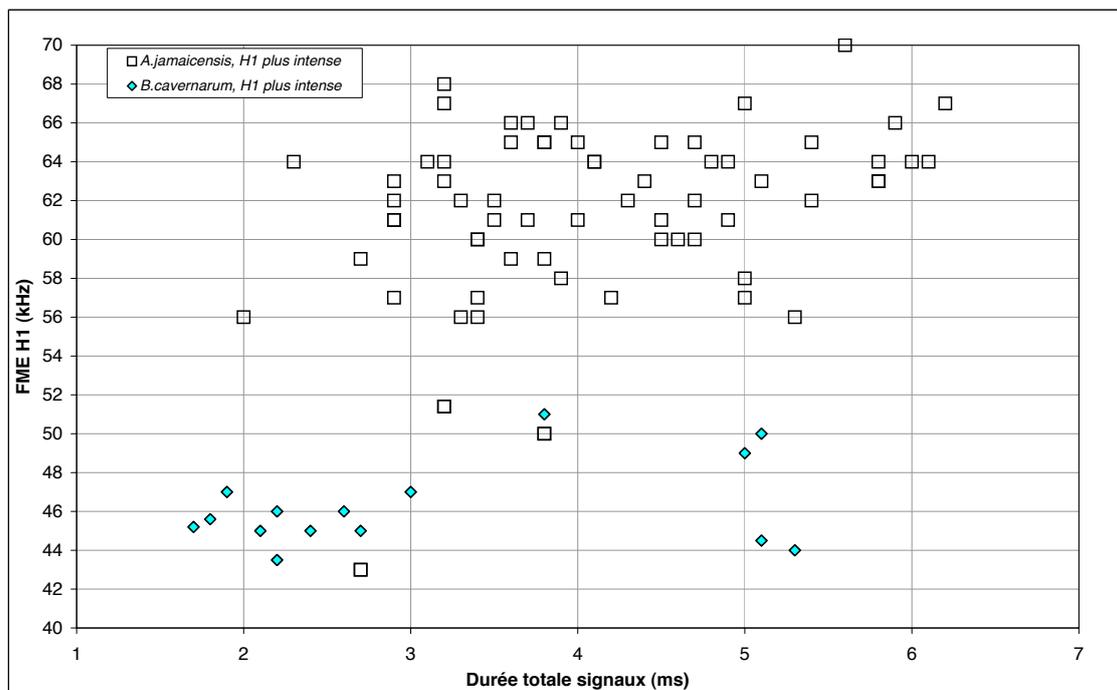
**Figure 28 :** Distribution des valeurs (X = durée des signaux ; Y = Largeur de Bande du fondamental) mesurées sur les signaux en milieux ouverts à semi-ouverts de *B. cavernarum* et *A. jamaicensis*.

**Figure 28:** scatter diagram (X = D; Y = BW of H1) of reference data points from signals emitted in open and semi open habitats by *B. cavernarum* and *A. jamaicensis*.

variable est en recouvrement dans la gamme de 43 à 51 kHz avec les rares signaux produits par *A. jamaicensis* dans cette même gamme de fréquences (Fig. 29); un échantillonnage d'une dizaine de mesures sur une séquence suffit en général à départager les deux espèces.

La séquence « *B-cavernarum\_Guadeloupe\_M-Barataud\_2007* » reproduit les signaux de milieux ouverts à semi-ouverts couramment pratiqués par le *Brachyphylle*. Le timbre, bien que la fréquence soit grave, reste nasillard et l'amorce est explosive.

Sequence « *B-cavernarum\_Guadeloupe\_M-Barataud\_2007* »; typical signals in open or semi open habitats. The timbre is nasal (despite the low frequency); explosive start.



**Figure 29 :** distribution des valeurs (X = durée des signaux ; Y = Fréquence du Maximum d'Énergie de H1) mesurées sur les signaux en sous-bois de *B. cavernarum* et *A. jamaicensis*.

**Figure 29:** scatter diagram (X = D; Y = FME of H2) of reference data points from signals emitted underwood by *B. cavernarum* and *A. jamaicensis*.

### ARTIBEUS JAMAICENSIS (PHYLLOSTOMIDAE)

Cette espèce répandue dans de nombreux types de milieux reste peu contactée en regard de son abondance supposée, à cause de sa discrétion acoustique. Hormis *B. cavernarum* les Phyllostomidés émettent des signaux de faible intensité ; ainsi les séquences sont-elles assez rares, de courtes durées et parfois de piètre qualité.

L'analyse auditive des signaux d'*A. jamaicensis* (Fig. 30) révèle un timbre nasillard sans ambiguïté. Comme ce critère est également valable pour la plupart des autres Phyllostomidés (seul *Ardops* échappe à la règle, et parfois *Monophyllus* lorsqu'il vole en milieu ouvert), l'identification spécifique nécessite obligatoirement l'analyse informatique. La diagnose au sein de ce groupe repose en effet sur des critères qui demandent :

- 1) la numérotation du composant concentrant la FME (Fig. 9) ;
- 2) des mesures précises sur ce composant, impliquant notamment pour la FME des précautions particulières afin d'isoler les pics de densité spectrale des différents composants : la méthode est alors identique à celle utilisée pour les Oreillardes européens (BARATAUD 2012).

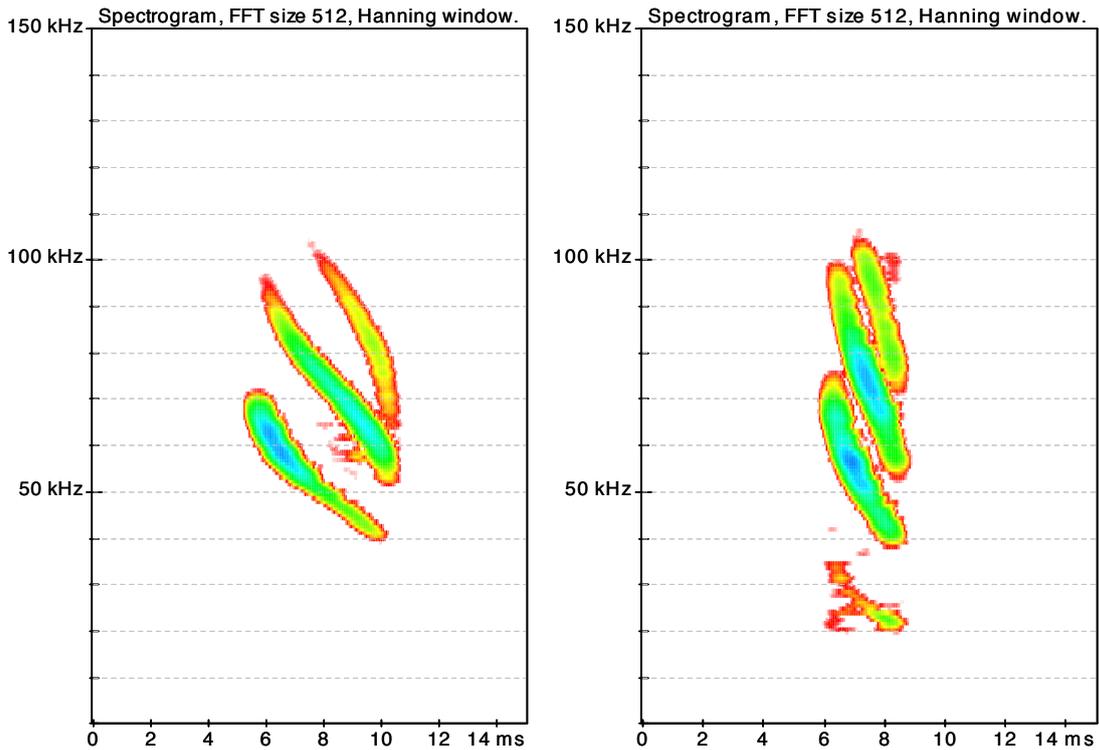
Chez *A. jamaicensis*, la FME peut, selon les circonstances de vol, se concentrer sur le fondamental, sur H1 (cas le plus fréquent dans nos enregistrements en milieu semi ouvert), sur H2 ou sur H3 (Tableau 7). La mesure de la FME de H1 (que ce dernier concentre ou non l'énergie du signal) est souvent discriminante, se situant dans la plupart des cas entre 50 et 68 kHz (Fig. 33) ; le recouvrement avec d'autres espèces est faible à nul, le cas le plus complexe provenant des populations guadeloupéennes de *S. angeli*.

La séquence « *A-jamaicensis\_Martinique\_M-Barataud\_2011* » correspond à une phase de vol en sous-bois clair. Le timbre est nasillard, l'amorce explosive.

Séquence *A-jamaicensis\_Martinique\_M-Barataud\_2011* ; flight in clear underwood. Nasal timbre, explosive start.

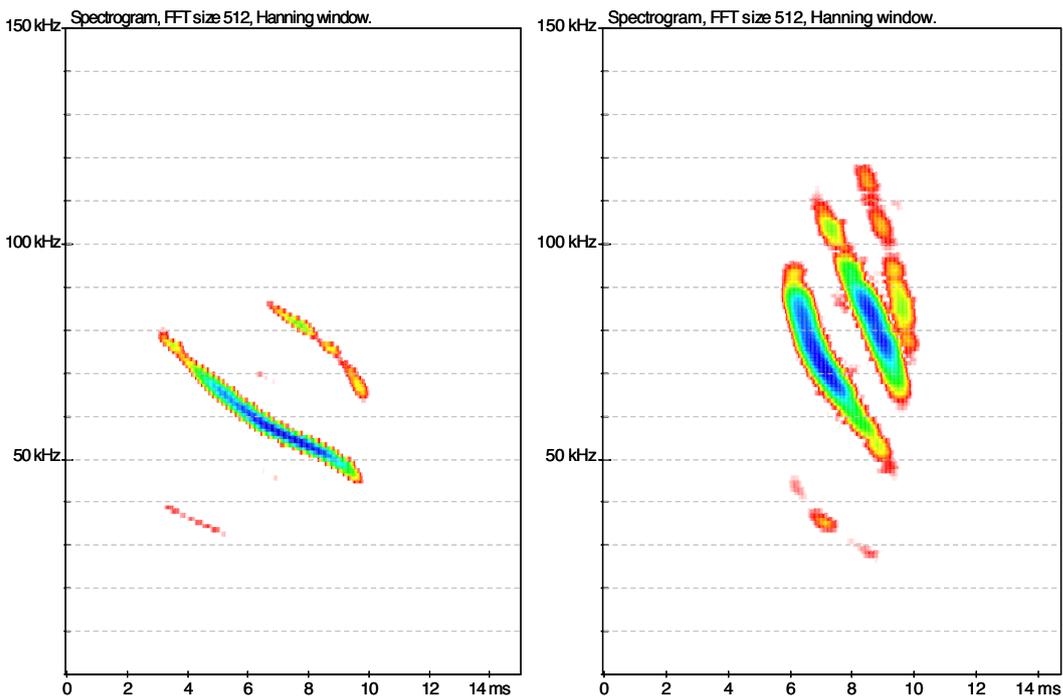
### STURNIRA ANGELI (PHYLLOSTOMIDAE)

Ce taxon affiche une nette variabilité acoustique entre les deux îles ; chez les individus de Guadeloupe les FME de H1 sont nettement plus basses et les durées (à circonstances de vol équivalentes) sont plus longues (Fig. 31 et Fig 32). De telles différences posent question face à l'unicité taxonomique des Sturnires de Guadeloupe et de Martinique proposée par VELAZCO & PATTERSON (2013). L'appartenance des deux populations insulaires à une même espèce est à confirmer, mais une hypothèse originale pourrait expliquer cette différence de niche acoustique, qu'elle soit en concordance ou non avec une différence taxonomique. La Figure 33 reporte les mesures de la FME de l'harmonique contenant habituellement le plus d'énergie (seul critère de différenciation interspécifique fiable apparaissant selon nos résultats) pour plusieurs Phyllostomidés présents en Guadeloupe et proches acoustiquement. Les valeurs des signaux mesurés sur les Sturnires de Martinique ont été ajoutées pour comparaison. Nous constatons que si les Sturnires de Guadeloupe émettaient comme celles de Martinique, elles seraient alors en recouvrement avec *C. improvisum* (absent en Martinique). Le déplacement de niche acoustique entre espèces (voire entre individus d'une même espèce appartenant à des populations ou des sexes différents) est un phénomène relevé dans plusieurs ensembles de faunes chiroptérologiques (BARATAUD ET AL. 2013 ; BARTONICKA ET AL. 2007 ; FURNUSKOVA ET AL. 2014 ; OUVARD en préparation). Il est supposé éviter la compétition pour une même ressource ou un même micro habitat, ou encore éviter un brouillage acoustique engendré par un recouvrement structure/fréquences. Il pourrait être sélectionné facilement et rapidement dans une population, puisque des exemples montrent que des circonstances locales et ponctuelles de compétition peuvent entraîner un déplacement fréquentiel temporaire de la part d'individus d'une



**Figure 30 :** *A. jamaicensis* : signaux sonar pratiqués lors des phases de vol soit en sous-bois clair (à gauche), soit en sous-bois dense ou approche d'obstacles (à droite).

**Figure 30:** *A. jamaicensis*: sonar signal emitted in clear underwood (left), versus in clutter or in approach phase (right).

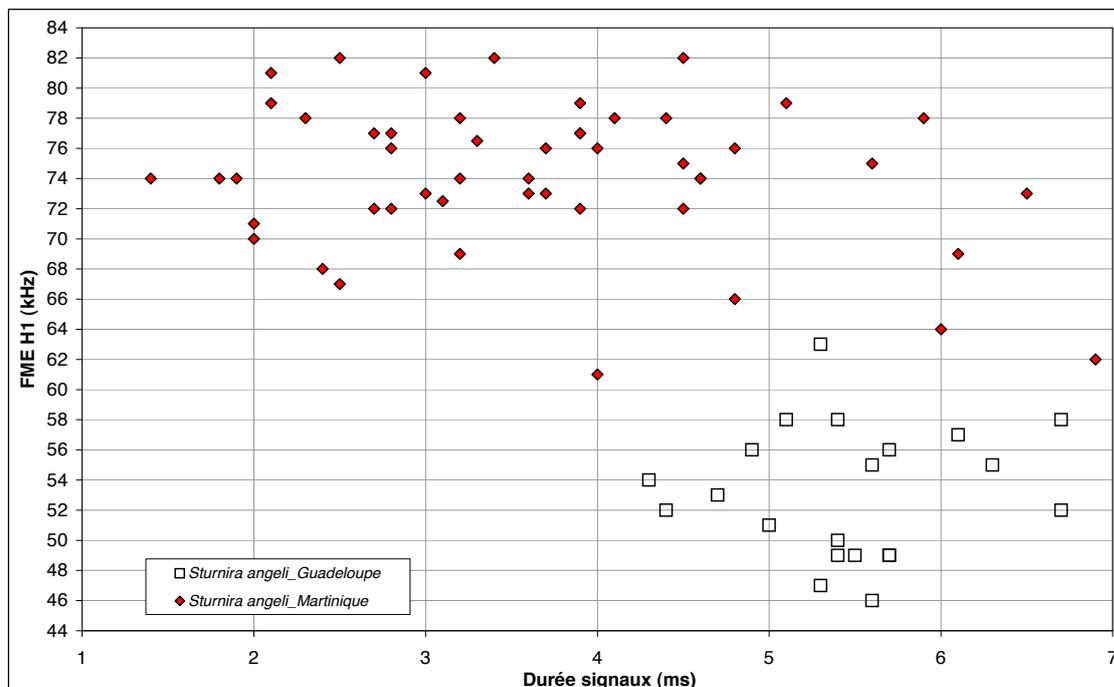


**Figure 31 :** *Sturnira angeli* : signaux sonar pratiqués lors des phases de vol en sous-bois par un individu de Guadeloupe (à gauche), et par un individu de Martinique (à droite).

**Figure 31:** *Sturnira angeli*: sonar signal emitted underwood by an individual from Guadeloupe (left), and by an individual from Martinique (right).

espèce à large répartition (OUVRARD en préparation) ; à l'opposé, en l'absence de compétition acoustique, une espèce peut s'étaler sur une amplitude fréquentielle exceptionnellement large (BARATAUD & GIOSA 2013B). Selon cette hypothèse, les *Sturnira* de Guadeloupe auraient « migré » vers une gamme fréquentielle plus basse sous pression de la présence du Chiroderme, pour occuper une niche acoustique libre (les signaux

d'*Artibeus* présents dans cette gamme correspondent à un comportement ponctuel de vol en milieu ouvert, alors que *Sturnira* est une espèce de sous-bois dense: c'est donc sur cette seule base que repose actuellement la diagnose de ces deux espèces en Guadeloupe). Des enregistrements supplémentaires sur les *Sturnira* de Guadeloupe seraient nécessaires pour mieux apprécier l'étendue de leur variabilité acoustique.



**Figure 32** : distribution des valeurs (X = durée des signaux; Y = Fréquence du Maximum d'Énergie de H1) mesurées sur les signaux de *Sturnira angeli*, avec comparaison entre Guadeloupe et Martinique.

**Figure 32**: Scatter diagram (X = D; Y = FME of H2) of reference data points from signals of *Sturnira angeli*, with comparison between individuals from Guadeloupe and Martinique.

Les séquences « [S-angeli\\_Guadeloupe\\_M-Barataud\\_2007](#) » et « [S-angeli\\_Martinique\\_M-Barataud\\_2011](#) » correspondent toutes deux à une phase de vol en sous-bois clair. Le timbre est nasillard, l'amorce explosive.

Sequences « [S-angeli\\_Guadeloupe\\_M-Barataud\\_2007](#) » and « [S-angeli\\_Martinique\\_M-Barataud\\_2011](#) »; flight in clear underwood. Nasal timbre, explosive start.

La séquence « [C-improvisum\\_Guadeloupe\\_M-Barataud\\_2007](#) » reproduit l'essentiel des deux phases de vol enregistrées. Le timbre est nasillard, l'amorce explosive.

Sequence « [C-improvisum\\_Guadeloupe\\_M-Barataud\\_2007](#) »; first part: in clutter after release; second part: along a wide lane underwood. Nasal timbre, explosive start.

### **CHIRODERMA IMPROVISUM (PHYLLOSTOMIDAE)**

Cette espèce est la moins connue acoustiquement, avec seulement deux séquences récoltées lors du relâcher dans un large chemin forestier d'un individu capturé en 2007 à Sofaia (Basse-Terre). Par chance, les deux séquences récoltées correspondent à des comportements très différents. Dans une première phase de repérage spatial l'animal émet des signaux très courts sans doute typiques de ce qu'il produit en sous-bois dense; la durée des signaux ( $2,5 \pm 0,4$  ms) et des intervalles ( $56,1 \pm 31,9$  kHz) est courte, la FME ( $79,9 \pm 2,5$  kHz) porte sur H3. Puis quelques secondes plus tard l'individu repasse en volant le long du couloir forestier; les signaux correspondent alors à du transit en milieu plus ouvert; la durée des signaux ( $4,7 \pm 0,6$  ms) et des intervalles ( $154,3 \pm 39,9$  kHz) est plus longue, la FME, un peu plus basse ( $76 \pm 4,3$  kHz), porte cependant toujours sur H3 (**Fig. 34**). Cette dernière caractéristique semble donc constante chez le Chiroderme; si de nouveaux enregistrements venaient le confirmer, ce critère constituerait l'élément central de diagnose pour ce taxon.

Les deux comportements de vol apparaissent de manière bien séparée dans la **Figure 33**, l'ensemble donnant sans doute une représentation assez correcte de la distribution générale des valeurs dans toutes les circonstances de vol; il est hautement probable que le hiatus séparant les deux comportements serait comblé avec un matériel sonore plus complet.

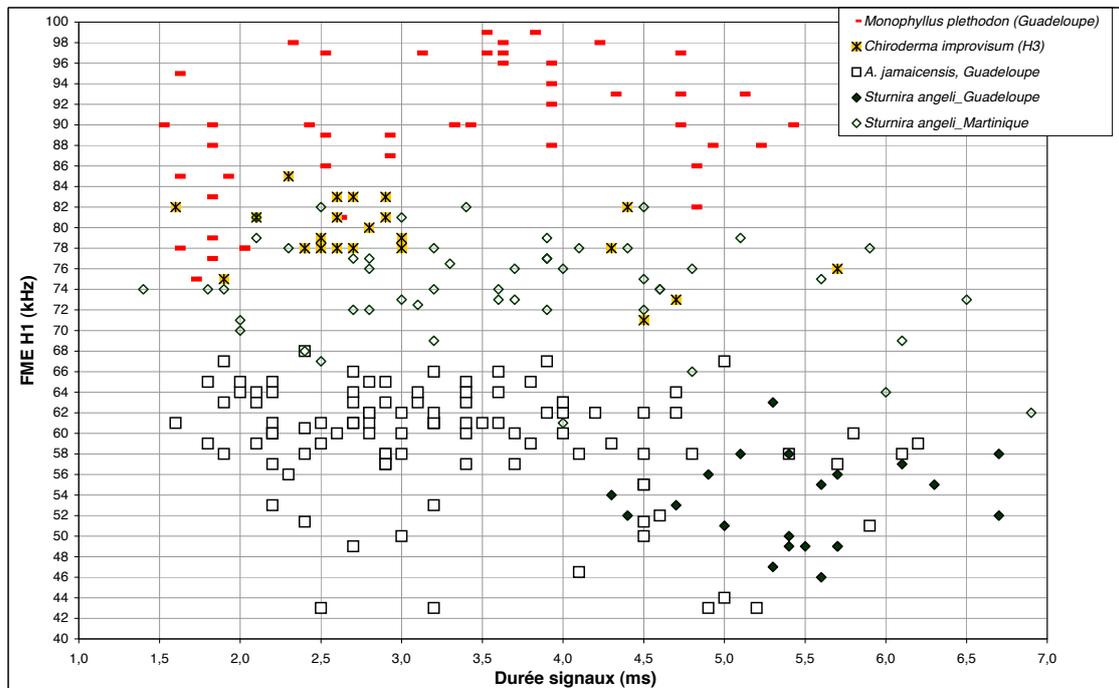


*Chiroderma improvisum* (ph. M. Barataud)

**MONOPHYLLUS PLETHODON (PHYLLOSTOMIDAE)**

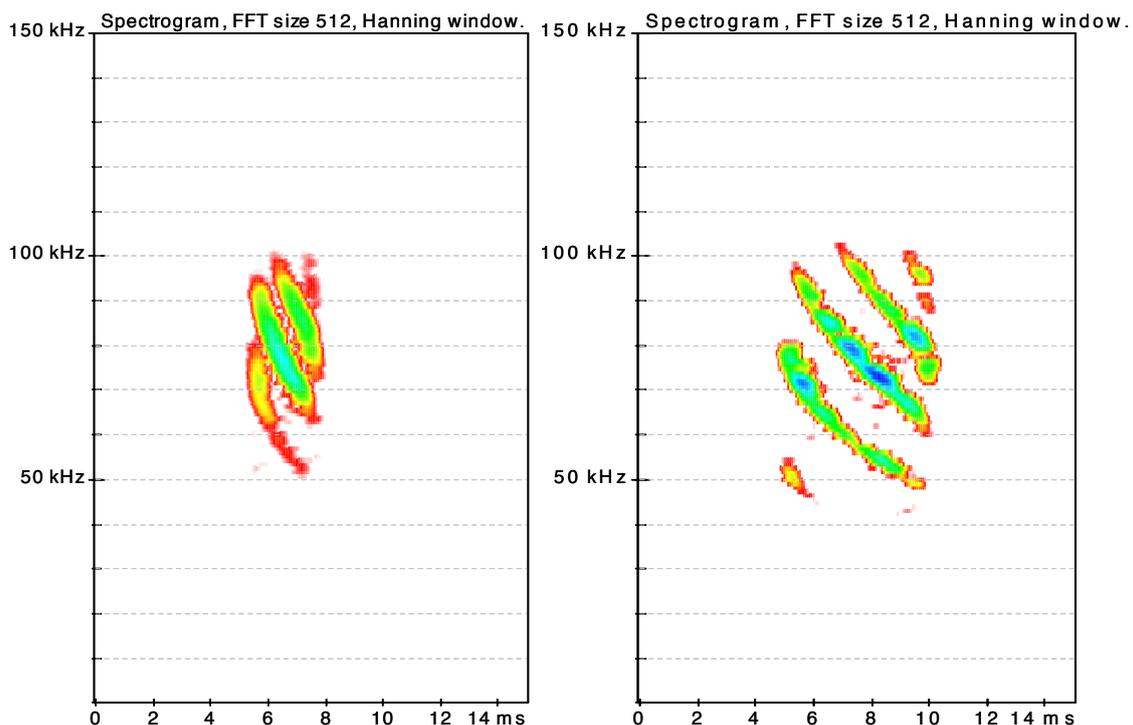
Le Monophylle produit des émissions sonar hautes fréquences, y compris lorsque la FME est concentrée sur le fondamental car ce dernier est très élevé avec une FME moyenne de presque 60 kHz (Tableau 7). Selon la densité en obstacles du milieu de vol, les

signaux varient beaucoup en durée et en répartition de l'énergie (Fig. 35). La courbure convexe des différents composants, presque toujours bien visible sur spectrogramme, peut parfois entraîner une confusion possible sur des séquences de mauvaise qualité avec les signaux d'*A. nichollsi*, mais le croisement des mesures



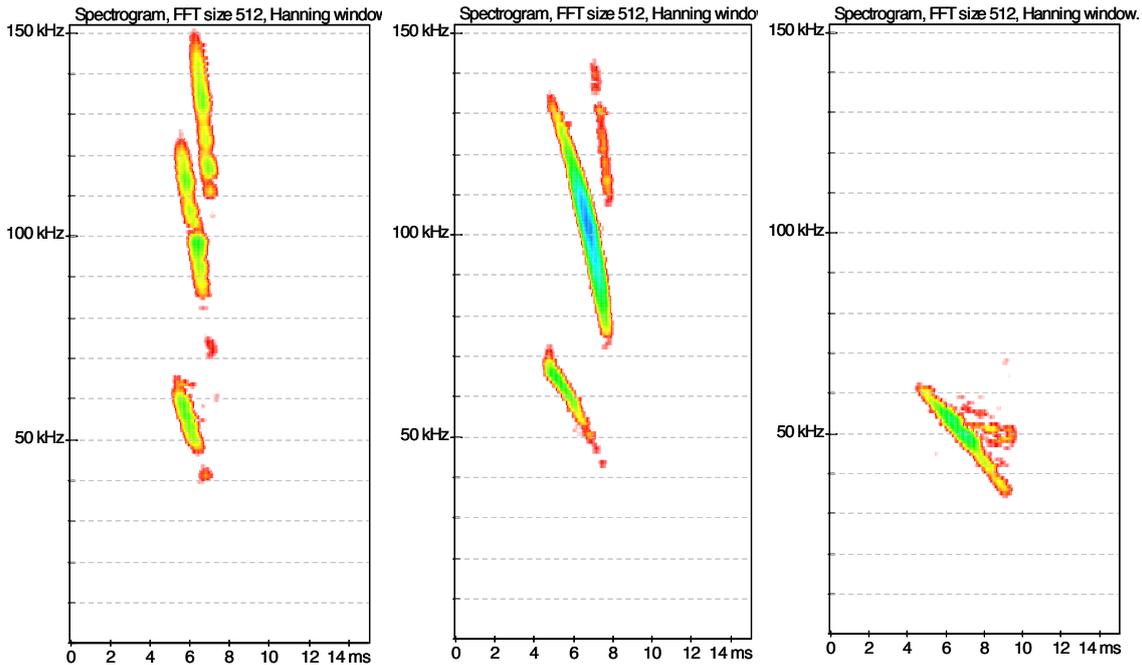
**Figure 33 :** distribution des valeurs (X = durée des signaux ; Y = Fréquence du Maximum d'Énergie) mesurées pour quatre espèces de Phyllostomidés sur les signaux émis dans toutes circonstances de vol ; la FME est mesurée sur l'harmonique qui la concentre généralement : H3 pour *C. improvisum* et H1 pour les autres espèces.

**Figure 33:** Scatter diagram (X = D; Y = FME) of reference data points from signals of four Phyllostomidae species (all flight circumstances); FME is measured on stronger harmonic: H4 for *C. improvisum* et H2 for other species.



**Figure 34 :** *Chiroderma improvisum* : signaux sonar pratiqués lors des phases de vol de repérage actif en sous-bois (à gauche ; seuls H2, H3 et H4 sont visibles) et de transit en allée forestière (à droite ; H1 et H5 apparaissent en plus).

**Figure 34:** *Chiroderma improvisum*: sonar signals emitted underwood (left; only H3, H4 and H5 visible) and along forest lane (right; H2 et H6 appear).



**Figure 35 :** *Monophyllus plethodon* : signaux sonar pratiqués, de gauche à droite : en sous-bois très dense (FM linéaire ; le fondamental – ici encore visible – peut être absent) ; en sous-bois peu dense (FM convexe ; la FME, ici sur H1, peut aussi être équilibrée entre fond. et H1, voire porter sur le premier) ; en sous-bois clair ou en milieu ouvert (FM faiblement convexe, parfois sigmoïde ; seul le fondamental peut être marqué comme ici).

**Figure 35:** *Monophyllus plethodon*: sonar signals emitted, from left to right: in high cluttered underwood (linear FM; H1 – here still visible – may be absent); in less cluttered underwood (convex FM; FME, here on H2, may be on both H1 and H2, or sometimes on H1); in clearing or in the open (slight convex FM, sometimes sigmoid; only H1 may appear as illustrated here).

de fréquence initiale et de largeur de bande permet de conclure en faveur de *M. plethodon* lorsque ces deux variables sont respectivement inférieures à 80 et 45 kHz (Fig. 36). Même en sous-bois les signaux longs à FME sur le fondamental sont fréquents, cette espèce très manoeuvrable au vol assez lent considérant le milieu de vol comme ouvert dès lors que quelques mètres libres d'obstacles s'ouvrent dans son axe de déplacement.

La séquence « *M-plethodon Guadeloupe M-Barataud 2011* » illustre deux comportements de vol parmi les plus fréquents : dans un premier temps l'individu vole près du feuillage (signaux courts, FME sur H1), puis traverse une zone de sous-bois dégagé (signaux plus longs, FME sur fondamental). Le timbre est nasillard (moins audible sur les signaux les plus longs), l'amorce est explosive (surtout sur les signaux courts).

Sequence « *M-plethodon Guadeloupe M-Barataud 2011* »; two common flight behaviour: near foliage (short signals, FME on H2), then in a clearing (longer duration, FME on H1). Nasal timbre (less audible on longer signals), explosive start (mainly on short signals).

#### **ARDOPS NICHOLLSI (PHYLLOSTOMIDAE)**

Cette espèce est la seule parmi les Phyllostomidés des Antilles Françaises à ne pas utiliser de signaux FM concaves à timbre nasillard. Ses FM convexes à timbre sifflé, où seul le fondamental apparaît clairement avec une grande largeur de bande, sont très caractéristiques (Fig. 37). Si on y ajoute le critère auditif du claquement final, cette espèce est toujours identifiable de manière certaine, y compris en direct sur le terrain.

Lorsque la qualité de la séquence est trop mauvaise pour apprécier les critères auditifs (bruit de fond important par exemple), la mesure des signaux les mieux marqués permet de le distinguer de *M. plethodon*, autre espèce utilisant des FM convexes (Fig. 36).

La séquence « *A-nichollsi Martinique M-Barataud 2011* » reproduit une bonne part de la variabilité comportementale avec des signaux courts d'approche et des signaux plus longs à récurrence plus faible ; dans tous les cas le timbre reste sifflé avec un claquement final clairement audible.

Sequence « *A-nichollsi Martinique M-Barataud 2011* »; acoustic behaviour variability is illustrated through short signals of approach phase and longer signals with lower pulse rate in more open habitat; in all cases the timbre remains whistled, with a well marked final whack.



*Ardops nichollsi* (ph. M. Barataud)

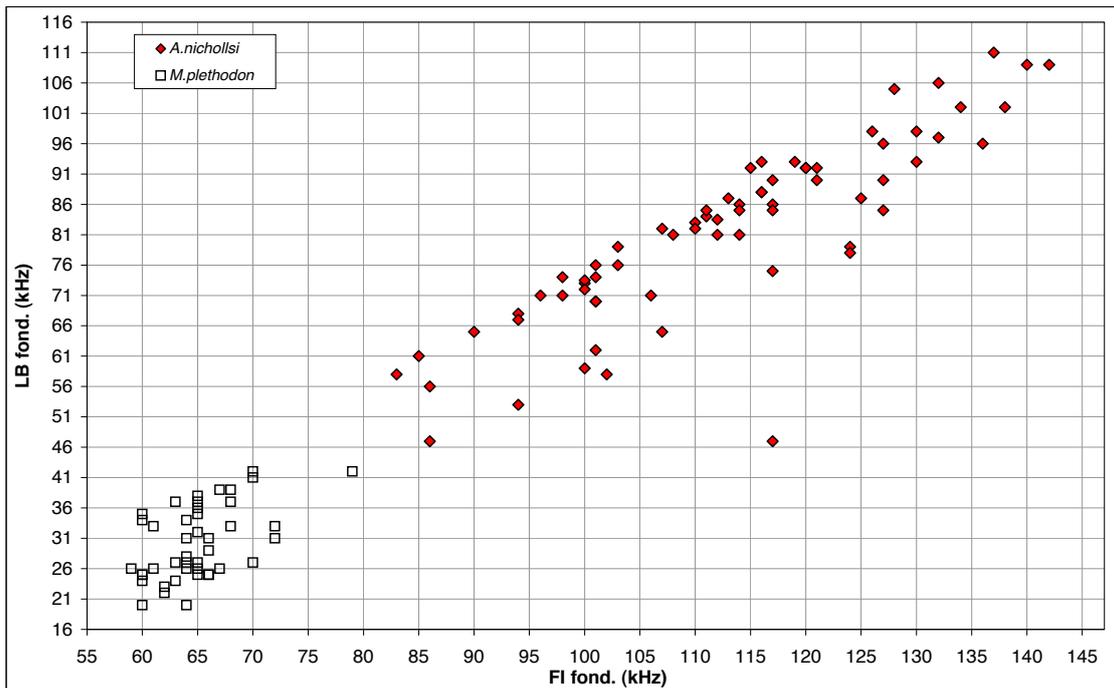


Figure 36 : Distribution des valeurs (X = Fréquence Initiale ; Y = Largeur de Bande) mesurées sur les signaux (fondamental) en sous-bois de *M. plethodon* et *A. nicholli*.

Figure 36: Scatter diagram (X = initial frequency ; Y = BW) of reference data points from signals (H1) emitted underwood by *M. plethodon* and *A. nicholli*.

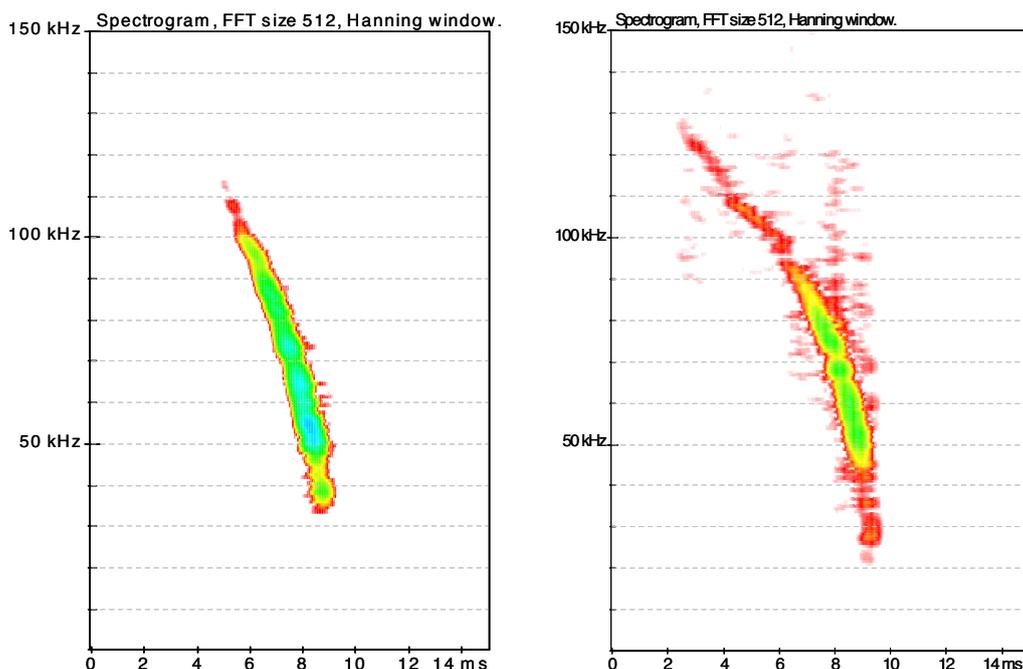


Figure 37 : *Ardops nicholli* : de gauche à droite, signaux sonar pratiqués en sous-bois plus ou moins dense ; la durée et la largeur de bande varient, mais la courbure reste convexe et la FME reste sur le fondamental.

Figure 37: *Ardops nicholli*: from left to right, sonar emitted in more or less cluttered underwood; duration and bandwidth can vary, but curves remain convex and FME is always on H1.

## CLÉ D'IDENTIFICATION DES ESPÈCES DE GUADELOUPE

Cette clé organise sous une forme dichotomique les critères auditifs et informatiques principaux pour identifier une séquence en expansion de temps x 10.

Les critères en hétérodyne ne sont pas abordés car ils relèvent de la distinction classique entre grands types de structures (QFC & FM aplanie *versus* FM) déjà décrits en détail par ailleurs (BARATAUD 2012).

Tout résumé étant réducteur, il est impératif de vérifier, en complément, l'ensemble des critères développés dans les parties concernant les types de structures et les monographies spécifiques (descriptifs, distribution des valeurs mesurées, spectrogrammes...).

1. Signal comprenant **au moins une partie QFC** : ..... 3 à 5
2. Signal **sans partie QFC** : ..... 6
3. Structure **QFC** (LB < 5 kHz) ; FME sur fondamental :
  - a. Alternance de signaux décalés (env. 5 kHz) en fréquence, FME 29 à 47 kHz, forme souvent convexe, parfois linéaire ou concave.....*Molossus molossus*
  - b. Pas d'alternance de fréquences, FME 19 à 31 kHz, forme linéaire ou concave ..... *Tadarida brasiliensis*
  - c. Pas d'alternance de fréquences, FME 24,5 à 26,5 kHz, forme concave, QFC rares (vol élevé) ..... *Eptesicus guadeloupensis*
4. Structure **FM aplanie** ou **FM/QFC** (LB > 5 kHz) ; FME sur fondamental :
  - a. FT < 22 kHz, FME 21 à 29 kHz ..... *Brachyphylla cavernarum*<sup>1</sup>
  - b. FT > 22 kHz, FME 24,5 à 33 kHz, croisière et approche..... *E. guadeloupensis*
  - c. FME 27 à 38 kHz, approche seule..... *Tadarida brasiliensis*
  - d. FME 30 à 51 kHz, approche seule ..... *Molossus molossus*
5. Structure **(Q)FC/FM** ou **QFC/FM aplanie** :
  - a. Timbre sifflé, FME (fondamental) de la partie QFC < 50 kHz (si > 50 kHz : durée < 3 ms) ... *Molossus molossus*
  - b. Timbre sifflé, FME (fondamental) de la partie FC > 52 kHz, durée > 3 ms .....*Noctilio leporinus*
  - c. Timbre bitonal, FME (H1) de la partie QFC 67 à 74 kHz ; parfois structure QFC/FM aplanie..... *Pteronotus davyi*
6. Structure **FM ; timbre sifflé** : .....8 à 10
7. Structure **FM ; timbre nasillard** : ..... 11 à 15
8. **FM** à courbure concave, FME sur fondamental 48 à 61 kHz, amorce explosive.....*Myotis dominicensis*
9. **FM** à courbure linéaire :
  - a. FME H1 > 105 kHz, « becs » en début et/ou fin de fondamental et/ou H1, amorce progressive..... *Natalus stramineus*
  - b. FME H1 < 105 kHz, pas de « becs » en début et/ou fin de composants, amorce explosive.....*Monophyllus plethodon*<sup>2</sup>
10. **FM** à courbure convexe :
  - a. FI fondamental > 82 kHz, LB > 46 kHz, claquement final.....*Ardops nichollsi*
  - b. FI fondamental < 80 kHz, LB < 43 kHz, amorce explosive..... *Monophyllus plethodon*<sup>2</sup>
11. **FM** à courbure linéaire :
  - a. FME H1 < 105 kHz, pas de « becs » en début et/ou fin de composants, amorce explosive.....*Monophyllus plethodon*<sup>2</sup>
12. **FM** à courbure convexe :
  - a. FI fondamental < 80 kHz, LB < 43 kHz, amorce explosive.....*Monophyllus plethodon*<sup>2</sup>
13. **FM** à courbure concave, FME sur fondamental (milieu ouvert ou lisière) :
  - a. Durée > 5 ms, LB fond. > 14 kHz ..... *Brachyphylla cavernarum*
  - b. Durée < 5 ms, LB fond. < 18 kHz ..... *Artibeus jamaicensis*
14. **FM** à courbure concave, FME sur H1 :
  - a. FME H1 51 à 68 kHz, durée 1,5 à 4 ms ..... *Artibeus jamaicensis*
  - b. FME H1 43 à 51 kHz, milieu ouvert.....*A. jamaicensis*
  - c. FME H1 43 à 51 kHz, sous-bois ..... *B. cavernarum probable* (léger recouvrement avec *A. jamaicensis*)
  - d. FME H1 46 à 63 kHz, durée > 4 ms, sous-bois dense ..... *Sturnira angeli*
  - e. FME H1 46 à 63 kHz, durée > 4 ms, milieu + ouvert.....*A. jamaicensis* / *S. angeli*
15. **FM** à courbure concave, FME sur H3 75 à 85 kHz ..... *Chiroderma improvisum*

<sup>1</sup> *Brachyphylla cavernarum* apparaît dans les deux types de structures et de timbre car ses signaux en milieu ouvert ont une faible largeur de bande se rapprochant visuellement de la FM aplanie, avec une sonorité chaude (due aux basses fréquences) pouvant être confondue avec un timbre sifflé.

<sup>2</sup> *Monophyllus plethodon* apparaît dans les deux types de sonorité car les hautes fréquences utilisées par cette espèce (lorsque la FME est sur H1) rendent difficiles l'appréciation du timbre nasillard ; par ailleurs les signaux en milieu plus ouvert (FME sur fondamental) ont une sonorité d'autant plus proche du timbre sifflé que H1 est peu intense.

## CLÉ D'IDENTIFICATION DES ESPÈCES DE MARTINIQUE

Cette clé organise sous une forme dichotomique les critères auditifs et informatiques principaux pour identifier une séquence en expansion de temps x 10.

Les critères en hétérodyne ne sont pas abordés car ils relèvent de la distinction classique entre grands types de structures (QFC & FM aplanie *versus* FM) déjà décrits en détail par ailleurs (BARATAUD 2012).

Tout résumé étant réducteur, il est impératif de vérifier l'ensemble des critères développés dans les parties concernant les types de structures et les monographies spécifiques (descriptifs, distribution des valeurs mesurées, spectrogrammes...).

1. Signal comprenant **au moins une partie QFC** : ..... 3 à 5
2. Signal **sans partie QFC** : ..... 6
3. Structure **QFC** (LB < 5 kHz) ; FME sur fondamental :
  - a. Alternance de signaux décalés (env. 5 kHz) en fréquence, FME 29 à 47 kHz, forme souvent convexe, parfois linéaire ou concave.....*Molossus molossus*
  - b. Pas d'alternance de fréquences, FME 19 à 31 kHz, forme linéaire ou concave ..... *Tadarida brasiliensis*
4. Structure **FM aplanie** ou **FM/QFC** (LB > 5 kHz) ; FME sur fondamental :
  - a. FT < 22 kHz, FME 21 à 29 kHz, croisière..... *Brachyphylla cavernarum*<sup>1</sup>
  - b. FME 27 à 38 kHz, approche seule ..... *Tadarida brasiliensis*
  - c. FME 30 à 51 kHz, approche seule.....*Molossus molossus*
5. Structure **(Q)FC/FM** ou **QFC/FM aplanie** :
  - a. **Timbre sifflé**, FME (fondamental) de la partie QFC < 50 kHz (si > 50 kHz : durée < 3 ms).....*Molossus molossus*
  - b. **Timbre sifflé**, FME (fondamental) de la partie FC > 52 kHz, durée > 3 ms .....*Noctilio leporinus*
  - c. Timbre bitonal, FME (H1) de la partie QFC 67 à 74 kHz ; parfois structure QFC/FM aplanie.....*Pteronotus davayi*
6. Structure **FM ; timbre sifflé** : ..... 8 à 10
7. Structure **FM ; timbre nasillard** : ..... 11 à 14
8. **FM** à courbure concave, FME sur fondamental 46 à 66 kHz, amorce explosive..... *Myotis martiniquensis*
9. **FM** à courbure linéaire :
  - a. FME H1 > 105 kHz, « becs » en début et/ou fin de fondamental et/ou H1, amorce progressive..... *Natalus stramineus*
  - b. FME H1 < 105 kHz, pas de « becs » en début et/ou fin de composants, amorce explosive.....*Monophyllus plethodon*<sup>2</sup>
10. **FM** à courbure convexe :
  - a. FI fondamental > 82 kHz, LB > 46 kHz, claquement final.....*Ardops nichollsi*
  - b. FI fondamental < 80 kHz, LB < 43 kHz, amorce explosive..... *Monophyllus plethodon*<sup>2</sup>
11. **FM** à courbure linéaire :
  - a. FME H1 < 105 kHz, pas de « becs » en début et/ou fin de composants, amorce explosive.....*Monophyllus plethodon*<sup>\*</sup>
12. **FM** à courbure convexe :
  - a. FI fondamental < 80 kHz, LB < 43 kHz, amorce explosive..... *Monophyllus plethodon*<sup>2</sup>
13. **FM** à courbure concave, FME sur fondamental (milieu ouvert ou lisière) :
  - a. Durée > 5 ms, LB fond. > 14 kHz ..... *Brachyphylla cavernarum*
  - b. Durée < 5 ms, LB fond. < 18 kHz ..... *Artibeus jamaicensis*
14. **FM** à courbure concave, FME sur H1 :
  - a. FME H1 52 à 68 kHz ..... *Artibeus jamaicensis*
  - b. FME H1 43 à 51 kHz, milieu ouvert.....*A. jamaicensis*
  - c. FME H1 43 à 51 kHz, sous-bois ..... *B. cavernarum* probable (léger recouvrement avec *A. jamaicensis*)
  - d. FME H1 > 68 kHz ..... *Sturnira angeli*

<sup>1</sup> *Brachyphylla cavernarum* apparaît dans les deux types de structures et de timbre car ses signaux en milieu ouvert ont une faible largeur de bande se rapprochant visuellement de la FM aplanie, avec une sonorité chaude (due aux basses fréquences) pouvant être confondue avec un timbre sifflé.

<sup>2</sup> *Monophyllus plethodon* apparaît dans les deux types de timbre car les hautes fréquences utilisées par cette espèce (lorsque la FME est sur H1) rendent difficiles l'appréciation du timbre nasillard ; par ailleurs les signaux en milieu plus ouvert (FME sur fondamental) ont une sonorité d'autant plus proche du timbre sifflé que H1 est peu intense.

## QUANTIFICATION DE L'ACTIVITÉ ACOUSTIQUE : COEFFICIENTS DE DÉTECTABILITÉ

Lors d'une étude basée sur des relevés acoustiques, il est possible de comptabiliser les contacts afin d'établir un indice d'activité pour chaque espèce identifiée (BARATAUD 2012). Cet exercice offre de nombreuses possibilités de diagnostic des habitats d'alimentation des chiroptères.

Chaque espèce cumule donc un nombre de contacts bruts, qui donne un indice d'activité brut lorsqu'il est mis en regard du temps d'écoute correspondant.

L'intensité des émissions sonar étant différente selon les espèces, cela biaise parfois considérablement la comparaison de leurs indices d'activité respectifs. Afin de pondérer cette disparité, nous avons élaboré un principe de coefficients de détectabilité, corrélé à la distance de perception de chaque espèce pour un observateur équipé d'un détecteur (tests effectués avec des détecteurs *Pettersson D980 et D1000X*). Chez beaucoup d'espèces l'énergie attribuée à un signal est variable selon le degré d'ouverture du milieu de vol, dans un but d'optimisation de la portée des signaux sonar ; une espèce donnée peut ainsi modifier son intensité à la source, sa fréquence et sa structure.

**Tableau 8** : liste des espèces de chiroptères des Antilles françaises classées par ordre croissant d'intensité d'émissions sonar, avec leur distance de détection (en mètres) et le coefficient de détectabilité qui en découle.

**Table 8**: list of West Indies bats, classified in increasing order of sonar intensity, with distance of detection (m) with a bat detector and corresponding detectability index.

Intensité d'émission	Espèces	distance détection (m)	coefficient détectabilité	Milieu de vol de référence
Très faible	<i>Natalus stamineus</i>	2	30,0	sous-bois dense
		4	15,0	sous-bois clair
	<i>Ardops nicholli</i>	3	20,0	sous-bois dense
		5	12,0	sous-bois clair
Faible	<i>Sturnira angeli</i>	3	20,0	sous-bois dense
		6	10,0	sous-bois clair
	<i>Chiroderma improvisum</i>	4	15,0	sous-bois dense
		6	10,0	sous-bois clair
	<i>Artibeus jamaicensis</i>	5	12,0	sous-bois dense
		8	7,5	sous-bois clair
	<i>Monophyllus plethodon</i>	3	20,0	sous-bois dense
10		6,0	sous-bois clair, lisière	
Moyenne	<i>Myotis dominicensis</i>	15	4,0	forêt tous types
	<i>Myotis martiniquensis</i>	15	4,0	forêt tous types
	<i>Pteronotus davyi</i>	15	4,0	forêt tous types
	<i>Noctilio leporinus</i>	20	3,0	milieux tous types
Forte	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	20	3,0	sous-bois dense
		40	1,5	sous-bois clair, lisière
	<i>Eptesicus guadeloupensis</i>	25	2,4	sous-bois dense
		50	1,2	sous-bois clair, lisière
	<i>Molossus molossus</i>	30	2,0	sous-bois dense
		60	1,0	sous-bois clair, lisière
Très forte	<i>Tadarida brasiliensis</i>	50	1,2	sous-bois dense
		100	0,6	sous-bois clair, lisière

Le **Tableau 8** présente des valeurs et une hiérarchie applicables en milieux forestiers de densité variable ; afin de simplifier l'application de ces coefficients, une simple dichotomie « sous-bois dense » et sous-bois clair » a été considérée comme un compromis correct. Les espèces à intensité moyenne des genres *Myotis* et *Pteronotus* évoluent en tous types de sous-bois mais en circulant toujours dans la strate intermédiaire la moins dense, ainsi leur intensité (aussi bien émise que perçue) varie très peu ; *N. leporinus* ne circule pas dans les sous-bois très encombrés. Les espèces ayant une intensité forte à très forte conservent en théorie leurs valeurs maximales de distance de détection car elles évoluent en quasi permanence au-dessus de la canopée, et leur détectabilité est sensée être peu variable pour un observateur, qu'il soit positionné en milieu ouvert ou en sous-bois. Cependant l'atténuation due à l'écran de la canopée est un facteur d'influence réel que nous avons tenté de prendre en compte, même s'il est variable selon le type et la densité du feuillage.

*Molossus molossus* a été choisi comme espèce « étalon » (coefficient = 1) en raison de sa grande ubiquité et de sa forte abondance d'activité, qui en font une bonne référence comparative. Ainsi l'activité pondérée de chaque espèce est exprimée comme si son intensité d'émission sonar était proche de celle de *M. molossus*.

Ces coefficients spécifiques sont appliqués lors de tout calcul d'indice d'activité selon la formule suivante (pour une espèce donnée dans des conditions de vol données) : (n. contacts bruts x coefficient de détectabilité) / temps d'écoute en heure = indice d'activité pondérée en n. de contacts / heure. Ce calcul est réalisé aussi bien pour comparer des espèces ou groupes d'espèces entre eux que pour comparer des types d'habitats (indice pondéré toutes espèces confondues) entre eux. Dans une étude acoustique sur les chiroptères, nous proposons ainsi de mentionner le nombre de contacts bruts de chaque espèce pour mémoire dans un tableau récapitulatif, mais d'utiliser les indices pondérés pour toute exploitation quantitative de l'activité (BARATAUD & GIOSSA 2014 ; BARATAUD ET AL. 2014).

## REMERCIEMENTS

Les missions d'étude ayant permis d'effectuer les enregistrements ont été soutenues financièrement par les DEAL Guadeloupe et Martinique, l'Europe (programme FEDER) et l'ONF Martinique. L'Association pour la Sauvegarde de la Faune des Antilles a assuré l'organisation et le cofinancement des missions 2007 et 2011 en Guadeloupe, et plusieurs de ses membres ont accompagné les relevés de terrain.

## BIBLIOGRAPHIE

- AHLEN, I. 1981. - Identification of Scandinavian bats by their sounds. *Swedish University Agriculture Sciences - Department Wildlife Ecology Rapport* 6, 58 pp.
- AHLEN, I. 1990. - Identification of bats in Flight. *Swedish Society Conservation Nature & Swedish Youth Association Environmental Studies & Conservation*, 50 pp.
- BARATAUD, M. 1992. - L'activité crépusculaire et nocturne de 18 espèces de chiroptères, révélée par marquage luminescent et suivi acoustique. *Le Rhinolophe* 9 : 23-58.
- BARATAUD, M. 1996. - Ballades dans l'in audible ; identification acoustique des chiroptères de France. *Sittelle, Mens.* 2 CD + livret 47 pp.
- BARATAUD, M. 2002. - Méthode d'identification acoustique des chiroptères de France. *Sittelle, Mens.* CD + livret 14 pp.
- BARATAUD, M. 2012. - *Écologie acoustique des chiroptères d'Europe. Identification des espèces, études de leurs habitats et comportements de chasse.* Biotope, Mèze & Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (collection Inventaires et biodiversité), 340 pp.
- BARATAUD, M. 2015. - *Acoustic ecology of European bats. Species identification, Study of their habitats and foraging behaviour.* Biotope, Mèze ; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (collection Inventaires et biodiversité), 340 p)
- BARATAUD, M. & S. GIOSA 2013A. - *Eptesicus guadeloupensis* : une espèce insulaire endémique en danger ? *Le Rhinolophe* 19 : 177 - 187. [http://ecologieacoustique.fr/?page\\_id=11](http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11)
- BARATAUD, M. & S. GIOSA 2013B. - Identification et écologie acoustique des chiroptères de La Réunion. *Le Rhinolophe* 19 : 147 - 175. [http://ecologieacoustique.fr/?page\\_id=11](http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11)
- BARATAUD, M. & S. GIOSA 2014. - Étude acoustique des chiroptères de Guadeloupe : activité nocturne et utilisation de l'habitat. *Le Vespère* 4 : 241-252.
- BARATAUD, M., S. GIOSA, G. ISSARTEL & J. JEMIN 2014. - Bio évaluation des forêts de Martinique par l'étude de l'activité des guildes de chiroptères. *Rapport final, SFEPM, Paris.* 68 pp. [http://ecologieacoustique.fr/?page\\_id=11](http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11)
- BARATAUD, M., F. LEBLANC & S. GIOSA 2007. - Étude acoustique des chiroptères de Guadeloupe ; mission de recherche L'ASFA, 21 février – 14 mars 2007. *Rapport* 16 pp. + annexes 55 pp.
- BARATAUD, M., S. GIOSA, F. LEBLANC, V. RUFFRAY, T. DISCA, L. TILLON, M. DELAVAL, A. HAQUART & M. DEWYNTER 2013. - Identification et écologie acoustique des chiroptères de Guyane Française. *Le Rhinolophe* 19 : 103 - 145. [http://ecologieacoustique.fr/?page\\_id=11](http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11)
- BARTONICKA, T., Z. REHÁK & J. GAISLER 2007. - Can pipistrelles, *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber, 1774) and *Pipistrellus pygmaeus* (Leach, 1825), foraging in a group, change parameters of their signals? *Journal of Zoology*. 272: 194–201.
- DE LA TORRE, L. & A. SCHWARTZ 1966. - New species of *Sturnira* (Chiroptera: *Phyllostomatidae*) from the islands of Guadeloupe and Saint Vincent, Lesser Antilles. *Proceedings Biology Society Washington*. 79: 297-303.
- FENTON, M.B. & G.P. BELL 1981. - Recognition of species of insectivorous bats by their echolocation calls. *Journal of Mammalogy* 62: 233-243.
- FENTON, M.B., S. BOUCHARD, M.J. VONHOF & J. ZIGOURIS 2001. - Time-expansion and zero-crossing period meter systems present significantly different views of echolocation calls of bats. *Journal of Mammalogy* 82(3): 721-727.
- FORNUSKOVÁ, A., E. J. PETIT, T. BARTONICKA, P. KANUCH, A. BUTET, Z. REHÁK & J. BRYJA 2014. - Strong matrilineal structure in common pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*) is associated with variability in echolocation calls. *Biological Journal of the Linnean Society*. 113: 1115–1125.
- GANNON, M. R., M.R. WILLIG & J. KNOX JONES 1989. - *Sturnira lilium*. American Society of Mammalogists. *Mammalian Species* 333: 5 pp.
- GILLAM, E. H. & G.F. MCCracken 2007. - Variability in the echolocation of *Tadarida brasiliensis*: effects of geography and local acoustic environment. *Animal Behaviour* 74: 277-286.
- GOULD, E. 1976. - Echolocation and communication. In: BAKER, R.J., J.K.Jr. JONES & D.C. CARTER (ed.). *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*. Part II. Special publications of the Museum Texas Tech University. *Texas Tech Press, Lubbock*. 13: 247-279.
- ISSARTEL, G. & F. LEBLANC 2004. - Contribution à l'inventaire des chiroptères de Martinique (mission mars 2004). *Rapport* 56 p. + annexes.
- ISSARTEL G., F. LEBLANC, S. VINCENT & P. FAVRE 2008. - Inventaire des chiroptères de Martinique (mission novembre 2006). *Rapport* 59 p.
- JENNINGS, N.V., S. PARSONS, K.E. BARLOW & M.L.R. GANNON 2004. - Echolocation calls and wing morphology of bats from the West Indies. *Acta Chiropterologica* 6(1): 75-90.
- JUNG, K., J. MOLINARI & E.K.V. KALKO 2014. - Driving Factors for the Evolution of Species-Specific Echolocation Call Design in New World Free-Tailed Bats (Molossidae). *PLoS ONE* 9(1): e85279. doi:10.1371/journal.pone.0085279.
- KALKO, E.K.V. & H.U. SCHNITZLER 1998. - Echolocation and foraging behavior of the lesser bulldog bat, *Noctilio albiventris*: preadaptations for piscivory? *Behavioural Ecology and Sociobiology* 42: 305-319.
- LARSEN, P.A., M.R. MARCHÁN RIVADENEIRA & R.J. BAKER 2010. - Natural hybridization generates mammalian lineage with species characteristics. *PNAS* 107 (25): 11447–11452.

- MILLER, L.A. & H.J. DEGN 1981.** - The acoustic behavior of four species of vespertilionid bats studied in the field. *Journal of Comparative Physiology* 142: 67-74.
- MORA, E. C., S. MACIAS, M. VATER, F. CORO & M. KÖSSL 2004.** - Specializations for aerial hawking in the echolocation system of *Molossus molossus* (*Molossidae*, *Chiroptera*). *Journal of Comparative Physiology A* 190: 561–574.
- MURRAY, K.L., E.R. BRITZKE & L.W. ROBBINS 2001.** - Variation in search-phase calls of bats. *Journal of Mammalogy* 82 (3): 728-737.
- NEUWEILER, G. 1989.** - Foraging ecology and audition in echolocating bats. *Trends Ecology Evolution* 4: 160-166.
- PARETO, BIOTOPE, IMPACT MER, ASCONIT 2010.** - *Grand Projet de Terminal à Conteneurs : État initial de l'environnement – Enjeux et perspectives environnementales*. 138 pages + annexes. Port autonome de la Guadeloupe. [http://cpdp.debatpublic.fr/cpdp-portguadeloupe/site/DOCS/ETUDES\\_MO/ETAT\\_INITIAL\\_ENVIRONNEMENT/PAG\\_ETAT\\_INITIAL\\_ENVIRONNEMENT\\_PDF](http://cpdp.debatpublic.fr/cpdp-portguadeloupe/site/DOCS/ETUDES_MO/ETAT_INITIAL_ENVIRONNEMENT/PAG_ETAT_INITIAL_ENVIRONNEMENT_PDF)
- PYE, J.D. 1980.** - Echolocation signals and echoes in air. In: BUSNEL R.G. & J.F. FISH (ed.). *Animal sonar systems*. Plenum Press, New York: 309-333.
- SCHNITZLER, H.U., E.K.V. KALKO, I. KAIPF & A.D. GRINNELL 1994.** - Echolocation and echolocation behavior of the greater bulldog bat, *Noctilio leporinus*, in the field. *Behavior Ecology Sociobiology* 35: 327-345.
- SCHULLER, G., K. BEUTER & R. RÜBSAMEN 1975.** - Dynamic Properties of the Compensation System for Doppler Shifts in the Bat, *Rhinolophus ferrumequinum*. *Journal of Comparative Physiology* 97: 113-125.
- SIEMERS, B.M., E.K.V. KALKO & H.U. SCHNITZLER 2001.** - Echolocation behavior and signal plasticity in the Neotropical bat *Myotis nigricans* (Schinz, 1821) (*Vespertilionidae*): a convergent case with European species of *Pipistrellus*. *Behaviour Ecology Sociobiology* 50: 317–328.
- SIEMERS, B.M., AND H.U. SCHNITZLER 2004.** - Echolocation signals reflect niche differentiation in five sympatric congeneric bat species. *Nature* 429: 657–661.
- SIMMONS, N.B. 2005.** - *Order Chiroptera*. Pp. 312-529 In: WILSON, D.E. & D.M REEDER eds. *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference, Third Edition, Volume 1*. Johns Hopkins University Press.
- SMOTHERMAN, M. & A. GUILLÉN SERVENT 2008.** - Doppler-shift compensation behavior by Wagner's mustached bat, *Pteronotus personatus*. *Journal Acoustic Sociology America* 123 (6): 4331-4339.
- STADELMANN, B., L.K. LIN, T.H. KUNZ & M. RUEDI 2007.** - Molecular phylogeny of New World *Myotis* (*Chiroptera*, *Vespertilionidae*) inferred from mitochondrial and nuclear DNA genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43: 32–48.
- VELAZCO, P.M., & B.D. PATTERSON 2013.** - Diversification of the Yellow-shouldered bats, *Genus Sturnira* (*Chiroptera*, *Phyllostomidae*), in the New World tropics. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 68: 683-698.
- WHITE, E. P. & S. D. GEHRT 2001.** - Effects of recordings media on echolocation data from broadband bat detectors. *Wildlife Society Bulletin* 29 (3): 97.