

Identification et écologie acoustique des chiroptères de Guyane française

Michel Barataud¹, Sylvie Giosa², Frédéric Leblanc³, Vincent Rufray⁴, Thierry Disca⁵, Laurent Tillon⁶, Marguerite Delaval⁷, Alexandre Haquart⁸ & Maël Dewynter⁹

¹ SFEPM; Colombeix, F-23400 Saint-Amand-Jartoudeix; courriel: michel.barataud1@orange.fr

² SFEPM; Colombeix, F-23400 Saint-Amand-Jartoudeix; courriel: sylvie.giosa@laposte.net

³ SFEPM; 8bis rue F. Chénieux, F-87000 Limoges; courriel: diclidurus.albus@wanadoo.fr

⁴ BIOTOPE Amazonie-Caraïbes, 30, Domaine de Montabo, lotissement Ribal, F-97300 Cayenne; courriel: vrufay@biotope.fr

⁵ BIOTOPE Méditerranée, 22 Bd Maréchal Foch, BP 58, F-34140 Mèze; courriel: tdisca@biotope.fr;

⁶ ONF DEDD Département Biodiversité, 2 avenue de Saint Mandé, F-75570 Paris Cedex 12; courriel: laurent.tillon@onf.fr

⁷ ONF DR Guyane, Réserve de Montabo, B.P. 7002, F-97307 Cayenne Cedex; courriel: marguerite.delaval@onf.fr

⁸ BIOTOPE Méditerranée, 22 Bd Maréchal Foch, BP 58, F-34140 Mèze; courriel: ahaquart@biotope.fr

⁹ BIOTOPE Amazonie-Caraïbes, 30, Domaine de Montabo, lotissement Ribal, F-97300 Cayenne; courriel: mael.dewynter@gmail.com

Abstract : Sonar signals and acoustic ecology of French Guiana bats. Since 2001, echolocation calls of 80 bat species of French Guiana, belonging to 8 families, have been recorded in time expansion mode and progressively added to a database. This paper gives an update on the development of methods for species-level identification based on auditory and computer-derived acoustic criteria. Noctilionidae, Thyropteridae, Furipteridae, Emballonuridae, Mormoopidae, Vespertilionidae and Molossidae families offer promising possibilities of reliable identification. Despite of large number of species and wide diversity in ecology, Phyllostomidae are acoustically homogeneous, which induces very low recognition performances in inventories with bat detectors for this family.

Keywords : acoustic identification, acoustic ecology, Chiroptera, French Guiana.

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 dans toutes les circonstances de vol en milieu naturel d'individus identifiés avec certitude), 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 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. Le principal enjeu pourtant reste bien d'appréhender la variabilité intraspécifique et les conditions qui amènent telle espèce à utiliser tel ou tel type de signal.

La subjectivité de l'analyse auditive est souvent décriée au sein de la communauté scientifique, pourtant certains critères sont faciles à apprécier et parfaitement

transmissibles d'un observateur à l'autre. L'analyse informatique n'est 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.

Une des principales difficultés rencontrées est donc celle de la variabilité acoustique intraspécifique, car elle entraîne 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 dis-

tance 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).

La Guyane compte 103 espèces de chiroptères (CATZEFLIS *et al.*, 2013; LARSEN *et al.*, 2012; CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 2001; SIMMONS & VOSS, 1998), auxquelles pourraient s'ajouter de nouveaux taxons issus de complexes récemment mis en évidence par des études génétiques (BORISENKO *et al.*, 2008; CLARE *et al.*, 2006). Or seulement 33 espèces avaient jusque-là fait l'objet d'une description acoustique s'inspirant de la méthode proposée ici (KIRSH & LEBLANC, 2003; LEBLANC, 2002, 2005).

Trois missions de recherche acoustique, organisées par la Direction Régionale de Guyane de l'Office National des Forêts (ONF), ont eu lieu dans la réserve biologique de Lucifer Dékou-Dékou en novembre 2006 (BARATAUD *et al.*, 2006), dans la réserve des Nouragues en novembre 2009 (BARATAUD & GIOSA, 2009) et sur la zone côtière nord-ouest en novembre 2011 (BARATAUD *et al.*, 2011). Les équipes comprenaient des spécialistes de l'identification morphologique (Groupe Chiroptères de Guyane et ONF) et de la bioacoustique (BIOTOPE; SFEPM: Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères). Des enregistrements ponctuels supplémentaires ont été réalisés à d'autres moments par quelques observateurs résidant sur place. L'objectif était de poursuivre l'étude du sonar des espèces présentes en Guyane, afin d'évaluer leurs possibilités d'identification grâce à un détecteur d'ultrasons. Les signaux exploitables récoltés lors des missions précédentes (KIRSH & LEBLANC, 2003; LEBLANC, 2002) ont été intégrés aux résultats présentés ici.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

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 lumineuses (Cyalume™) dans un contexte de forêt très dense, a parfois contraint les observateurs à se limiter aux signaux d'écholocation dans les premières dizaines de mètres après le relâcher (surtout pour les Phyllostomidés). Selon le nombre de captures, les espèces ont été relâchées dans plusieurs types d'habitats, du plus encombré au plus ouvert. Les Molossidés de haut vol étaient relâchés aux premières lueurs de l'aube, ce qui facilitait leur envol et un suivi visuel sur plusieurs centaines de mètres avec des enregistrements de longue durée. Le comportement de l'animal, son environnement et sa position par rapport aux obstacles les plus proches étaient notés au cours de l'enregistrement. De nom-

breuses séquences sonores ont également été réalisées «en aveugle»; ces enregistrements de plusieurs minutes apportent de nombreuses informations sur le comportement acoustique des chiroptères dans différentes circonstances de vol. Ils peuvent fournir des indices précieux pour une identification spécifique probable, par recoupement avec les observations visuelles simultanées et des données bibliographiques. C'est ainsi que plusieurs types acoustiques significativement différents ont été isolés au sein des familles peu aisées à capturer au filet (Emballonuridae, Molossidae), permettant de bonnes déductions grâce à une analyse comparée avec les espèces dûment identifiées.

Lors de la mission 2006, douze nuits d'enregistrements ont été réalisées grâce aux captures faites par Anya Cockle-Betian (COCKLE-BETIAN, 2006). En 2009, aux onze soirées de capture et d'enregistrements à Saut Pararé et près de la grotte du Tapir (Régina), se sont ajoutées six soirées d'enregistrements en aveugle sur cinq sites: Pointe Diamant (Rémire-Montjoly), réserve naturelle régionale Trésor (Roura), stade de Matoury, bord de l'Approuague et marais de Kaw (Régina); ces soirées ont permis de compléter la banque de données acoustiques sur des espèces identifiées au préalable en gîte ou dans des conditions d'observation visuelle (éclairage artificiel) éliminant tout risque de confusion. En 2011, onze soirées de capture associant enregistrements au relâché et en aveugle ont été réalisées: arrière plage de Simili et digue de Panato (Awala Yalimapo), rizières de Mana et crique gargoulette (Mana), Pripris de Yiyi (Sinnamary), Pont de Roura, carrefour de Belizon et crique Boulanger (Roura), lagune Concorde (Matoury), route de la Plage (Rémire-Montjoly).

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™), et des enregistreurs numériques sur carte (Edirol™) ou minidisc (Sharp™).

Pour chaque espèce, le maximum de séquences a été recueilli dans plusieurs circonstances de vol. Tous les signaux collectés (expansion x 10) ont fait l'objet de deux types d'analyse:

• analyse auditive:

- 1) pour chaque signal: les critères pris en compte sont: la structure (caractéristiques de l'évolution de la fréquence en fonction du temps), la sonorité, et la répartition de l'énergie au sein du signal (présence et emplacement d'un éventuel pic d'énergie audible);
- 2) 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.

• **analyse informatique** (logiciel BatSound, Pettersson Elektronik AB™; pour le détail des prises de mesures, voir BARATAUD, 2012):

- 1) pour chaque signal, les critères pris en compte sont : la durée totale 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 possible, afin d'obtenir des mesures précises de fréquence initiale (qui conditionne la largeur de bande et la durée);
- 2) 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'intervalles entre signaux, afin de pouvoir corréler ces dernières aux types de structures acoustiques.



Trachops cirrhosus équipé d'une capsule lumineuse (photo M. Barataud).

RÉSULTATS ET COMMENTAIRES

Espèces enregistrées

Partant du chiffre de 33 espèces enregistrées lors des missions de 2001 et 2003 effectuées par l'un d'entre nous (F. Leblanc), nous en étions à 56 espèces au terme de notre mission à Lucifer en 2006 et à 73 au terme de la mission 2009 (Saut Pararé et Kaw). *Natalus tumidirostris* a été enregistré en juillet 2010 à Kaw par l'un d'entre nous (V. Rufray), et *Lasiurus blossevillei* par Kévin Pineau en juin 2011. Lors de la mission 2011, cinq espèces ont été rajoutées (*Noctilio albiventris*, *Molossus rufus*, *Cynomops abrasus*, *C. pararus*, *C. planirostris*) et sept taxons ont été complétés ou confirmés (*Didelotus albus/scutatus*, *Noctilio leporinus*, *Pteronotus gymnonotus*, *Eptesicus chiriquinus*, *E. furinalis*, *Molossus barnesi*, *M. molossus*). Ainsi à l'heure actuelle ce sont 80 espèces qui ont fait l'objet d'une description acoustique plus ou moins complète (Tableau 1).

Description générale des types de sonar

Quelques exceptions mises à part, chaque famille affiche de nombreux points de convergences dans ses caractéristiques d'émissions acoustiques; il y a donc une cohérence forte entre la taxonomie et les structures de sonar; une présentation des types de signaux par catégorie taxonomique au niveau de la famille est donc opportune.

Tableau 1 : Liste des espèces de Guyane, avec, pour celles enregistrées, les nombres de signaux et de séquences analysés.

N. spp	Famille	Sous-famille	Espèces	N. sign.	N. séq.	N. enr.
1	Emballonuridae	Emballonurinae	<i>Centronycteris maximiliani</i> ?	20	3	1
1			<i>Cormura brevirostris</i>	81	4	1
1			<i>Cyttarops alecto</i> ?	11	1	1
1			<i>Diclidurus scuttatus</i>	73	10	1
1			<i>Diclidurus albus</i>			
1			<i>Diclidurus ingens</i> *	35	5	1
1			<i>Peropteryx kappleri</i> ?	20	4	1
1			<i>Peropteryx leucoptera</i> [▲]			
1			<i>Peropteryx macrotis</i>	37	3	1
1			<i>Peropteryx trinitatis</i>	15	1	1
1			<i>Rhynchonycteris naso</i>	60	9	1
1			<i>Saccopteryx bilineata</i>	41	2	1
1			<i>Saccopteryx canescens</i>	30	3	1
1			<i>Saccopteryx gymnura</i>	19	1	1
1			<i>Saccopteryx leptura</i>	52	3	1
1	Noctilionidae		<i>Noctilio albiventris</i>	34	11	1
1			<i>Noctilio leporinus</i>	75	19	1
1	Mormoopidae		<i>Pteronotus gymnonotus</i>	50	5	1
1			<i>Pteronotus</i> aff. <i>rubiginosus</i>	46	28	1
1			<i>Pteronotus personatus</i>	71	39	1
1	Phyllostomidae	Desmodontinae	<i>Desmodus rotundus</i>	30	9	1
1			<i>Diaemus youngi</i>	30	3	1
1		Glossophaginae	<i>Anoura caudifera</i>	12	1	1
1			<i>Anoura geoffroyi</i>	36	9	1
1			<i>Choeroniscus minor</i>	20	2	1
1			<i>Choeroniscus</i> cf. <i>godmani</i>	20	2	1
1			<i>Glossophaga soricina</i>	13	1	1
1			<i>Lichonycteris obscura</i> [▲]			
1			<i>Lionycteris spurrelli</i>	34	6	1
1			<i>Lonchophylla thomasi</i>	20	5	1
1		Phyllostominae	<i>Chrotopterus auritus</i> [▲]			
1			<i>Glyphonycteris daviesi</i>	11	2	1
1			<i>Glyphonycteris sylvestris</i> [▲]			
1			<i>Lampronnycteris brachyotis</i> [▲]			
1			<i>Lonchorhina inusitata</i>	50	13	1
1			<i>Macrophyllum macrophyllum</i> [▲]			
1			<i>Micronycteris brosetti</i>	10	1	1
1			<i>Micronycteris hirsuta</i> [▲]			
1			<i>Micronycteris</i> cf. <i>megalotis</i> [▲]			
1			<i>Micronycteris</i> cf. <i>microtis</i>	30	2	1
1			<i>Micronycteris minuta</i> [▲]			
1			<i>Micronycteris schmidtorum</i>	2	1	1
1			<i>Mimon bennettii</i> [▲]			
1			<i>Mimon crenulatum</i>	25	3	1
1			<i>Phylloderma stenops</i>	30	4	1
1			<i>Phyllostomus discolor</i>	26	2	1
1			<i>Phyllostomus elongatus</i>	30	3	1
1			<i>Phyllostomus hastatus</i>	26	3	1
1			<i>Phyllostomus latifolius</i>	30	2	1
1			<i>Lophostoma brasiliense</i> [▲]			
1			<i>Lophostoma carrikeri</i>	8	1	1
1			<i>Tonatia saurophila</i>	42	8	1
1			<i>Lophostoma schulzi</i>	8	1	1
1			<i>Lophostoma silvicolium</i>	25	2	1
1			<i>Trachops cirrhosus</i>	26	5	1
1			<i>Trinycteris nicefori</i>	17	2	1
1			<i>Vampyrum spectrum</i> [▲]			
1		Carolliinae	<i>Carollia brevicauda</i>	13	2	1
1			<i>Carollia perspicillata</i>	17	2	1
1			<i>Rhinophylla pumilio</i>	26	4	1

N. spp	Famille	Sous-famille	Espèces	N. sign.	N. séq.	N. enr.		
1	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Ametrida centurio</i>	17	3	1		
1			<i>Artibeus cinereus</i>	11	1	1		
1			<i>Artibeus concolor</i>	20	2	1		
1			<i>Artibeus gnomus</i>	30	3	1		
1			<i>Artibeus planirostris</i>	31	4	1		
1			<i>Artibeus lituratus</i>	33	2	1		
1			<i>Artibeus obscurus</i>	34	4	1		
1			<i>Chiroderma trinitatum</i>	23	3	1		
1			<i>Chiroderma villosum</i>	21	2	1		
1			<i>Ectophylla macconnelli</i> [▲]					
1			<i>Platyrrhinus brachycephalus</i>	13	1	1		
1			<i>Platyrrhinus fusciventris / incarum</i>	32	4	1		
1			<i>Sturnira lilium</i>	28	2	1		
1			<i>Sturnira tildae</i>	35	4	1		
1			<i>Uroderma bilobatum</i>	17	2	1		
1			<i>Vampyressa bidens</i> [▲]					
1			<i>Vampyressa brocki</i>	8	1	1		
1			<i>Vampyrodes caraccioti</i>	6	2	1		
1			Thyropteridae	Thyropterinae	<i>Thyroptera discifera</i>	15	1	1
1					<i>Thyroptera tricolor</i>	30	2	1
1	Furipteridae	Furipterinae	<i>Furipterus horrens</i>	30	7	1		
1	Natalidae	Natalinae	<i>Natalus tumidirostris</i>	15	1	1		
1	Vespertilionidae	Vespertilioninae	<i>Eptesicus chiriquinus</i>	55	4	1		
1			<i>Eptesicus furinalis</i>	47	11	1		
1			<i>Lasiurus atratus</i> [▲]					
1			<i>Lasiurus blossevillii</i>	50	4	1		
1			<i>Lasiurus ega</i> [▲]					
1			<i>Lasiurus egregius</i> [▲]					
1			<i>Myotis nigricans</i>	38	3	1		
1			<i>Myotis riparius</i>	83	9	1		
1	Molossidae	Molossinae	<i>Eumops auripendulus</i>	40	4	1		
1			<i>Eumops hansae</i> [▲]					
1			<i>Eumops maurus</i> [▲]					
1			<i>Cynomops abrasus</i>	42	5	1		
1			<i>Cynomops greenhalli</i> [▲]					
1			<i>Cynomops paranus</i>	40	2	1		
1			<i>Cynomops planirostris</i>	30	3	1		
1			<i>Molossus barnesi</i>	74	7	1		
1			<i>Molossus molossus</i>	41	5	1		
1			<i>Molossus rufus</i>	64	9	1		
1			<i>Molossus sinaloae</i> [▲]					
1			<i>Nyctinomops laticaudatus</i> [▲]					
1			<i>Promops centralis</i> ?	36	10	1		
103	TOTAL			2526	379	80		

Légende :

N. spp nombre d'espèces validées en Guyane

N.séq. nombres de séquences (= d'individus) analysées

N. enr. nombre de taxons enregistrés

spp ? enregistrements en aveugle, attribués à une espèce grâce aux données bibliographiques**spp *** espèce non identifiée en main, mais grâce à des observations visuelles fiables en gîte ou sur terrain de chassespp [▲] espèce non documentée acoustiquement

Famille des Emballonuridés

Les Emballonuridés montrent des convergences structurales fortes : le maximum d'énergie est porté par l'harmonique 1 (dans de rares cas *Rhynchonycteris naso* porte le maximum d'énergie sur son fondamental) et tous les signaux sont principalement composés d'une QFC, leur forme étant généralement convexe avec une FM ascendante initiale ou une FM descendante terminale, voire les deux (Tableau 2). Nos enregistrements peuvent être attribués à 13 taxons sur les 15 espèces recensées en Guyane. Six taxons (*Diclidurus* spp., *Cormura brevirostris*, *Saccopteryx bilineata* et *S. leptura*) alternent des signaux décalés en fréquence : deux fréquences (haut et bas) sont alternées de façon très régulière (Fig. 1), sauf pour *C. brevirostris* (Fig. 2) qui en alterne fréquemment trois. Les autres espèces n'utilisent qu'une seule fréquence (mono). A noter la tendance de quelques espèces « bitonales » à pratiquer de courtes phases en « mono », lors de vols de recherche passive ou de transit en milieu ouvert ; ce comportement peu fréquent a été enregistré chez *C. brevirostris* et *S. bilineata* ; pour cette dernière

espèce RATCLIFFE *et al.* (2011) notent également des circonstances d'utilisation non liées à la chasse active.

Aucun *Diclidurus* n'a pu être capturé ; les enregistrements sont couplés avec l'observation directe d'individus en chasse près des éclairages artificiels, très reconnaissables à leur pelage blanc. *D. ingens* a pu être identifié grâce à sa grande taille et ses fréquences très basses. Les autres signaux situés dans la gamme de FME (type bas) allant de 24,7 à 29,4 kHz ne correspondent qu'à une seule espèce (un même individu pouvant couvrir toute cette gamme de fréquences), mais il fût impossible de juger sur le terrain si la taille correspondait à *D. scutatus* ou *D. albus*. Les mesures indiquées dans la bibliographie (JUNG *et al.*, 2007 ; KALKO, 1995) indiquent pour *D. albus* respectivement une moyenne de $23,5 \pm 0,3$ kHz et 24,3 kHz (22,5 à 26,7) au Panama et au Costa Rica, alors qu'ici la moyenne est de 26,5 kHz ; la grande majorité des individus (minimum 10 sur 5 sites) enregistrés était centrée sur cette fréquence, descendant ou montant parfois respectivement sur 24,7 kHz ou 27,8 kHz.

Les données attribuées à *Centronycteris maximiliani*, *Cyttarops alecto* et *Peropteryx kappleri* relèvent d'un

Tableau 2 : Liste des Emballonuridés enregistrés, avec caractéristiques acoustiques principales ; les trois espèces suivies d'un point d'interrogation sont supposées correspondre aux enregistrements effectués en aveugle, sur la base de données bibliographiques.

Légende : mono : signaux non décalés en fréquence au sein d'une même séquence ; haut, moyen, bas : signaux décalés en fréquence au sein d'une même séquence ; QFC : quasi fréquence constante ; FMa : fréquence modulée ascendante ; FMd : fréquence modulée descendante.

Espèce	Avant-bras (mm)	N. signaux analysés	Type	Fréquence (kHz) harmonique 1 médiane (mini-maxi)	Structure	
					croisière	approche
<i>Saccopteryx gymnura</i>	34 - 35	19	mono	53,9 (53,8-55,8)	QFC/FMd	QFC/FMd
<i>Saccopteryx canescens</i>	35 - 38	30	mono	52,5 (52,3-54,3)	QFC/FMd	QFC/FMd
<i>Rhynchonycteris naso</i>	36 - 41	60	mono	95,6 (80,2-98,2)	FC/FMd	FC/FMd
<i>Saccopteryx leptura</i>	37 - 41	26	haut	49,8 (48,5-50,4)	QFC convexe	FMa/QFC/FMd
		26	bas	47,4 (46,6-48,7)	QFC convexe	FMa/QFC/FMd
<i>Peropteryx trinitatis</i>	39 - 40	15	mono	43,9 (42,1-43,9)	QFC/FMd	QFC/FMd
<i>Peropteryx macrotis</i>	40 - 47	37	mono	38,4 (36,7-39,7)	QFC	QFC/FMd
<i>Centronycteris maximiliani</i> ?	41 - 48	20	mono	40,6 (39-41,3)	QFC/FMd	QFC/FMd
<i>Cormura brevirostris</i>	42 - 47	33	haut	32,3 (30,5-33,5)	QFCa convexe	QFC/FMd
		33	moyen	29,4 (27,5-30)	QFCa convexe	QFC/FMd
		15	bas	26 (24,5-26,5)	QFCa convexe	QFC/FMd
<i>Peropteryx leucoptera</i>	42 - 47		?	?		
<i>Cyttarops alecto</i> ?	45 - 47	11	mono	35,4 (34,5-35,4)	QFC	FMd/QFC/FMd
<i>Saccopteryx bilineata</i>	44 - 52	20	haut	44,1 (44-44,3)	QFC convexe	FMa/QFC/FMd
		21	bas	42,1 (41,2-42,2)	QFC convexe	FMa/QFC/FMd
<i>Peropteryx kappleri</i> ?	47 - 52	20	mono	31,3 (30,7-33)	QFC	QFC/FMd
<i>Diclidurus albus</i> / <i>scutatus</i>	60 - 68	19	haut	30,6 (27,8-31,2)	QFC/FMd	QFC/FMd
		54	bas	26,5 (24,7-29,4)	QFC/FMd	QFC/FMd
<i>Diclidurus ingens</i>	70	10	haut	21,8 (20,3-23,3)	QFC	QFC/FMd
		17	bas	19,6 (18,8-21,8)	QFC	QFC/FMd



Fig. 1 : Spectrogramme de 2 signaux alternés en fréquence de *Saccopteryx bilineata* ; échelle des X = 65 ms ; échelle des Y = 150 kHz.

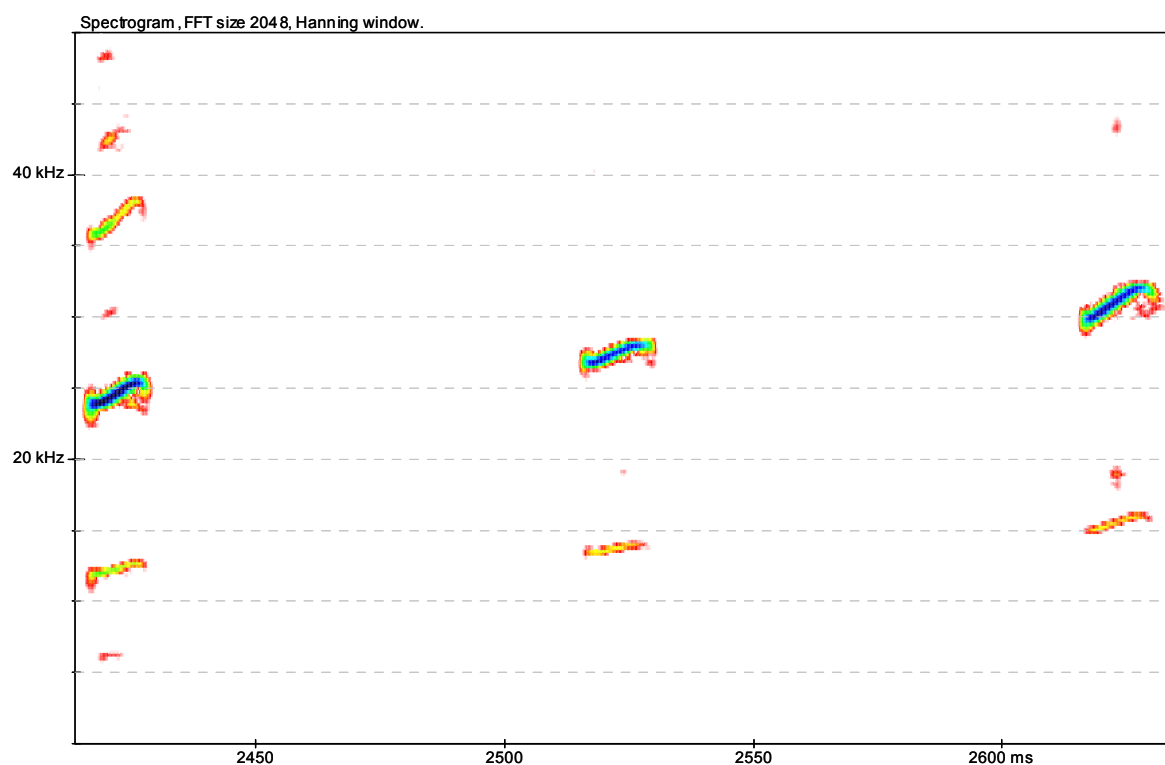


Fig. 2 : Spectrogramme de 3 signaux alternés en fréquence de *Cormura brevirostris*. La pente de la QFC légèrement montante est accentuée ici par la faible amplitude de l'axe vertical des fréquences ; échelle des X = 250 ms ; échelle des Y = 50 kHz.

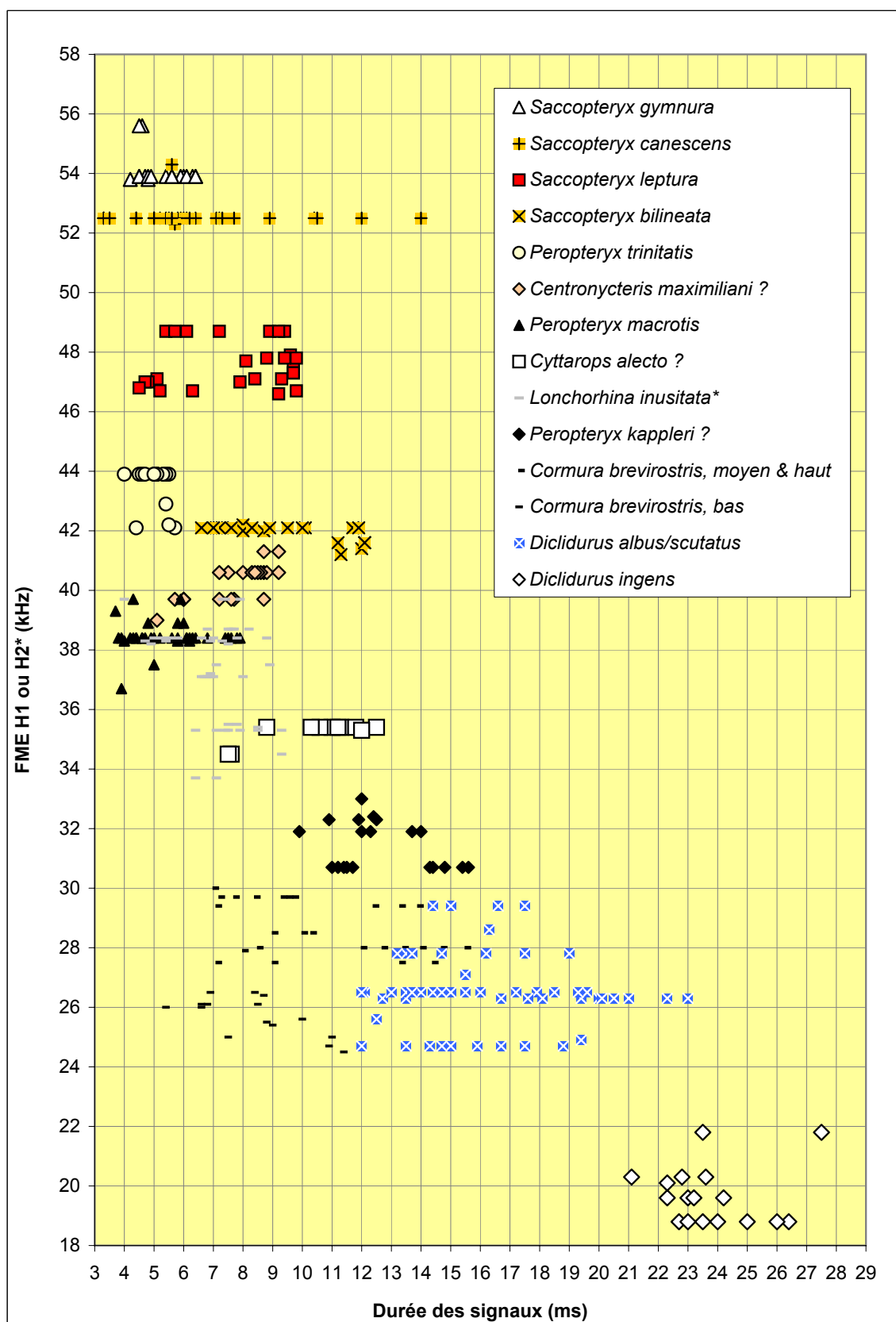


Fig. 3: Distribution des variables mesurées sur les signaux d'Emballonuridés: durée des signaux (ms) et fréquence du maximum d'énergie sur l'harmonique le plus intense (kHz). *Lonchorhina inusitata* (Phyllostomidae) a été rajoutée en raison des ressemblances de structure et de fréquence avec les Emballonuridae.

rapprochement entre les caractéristiques mesurées sur des signaux enregistrés en aveugle sur le terrain, et celles publiées par d'autres auteurs (JUNG *et al.*, 2007 ; KALKO, 1995). Une espèce (*Peropteryx leucoptera*), n'a pas pu être étudiée dans le cadre de ce programme ; elle ne fait à notre connaissance l'objet d'aucune étude acoustique à ce jour.

Cette unité de structures affichée par la famille des Emballonuridés permet donc de cataloguer assez aisément toute séquence de signaux, aussi bien par des critères auditifs (QFC sonorité bitonale, due à l'énergie répartie sur plusieurs harmoniques) qu'informatiques. Parfois le fondamental disparaît sur l'écran (par manque d'intensité, ou noyé dans le bruit de fond des basses fréquences) dans les phases de vol en milieu ouvert, pouvant alors faire confondre avec un signal de Molossidé ; mais l'examen de tous les signaux d'une séquence finira généralement par révéler un fondamental estompé notamment lors d'une phase d'approche. *Lonchorhina inusitata* a été ajouté pour comparaison dans la Figure 3, ce Phyllostomidé pratiquant des signaux très éloignés du type caractéristique de sa famille et pouvant être dans certaines séquences confondus avec des signaux d'Emballonuridés ; le seul critère de la FME portée par l'harmonique 2 (au lieu de H1) suffit à démarquer cette espèce.

Il existe un recouvrement fréquentiel entre *P. trinitatis* et *S. bilineata*, mais il semble que la durée les sépare



Peropteryx macrotis (photo V. Rufray)

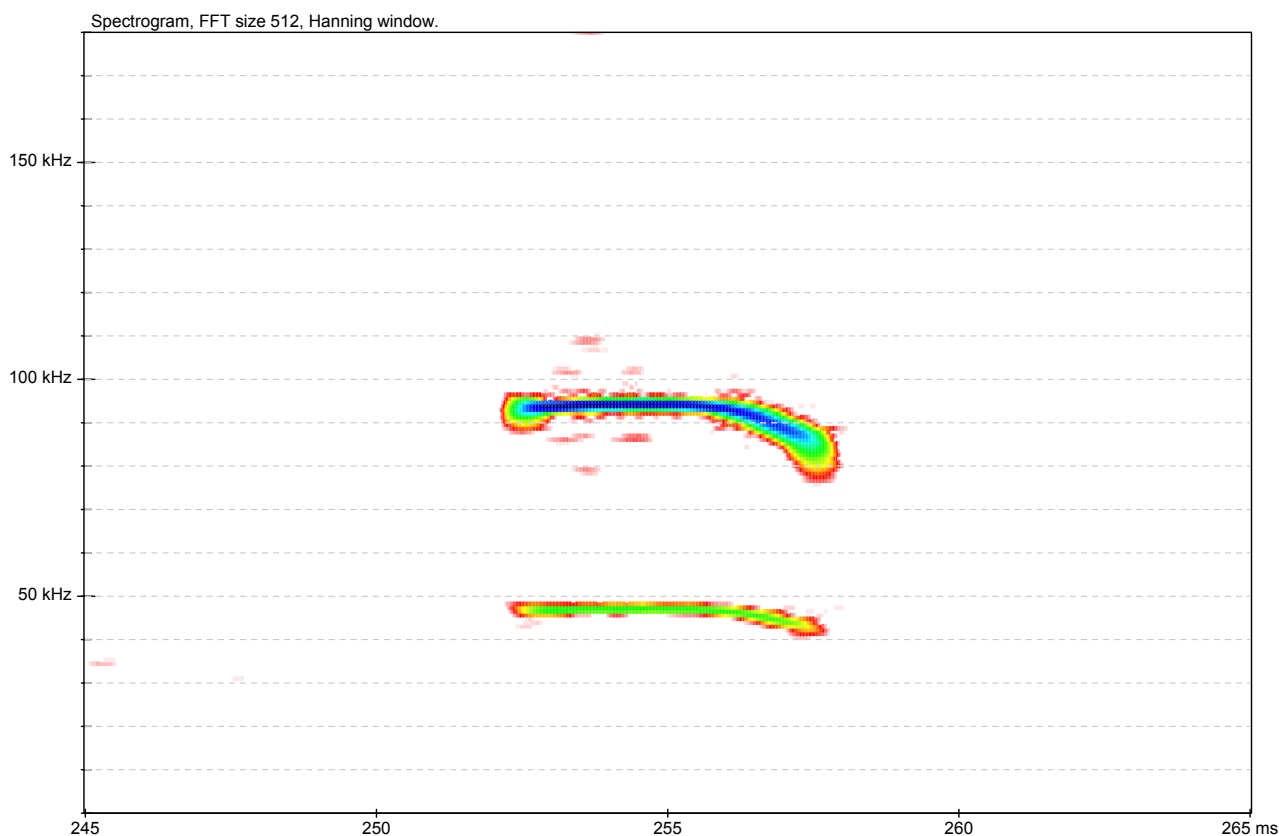


Fig. 4: Spectrogramme d'un signal de *Rhynchonycteris naso* ; échelle des X = 20 ms ; échelle des Y = 180 kHz.

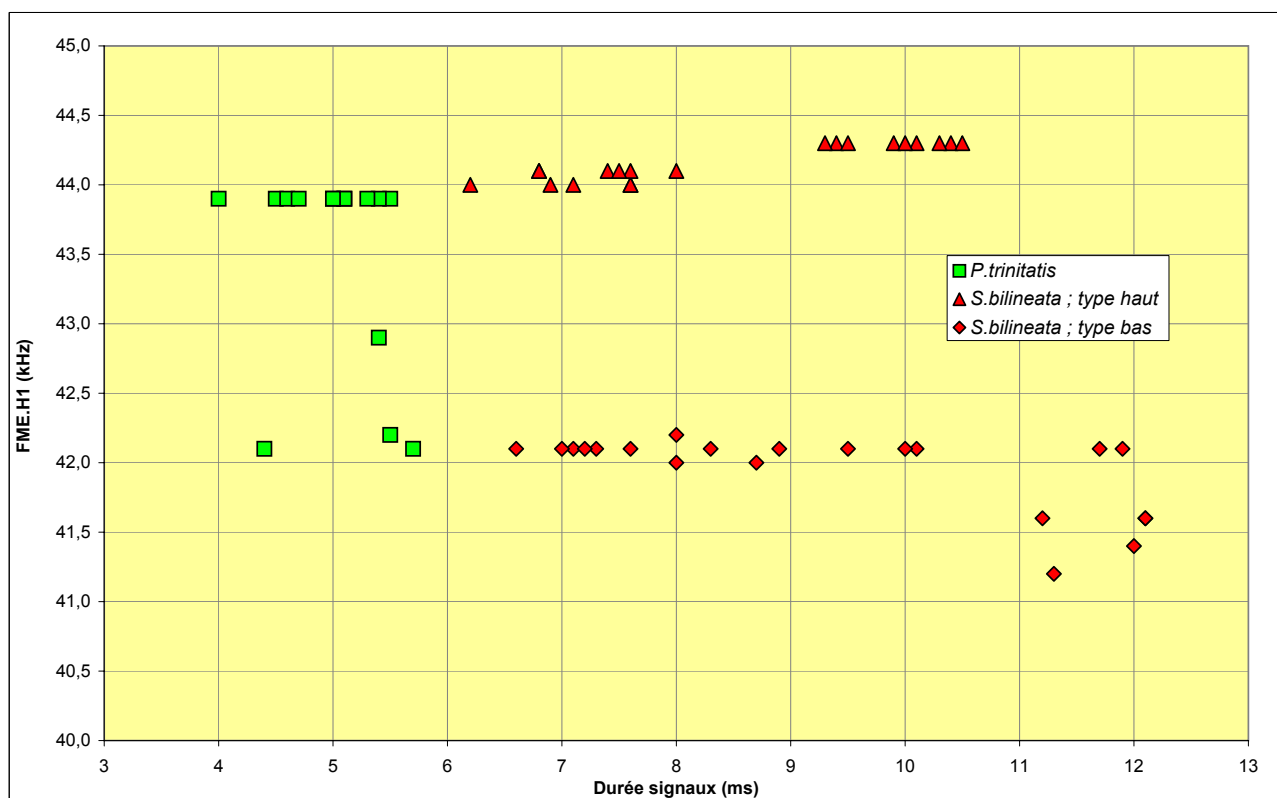


Fig. 5 : Distribution des variables durée des signaux et fréquence du maximum d'énergie (sur l'harmonique 1), pour *Peropteryx trinitatis* et *Saccopteryx bilineata*.

correctement (Fig. 5); de plus, le premier émet en mono et le second en alternance la plupart du temps.

L'identification acoustique des Emballonuridés connus ne pose ainsi pas de problème, en combinant seulement quelques critères simples. Certes il reste à décrire deux espèces (*Peropteryx leucoptera* et *Diclidurus albus* ou *scutatus*) et à confirmer trois taxons probables (*Centronycteris maximiliani*, *Cyttarops alecto* et *Peropteryx kappleri*), mais la configuration générale actuelle confère une certaine confiance.

La famille des Emballonuridés montre un étagement fréquentiel entre espèces. Sur la Figure 3 seul le type bas de l'alternance – lorsque cette dernière existe – a été pris en compte pour clarifier les distributions (sauf pour *Cormura brevirostris* qui alterne parfois seulement les types moyen et haut). *Rhynchonycteris naso* n'est pas représenté, car situé bien à l'écart sur des hautes fréquences (Fig. 22) avec une structure particulière (Fig. 4). Si l'on combine ce critère de FME avec la présence ou l'absence d'une alternance de signaux décalés en fréquence (Tableau 2), on obtient une séparation nette des types acoustiques. Cette famille constitue ainsi un parfait exemple de niches acoustiques au sein d'un groupe taxonomique : le sonar de chaque espèce a certainement subi un déplacement de caractères pour éviter le recouvrement interspécifique.

Famille des Noctilionidés

Noctilio leporinus a été enregistrée en 2009 au marais de Kaw, puis en 2011 à Awala Yalimapo et Mana. *Noctilio albiventris* a été capturé en 2011 à la digue de Panato (Awala Yalimapo). Les deux espèces ont été enregistrées au relâcher, mais aussi dans des conditions naturelles de vol. Nos résultats sur *Noctilio albiventris* concordent avec l'étude menée au Panama par KALKO & SCHNITZLER (1998). La fréquence de la composante FC de ses signaux, située entre 68 et 76 kHz, est sans recouvrement avec ceux de *N. leporinus* situés entre 53 et 61 kHz (Tableau 3 ; Fig. 6).

Ces deux espèces pratiquent une alternance plus ou moins régulière selon les phases de vol, entre des signaux FC/FMd à bande étroite [correspondant à la technologie Doppler selon KALKO & SCHNITZLER (1998)] et des signaux FC/FMd à bande large (Fig. 7 et 8).

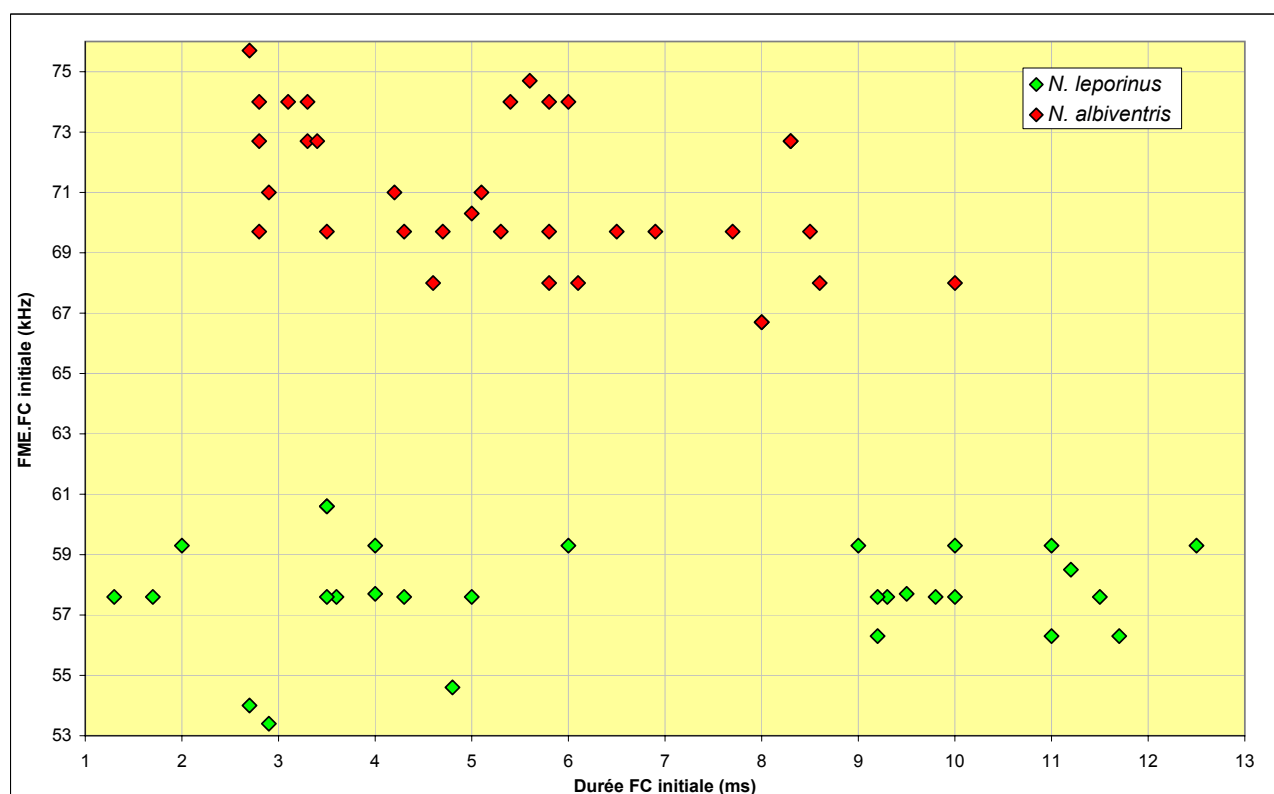
Ces particularités structurelles sont partagées à notre connaissance par seulement deux autres espèces en Guyane (*Rhynchonycteris naso*, *Lonchorhina inusitata*), sans que l'on sache si ces dernières utilisent également la technologie Doppler.

La durée des parties FC et la largeur de bande des signaux FM varient selon le type de signal, les circonstances, et peut-être les populations géographiques. Il nous a semblé intéressant de comparer les caractéristiques des signaux de *N. leporinus* obtenus en Guyane, avec ceux enregistrés

Tableau 3 : Caractéristiques acoustiques principales des deux espèces de *Noctilio* étudiées.

Légende : FC : fréquence constante ; FMd : fréquence modulée descendante.

Espèce	N. signaux analysés	Type	FME FC initiale (kHz) médiane (mini-maxi)	Largeur de bande médiane (mini-maxi)	Rapport durée FC/durée totale
<i>Noctilio albiventris</i>	17	FC/FMd bande large	69,7 (68-75,7)	33,6 (22-39,1)	29,5 %
	17	FC/FMd bande étroite	71 (66,7-74,7)	16 (9,7-42)	67,4 %
<i>Noctilio leporinus</i>	20	FC/FMd bande large	57,6 (53,4-60,6)	33,6 (22-39,1)	24,5 %
	14	FC/FMd bande étroite	57,6 (56,3-59,3)	13 (8,3-17,6)	70,2 %

Fig. 6 : Distribution de variables (durée x fréquence de la partie FC) des signaux de *Noctilio leporinus* et *Noctilio albiventris*.

en Guadeloupe et en Martinique (BARATAUD *et al.*, 2007, 2011). La comparaison de la durée de la partie FC avec la FME de cette même partie montre (Fig. 9) :

- une distribution fréquentielle plus étendue chez les individus de Guyane qui recouvre la distribution générale, mais dont la médiane (Tableau 4) est plus élevée ;
- une distribution fréquentielle nettement plus basse et une faible variation de durée d'un type de signal à l'autre pour les individus de Guadeloupe (pour lesquels l'alternance porte surtout sur la largeur de bande et peu sur la durée de la partie FC) ;
- une distribution fréquentielle intermédiaire pour les individus de Martinique.

Le rapport «durée partie FC/durée totale» au sein d'un même signal affiche de grandes différences entre provenances géographiques pour les signaux à large bande (Tableau 4) : la durée de la partie FC est de 1/4 de la durée totale chez les individus de Guyane, alors qu'elle atteint presque les 3/5^e en Guadeloupe ; la Martinique occupe une position intermédiaire.

Famille des Mormoopidés

Cette famille, bien que montrant une certaine disparité structurelle d'une espèce à l'autre, utilise des signaux qui lui sont propres dans la zone géographique considérée.

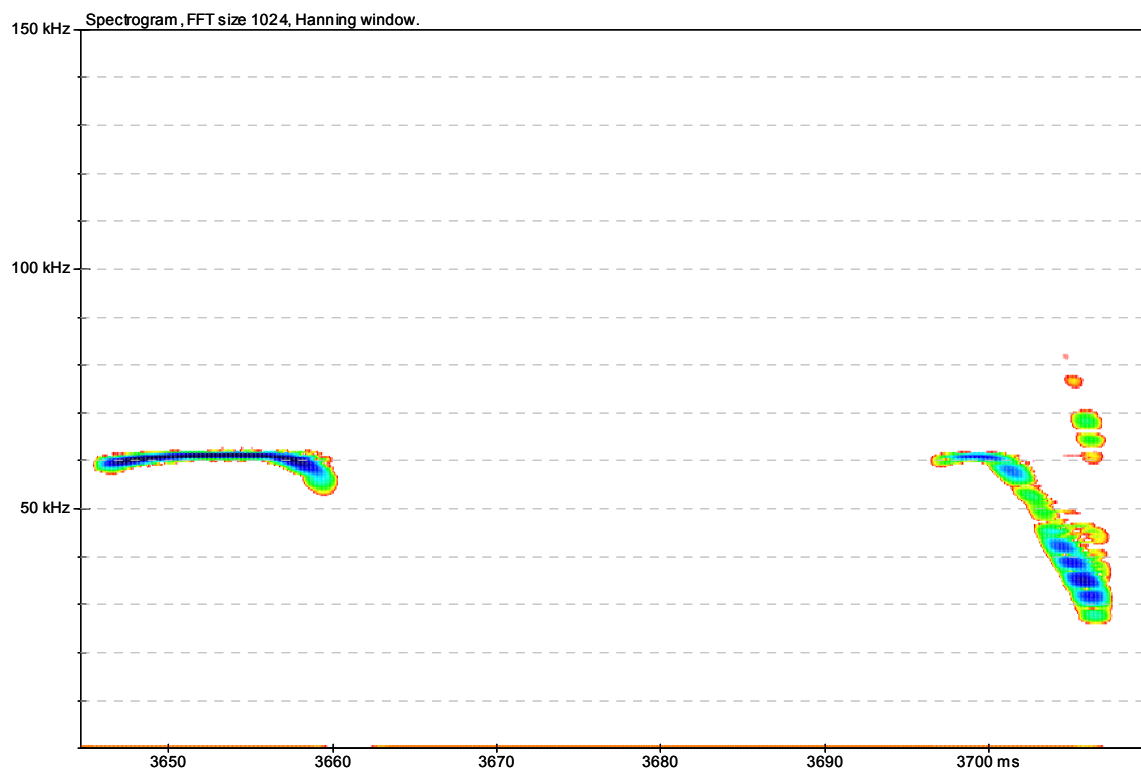


Fig. 7: Spectrogramme de deux signaux alternés de *Noctilio leporinus* ; échelle des X = 65 ms ; échelle des Y = 150 kHz.

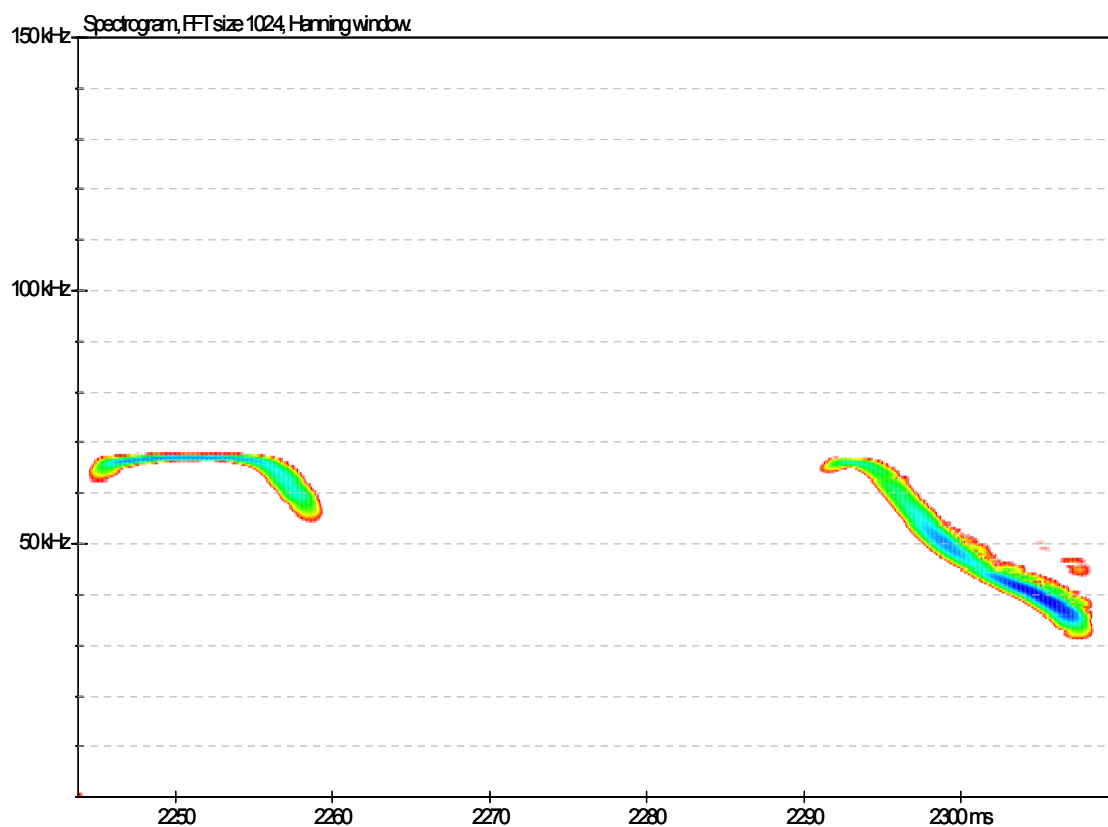
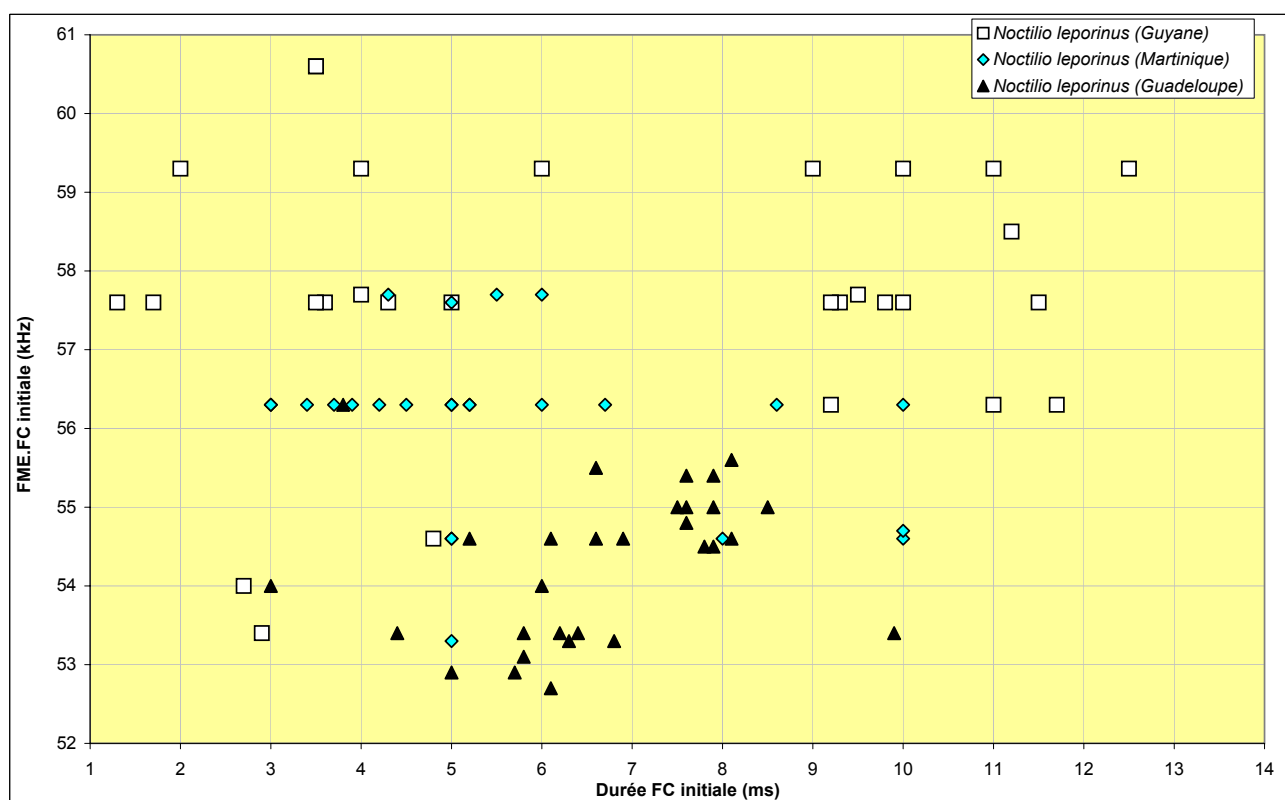


Fig. 8: Spectrogramme de deux signaux alternés de *Noctilio albiventris* ; échelle des X = 65 ms ; échelle des Y = 150 kHz.

Fig. 9 : Distribution de variables des signaux de *Noctilio leporinus* recueillis aux Antilles et en Guyane.Tableau 4 : Caractéristiques des signaux alternés de *Noctilio leporinus* recueillis aux Antilles et en Guyane.

Légende : FC : fréquence constante ; FMd : fréquence modulée descendante.

Espèce	Origine	N. signaux analysés	Type	FME FC initiale (kHz) médiane (mini-maxi)	Largeur de bande médiane (mini-maxi)	Rapport durée FC/durée totale
<i>Noctilio leporinus</i>	Guyane	20	FC/FMd bande large	57,6 (53,4-60,6)	33,6 (22-39,1)	24,5 %
		14	FC/FMd bande étroite	57,6 (56,3-59,3)	13 (8,3-17,6)	70,2 %
	Martinique	14	FC/FMd bande large	56,3 (53,3-57,7)	34,3 (28,3-38,3)	42,7 %
		11	FC/FMd bande étroite	56,3 (54,6-57,7)	15,3 (7,8-18,3)	71,3 %
	Guadeloupe	15	FC/FMd bande large	54,6 (52,9-56,3)	32,3 (24,4-37,3)	52,9 %
		15	FC/FMd bande étroite	54,5 (52,7-55,6)	20 (14,5-25,9)	64,6 %

Nous avons ajouté *P. davyi* (enregistré dans les Antilles françaises) à nos analyses afin d'enrichir la comparaison, et éventuellement de prévenir une éventuelle découverte en Guyane (cette espèce est notée dans la plupart des pays proches).

La subdivision acoustique interne aux Mormoopidés repose sur des séparations d'ordres technologique et structurel (Fig. 10) :

➤ Technologie Doppler : trois espèces sont reconnues pour utiliser un sonar basé sur la détection des mouvements (SMOTHERMAN & GUILLÉN-SERVENT, 2008) ; elles pratiquent cependant des structures

différentes : 1) *P. parnelli* et *P. rubiginosus* qui utilisent, à l'instar des Rhinolophidés de l'Ancien Monde, des longues plages de fréquence constante précédées parfois d'une courte FM ascendante, et toujours terminées par une FM descendante ; 2) *P. personatus*, qui utilise des signaux complexes où se succèdent deux plages courtes de FC séparées par une FM descendante.

➤ Technologie de localisation spatiale : *P. davyi* et *P. gymnonotus* pratiquent tous deux la structure QFC/FMd/QFC, dont la ressemblance avec les signaux de *P. personatus* n'est que structurelle : comme l'indique

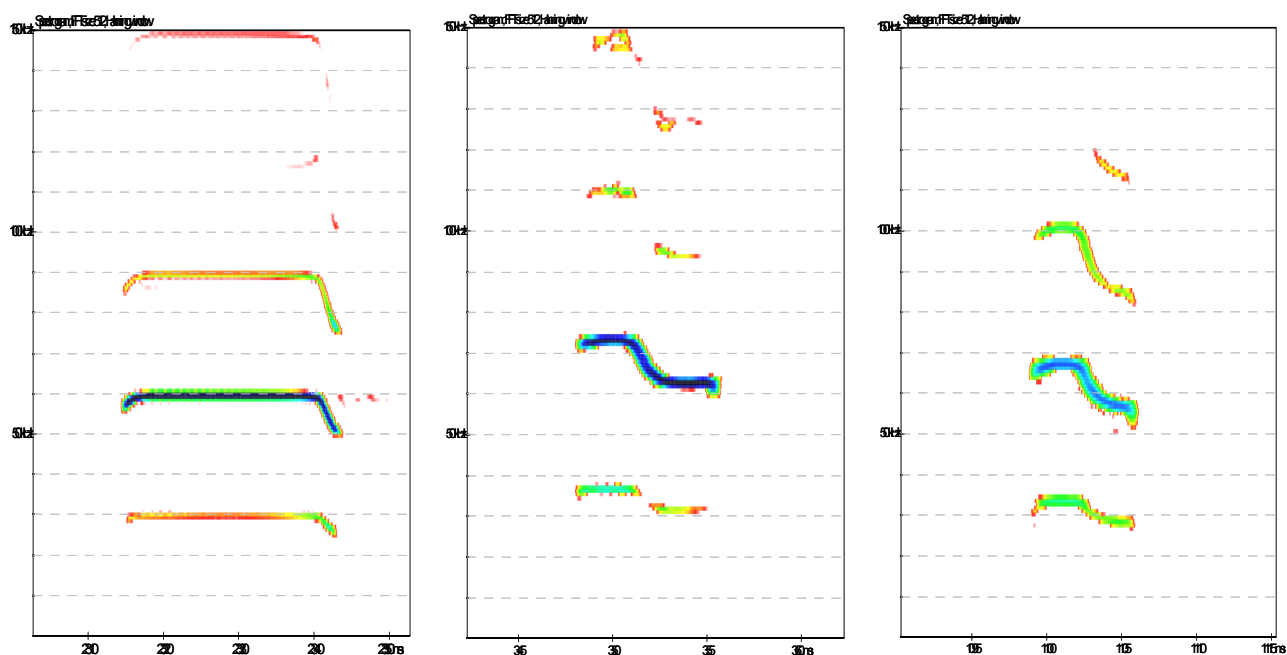


Fig. 10: Spectrogramme des trois types de signaux rencontrés chez les Mormoopidés : FC longue/FMd chez *P. rubiginosus* (à gauche), FC/FMd/FC chez *P. personatus* (au centre), QFC/FMd/QFC chez *P. davyi* (à droite) ; échelle des X = 50 ms ; échelle des Y = 150 kHz.

l'appellation de QFC, les plages initiales et terminales ne sont pas utilisées par ces espèces pour détecter les variations fréquentielles entre signal émis et écho perçu, la technologie sonar n'est pas de type Doppler (SMOTHERMAN & GUILLÉN-SERVENT, 2008).

DAVALLOS (2006) a démontré que *Pteronotus parnellii* est limité aux Grandes Antilles, et que les animaux des Guyanes sont apparentés à *Pteronotus rubiginosus*. Nous avons donc nommé les individus de Guyane *Pteronotus* aff. *rubiginosus*, suivant en cela CATZEFLIS *et al.* (2013). Nos quelques enregistrements en expansion de temps de 2009 sur ce taxon laissent apparaître une distribution bimodale des fréquences (Fig. 12) ; un très grand nombre d'enregistrements effectués en automatique (détecteur Anabat™) lors de cette même mission de 2009 ont permis de conclure avec certitude sur la présence de deux clades acoustiques en Guyane, formulant ainsi l'hypothèse de deux espèces cryptiques en syntopie (Fig. 11).

La distribution de valeurs (durée totale du signal, et FME de la FC initiale) mesurées sur les signaux des quatre taxons montre que les risques de confusion concernent uniquement *P. personatus* et *P. davyi* (Fig. 12). Dans le cas où ce dernier serait présent en Guyane, il est donc particulièrement important de mettre en évidence les possibilités de différenciation.

Les différences entre technologies de sonar ont justifié quelques calculs présentés dans le Tableau 5 :

- 1) le rapport entre la durée cumulée des plages FC ou QFC et la durée totale d'un signal : même si les valeurs sont proches, le seuil autour de 75 % pourrait

constituer une limite en deçà de laquelle l'utilisation de l'effet Doppler est compromise ;

- 2) le rapport entre la durée de la FC ou QFC terminale et la durée cumulée des deux plages FC ou QFC (initiale + terminale), est nettement en faveur de *P. personatus* : en rallongeant la durée de sa FC terminale, ce dernier optimise sans doute sa technologie Doppler.

Si l'on regarde attentivement les spectrogrammes de *P. personatus* et *P. davyi* de la Figure 10, on remarque que les plages initiales sont parfaitement planes chez le premier, alors qu'elles affichent une pente plus ou moins marquée (selon les circonstances de vol) chez le second. Cette caractéristique se vérifie par la différence fréquentielle entre la partie FC finale complète et son extrémité terminale : elle est quasi nulle pour *P. personatus*, contrairement à *P. davyi*. Ce critère est révélateur de la largeur de bande de la FC ou QFC : si la plage est plane la différence est nulle, si elle est pentue l'écart sera d'autant plus important que la pente est forte. Or la technologie Doppler nécessite de la fréquence constante plane. La Figure 13 illustre les différences entre les deux espèces : une absence d'écart entre les deux mesures distribue les valeurs le long de la diagonale, ce qui est le cas souvent pour *P. personatus* et jamais pour *P. davyi*.

En milieu ouvert lors de phases de recherche passive d'obstacles ou de proies, *P. personatus* peut utiliser des signaux dont les parties FC initiales et FMd sont supprimées, la résultante étant des signaux en fréquence constante sur 60 kHz environ. Une telle transition entre signaux classiques et signaux FC est montrée dans la

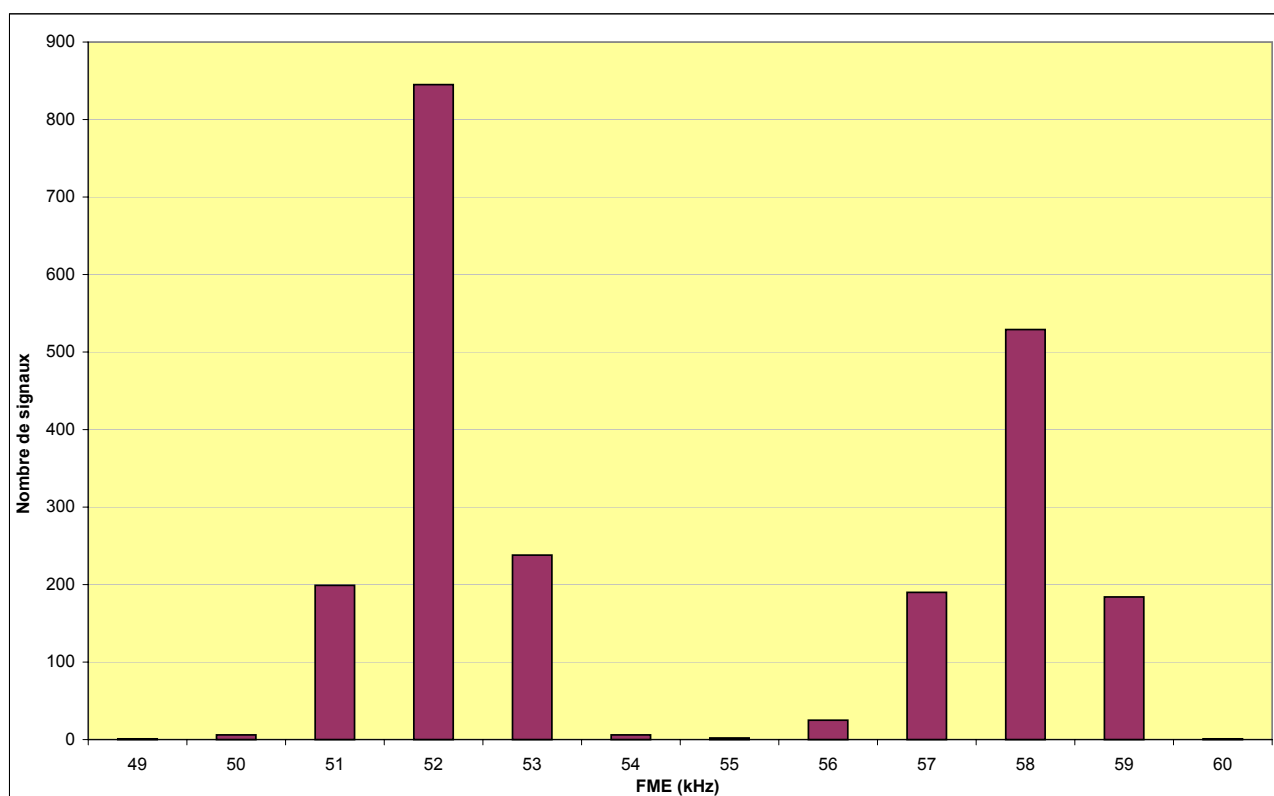


Fig. 11: Distribution des fréquences du maximum d'énergie mesurées sur les signaux de *Pteronotus* aff. *rubiginosus*, issus d'enregistrements automatiques à Saut Pararé en 2009.

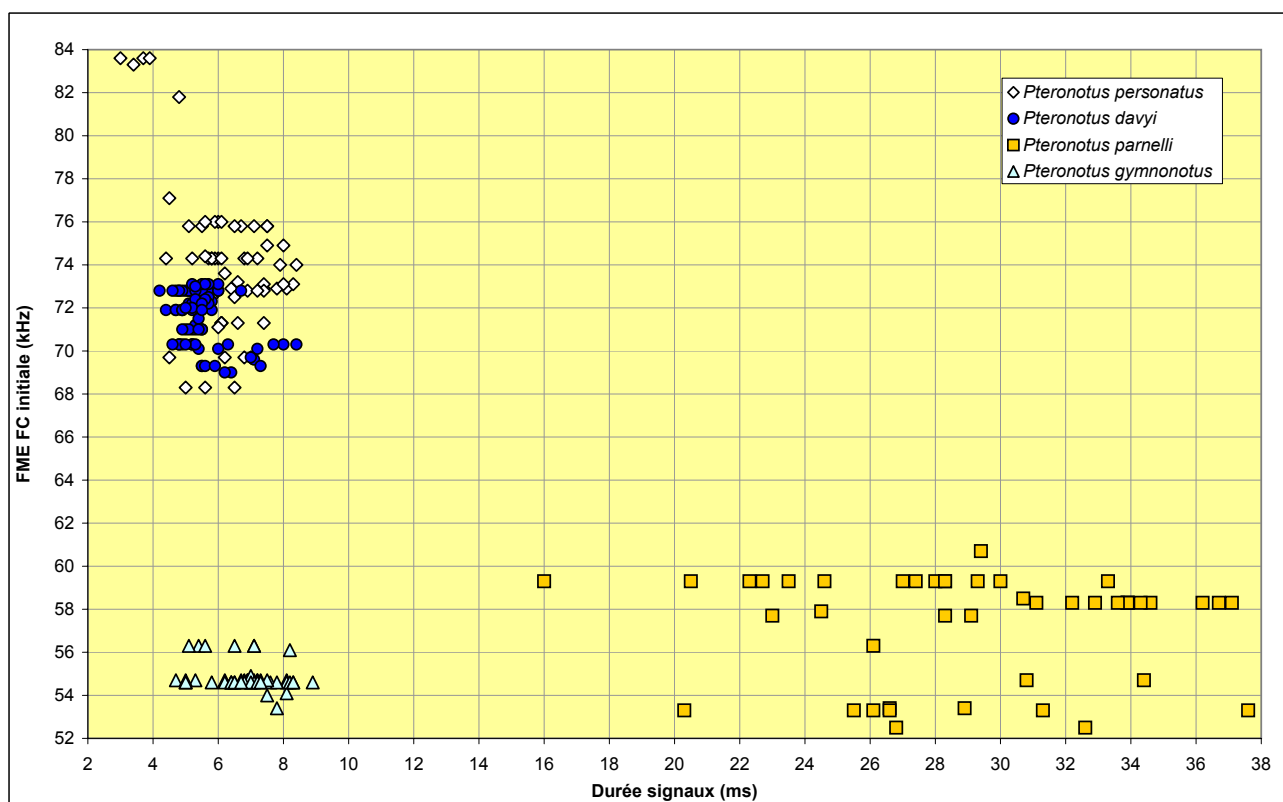


Fig. 12: Distribution de variables des signaux de Mormoopidés recueillis aux Antilles et en Guyane.

Tableau 5 : Caractéristiques des signaux de Mormoopidés recueillis aux Antilles (*P. davyi*) et en Guyane ; moyenne $\pm$ écart-type.
Légende : FC : fréquence constante ; FMd : fréquence modulée descendante.

Espèce	N. signaux analysés	Fréquence FCi (kHz)	Structure			Rapport durée FC/ durée totale (%)	Rapport durée FCt/ durée FC (%)	Différence FME FCt/Ft (kHz)
			croisière (ouvert)	croisière (lisière)	approche			
<i>Pteronotus</i> aff. <i>rubiginosus</i> 53 kHz	1295	52,6 $\pm$ 0,5	FC/FMd	FC/FMd	FC/FMd	85,6 $\pm$ 5,5		
<i>Pteronotus</i> aff. <i>rubiginosus</i> 58 kHz	931	58,4 $\pm$ 0,7	FC/FMd	FC/FMd	FC/FMd			
<i>Pteronotus personatus</i>	71	74,1 $\pm$ 3,4	FC	FC/FMd/FC	FC/FMd/FC	76,2 $\pm$ 8,7	49,1 $\pm$ 19,7	0,2 $\pm$ 0,9
<i>Pteronotus davyi</i>	81	71,5 $\pm$ 0,2	FMd/QFC	QFC/FMd/QFC	QFC/FMd	70,1 $\pm$ 9,4	26,7 $\pm$ 15,3	4,3 $\pm$ 1,1
<i>Pteronotus gymnonotus</i>	50	54,8 $\pm$ 0,6	?	QFC/FMd/QFC	QFC/FMd	73,7 $\pm$ 9,9	25,8 $\pm$ 15,9	2,5 $\pm$ 1,4

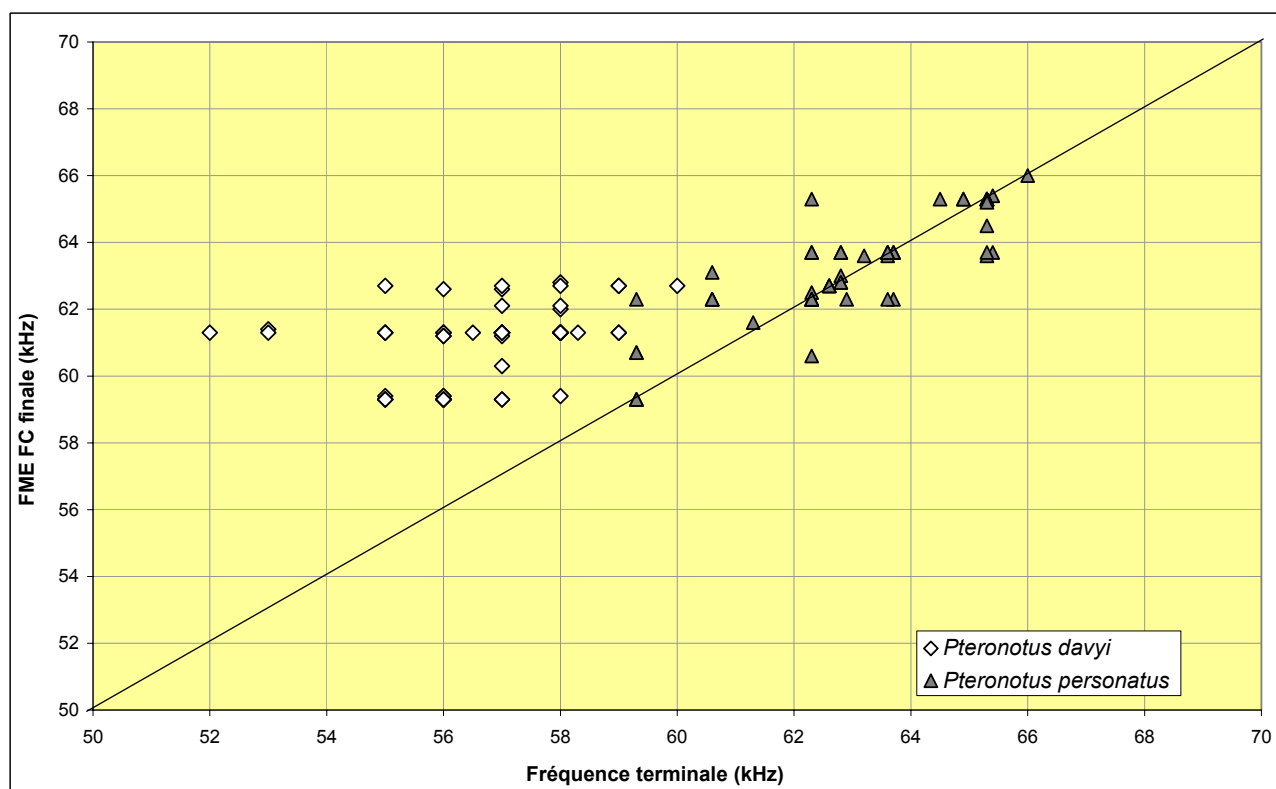


Fig. 13 : Distribution de variables (FME de la partie FC ou QFC finale x FME de l'extrémité terminale) des signaux de *P. davyi* (Antilles) et *P. personatus* (Guyane) ; les mesures situées sur la diagonale indiquent une largeur de bande nulle.

Figure 14a, où les intervalles entre signaux ont été raccourcis pour la démonstration. Deux séquences de ce type ont été recueillies, comprenant une succession de 10 signaux FC maximum, il est donc probable que ce soit un comportement acoustique peu fréquent, et non permanent. Mais il convient d'éviter un risque de confusion avec des signaux d'Emballonuridés : la fréquence haute et l'aspect fugace de ces émissions sont déterminants. Dans les mêmes circonstances *P. davyi* semble uniquement rallonger la partie QFC terminale et diminuer la lar-

geur de bande de la partie FM, sans modifier la structure générale (Fig. 14b).

Famille des Phyllostomidés

La caractéristique morphologique commune à la grande majorité des espèces de cette famille (une feuille nasale plus ou moins développée) est liée à la capacité d'émettre les signaux sonar par les narines, même si la forme de la

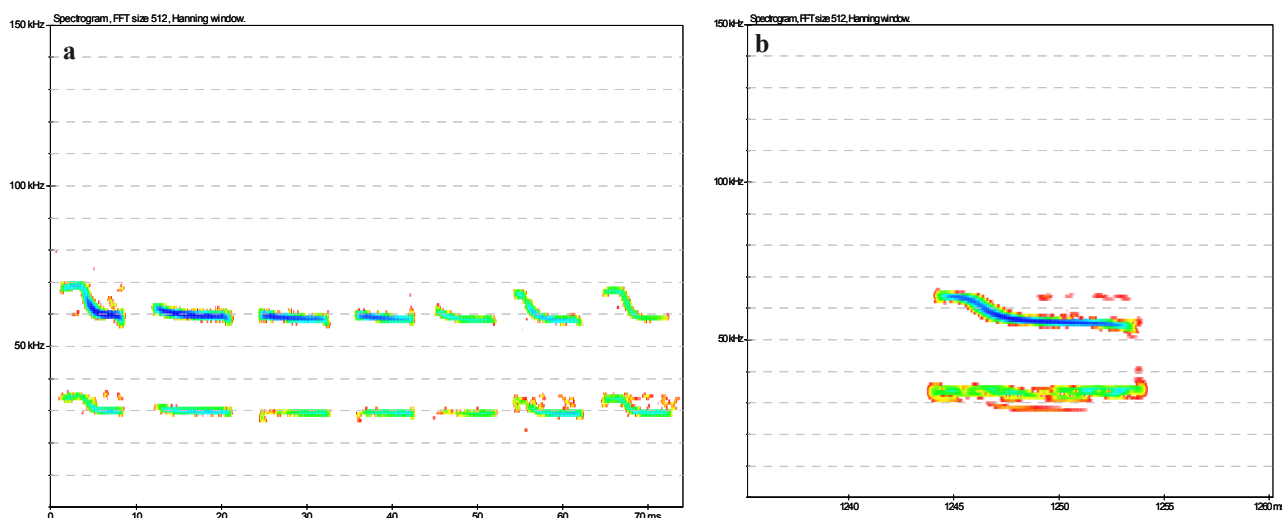


Fig. 14a, b: Spectrogrammes de signaux de recherche passive en milieu ouvert de *P. personatus* (à gauche: les intervalles entre signaux ont été supprimés; échelle des X = 73 ms; échelle des Y = 150 kHz) et *P. davyi* (à droite); échelle des X = 50 ms; échelle des Y = 150 kHz.

feuille semble plus corrélée au régime alimentaire qu'au type de signaux (BOGDANOWICZ *et al.*, 1997). Comme chez les Rhinolophes ou les Oreillards (BARATAUD, 2012), les différents composants du signal subissent un filtrage au niveau de la cavité nasale servant de résonateur. Chez les Phyllostomidés ce filtrage atteint un haut degré de sophistication qui agit à plusieurs niveaux :

- le filtrage est fréquentiel: il estompe ou supprime tel harmonique par rapport au fondamental ou inversement;
- le filtrage est temporel, et ceci de façon indépendante entre composants: il peut par exemple accentuer l'intensité sur le début de H1 et la fin de H2, mettant les deux pics d'énergie côte à côte horizontalement, alors qu'à l'origine ils étaient superposés verticalement; certaines portions d'harmoniques peuvent disparaître complètement (Fig. 15);
- ces caractéristiques sont variables d'un signal à l'autre au sein d'une même séquence: l'énergie peut passer du fondamental à l'harmonique 1, 2 ou 3 selon les circonstances, sans doute sous le contrôle volontaire de l'individu.

Cette particularité est partagée par une grande majorité des espèces de cette famille, les exceptions feront l'objet d'un traitement séparé dans le chapitre suivant. Cette variabilité de configuration des signaux pour même individu réduit fortement les chances de distinction entre espèces, la variabilité intraspécifique étant positivement corrélée au recouvrement interspécifique. Dans notre présentation des résultats, une ventilation des signaux par harmonique portant l'énergie maximale a été sélectionnée pour des raisons de simplification et d'optimisation: 45 espèces ont été enregistrées entre 2001 et 2009 (sur les 58 notées en Guyane), dont 41 correspondent au modèle



Lophostoma sylvicolum (photo M. Barataud)

type (signaux FM, sonorité nasillarde, amorce explosive, intensité décalée temporellement entre harmoniques), et ce nombre important complexifie toute tentative de diagnose acoustique. Parmi les douze variables descriptives des signaux, trois affichent une convergence quasi systématique (structure, sonorité, répartition de l'énergie) et les neuf autres mettent les espèces en recouvrement fort. Les deux variables provoquant une ventilation optimale des distributions spécifiques s'avèrent être la durée totale des signaux et la FME de l'harmonique le

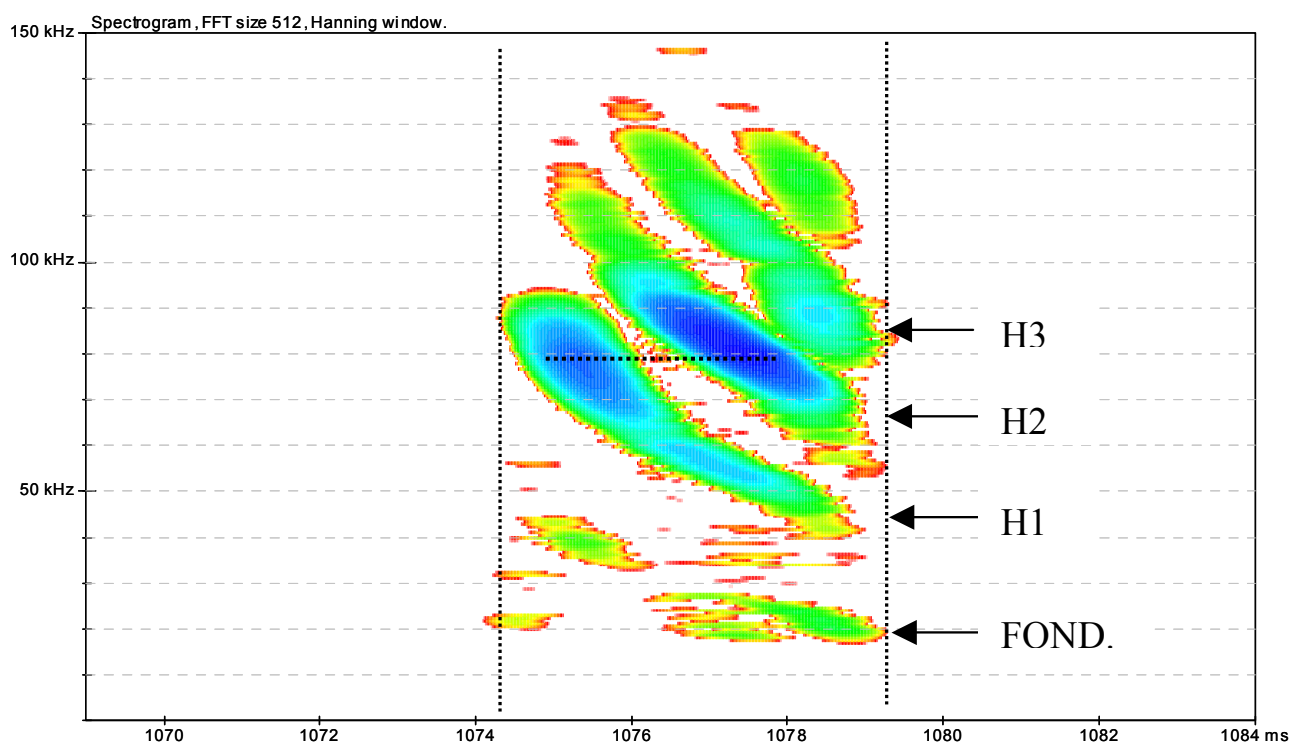


Fig. 15 : Spectrogramme d'un signal type de Phyllostomidé, avec répartition de l'énergie décalée temporellement entre fondamental et harmoniques (commentaires dans le texte); échelle des X = 15 ms ; échelle des Y = 150 kHz.

plus intense; comme le montrent les Figures 16 à 19, peu de nuages de points spécifiques sortent du recouvrement général. Les chances d'identification sont principalement liées aux rares espèces qui portent parfois l'énergie sur l'harmonique 3 (Fig. 17), et dans une moindre mesure sur le fondamental (Fig. 16); le recouvrement est quasi total pour ce qui concerne les harmoniques 1 et 2, sièges de l'intensité maximale les plus courants (Fig. 18 et 19). Le Tableau 6 donne une présentation des valeurs moyennes par espèce. VELAZCO *et al.* (2010) ont démontré que le taxon *Platyrrhinus helleri* n'existe pas sur le Plateau des Guyanes. Ce taxon traditionnel est composite, comprenant en Guyane deux espèces très semblables morphologiquement, mais bien divergentes génétiquement: *Platyrrhinus fusciventris* et *Platyrrhinus incarum*. Dans le matériel collecté par SIMMONS & VOSS (1998) à Paracou (sous le nom de *P. helleri*), on trouve les deux espèces *P. fusciventris* et *P. incarum*. Nos identifications d'individus en main, antérieures à 2010, n'ont pas été accompagnées de biopsies pour analyse génétique. La variabilité acoustique affichée par ce taxon révèle peut-être l'existence des deux espèces dans notre matériel.

Même si ces résultats sont à considérer comme provisoires étant donné la faiblesse de l'échantillonnage pour plusieurs espèces, il est à craindre que l'augmentation du matériel analysé vienne augmenter encore le recouvrement actuel. Mis à part quelques exceptions, l'identifica-

tion acoustique des Phyllostomidés se situe ainsi quelque part le long d'un gradient entre problématique et impossible. L'utilité du détecteur dans ce domaine sera donc réservée:

- 1) aux rares espèces sortant du modèle acoustique typique de la famille (voir chapitre suivant);
- 2) aux rares cas de diagnose possible pour les signaux types de la famille (Fig. 16 à 19);
- 3) comme aide à l'identification morphologique (voir chapitre correspondant);
- 4) aux études d'habitats (comptabilisation des contacts toutes espèces confondues).

Ce ne sont pas de moindres usages; mais pour cette famille la capture au filet reste l'outil d'inventaire le plus efficace.

Le type de sonar particulier des Phyllostomidés, avec une répartition hétérogène de l'intensité le long des différents harmoniques, mène à deux constatations:

- 1) une réduction de la largeur de bande; ceci entraîne une perte d'informations sur la position précise des obstacles (SIEMERS & SCHNITZLER, 2004; SIMMONS & STEIN, 1980), mais au profit du maintien d'un niveau maximal d'intensité tout au long de la durée sur une faible bande de fréquences (augmentant ainsi la portée d'un signal faible par nature puisque émis par les narines);
- 2) l'apparition de deux pics d'intensité décalés dans le temps pour un même signal; cette disposition pourrait

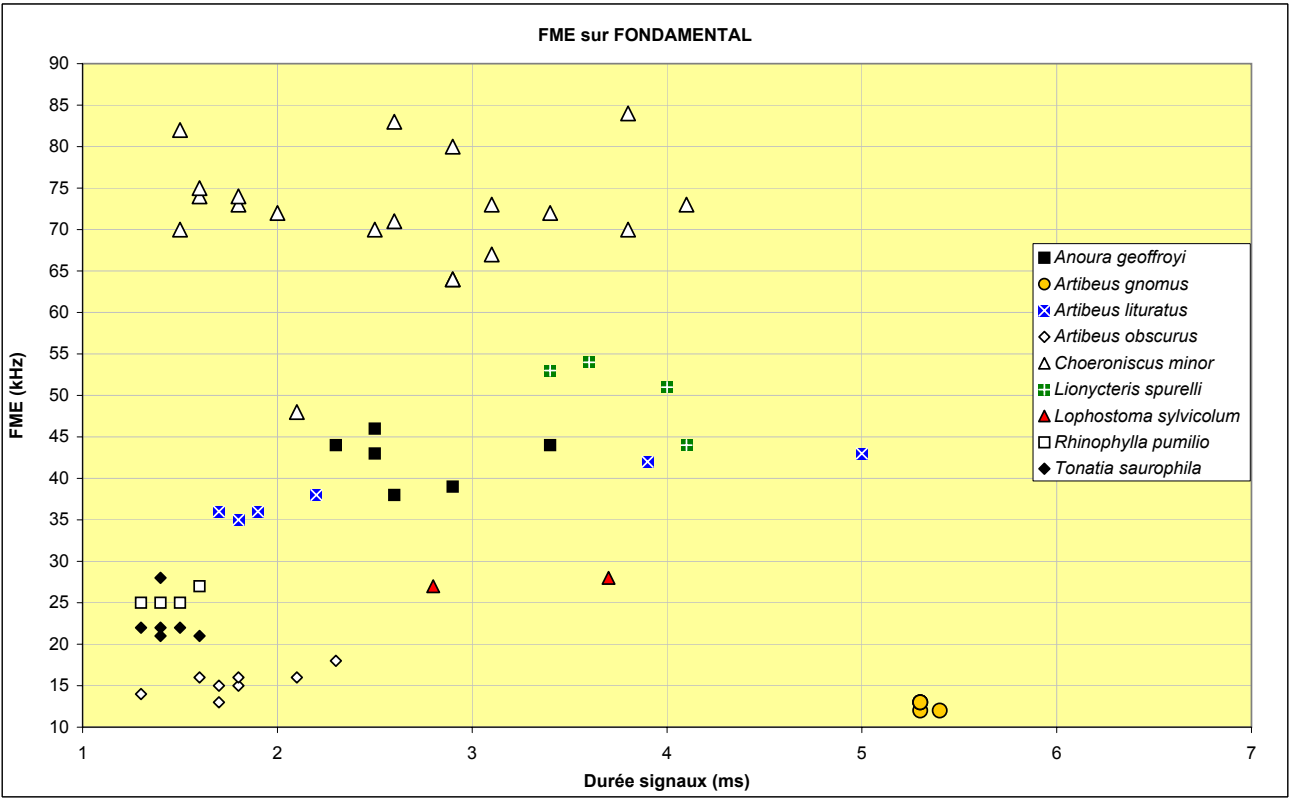


Fig. 16: Distribution de variables des signaux de Phyllostomidés (énergie sur fondamental).

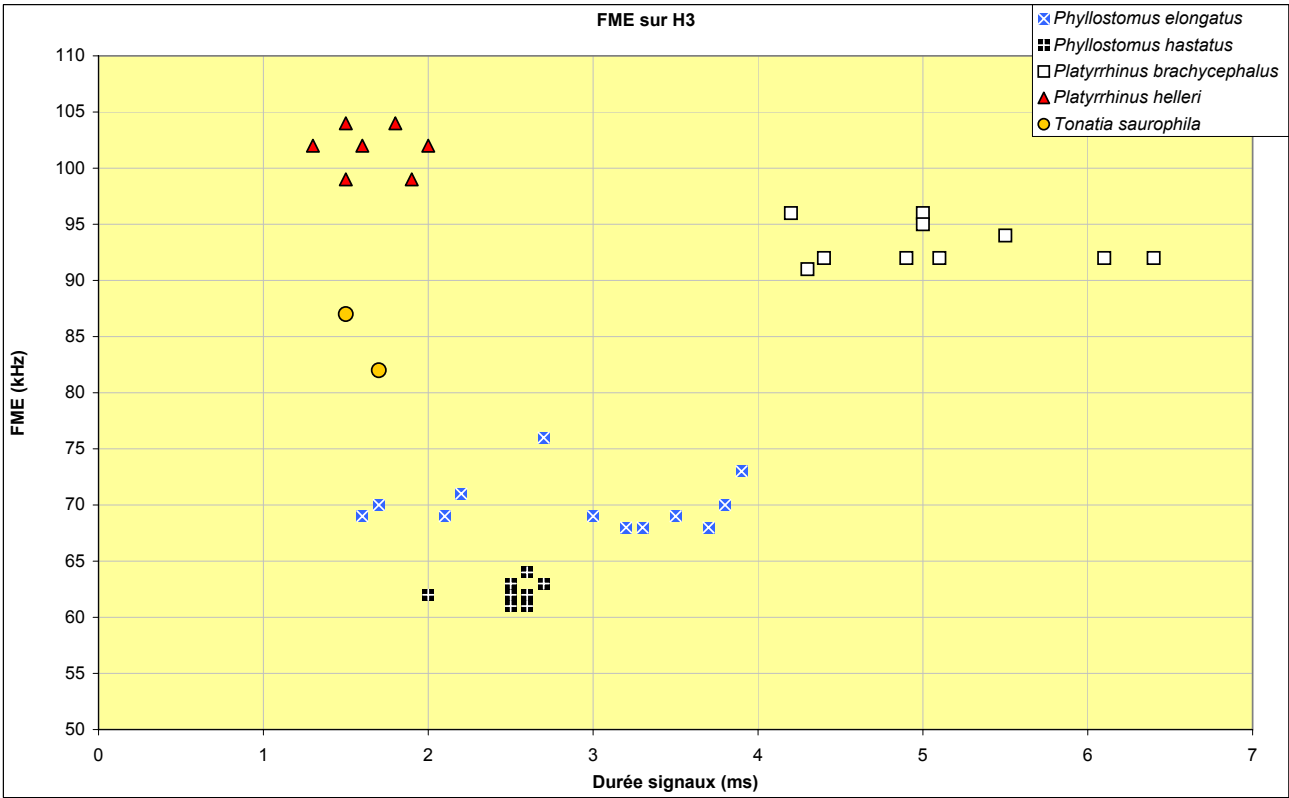


Fig. 17: Distribution de variables des signaux de Phyllostomidés (énergie sur harmonique 3).

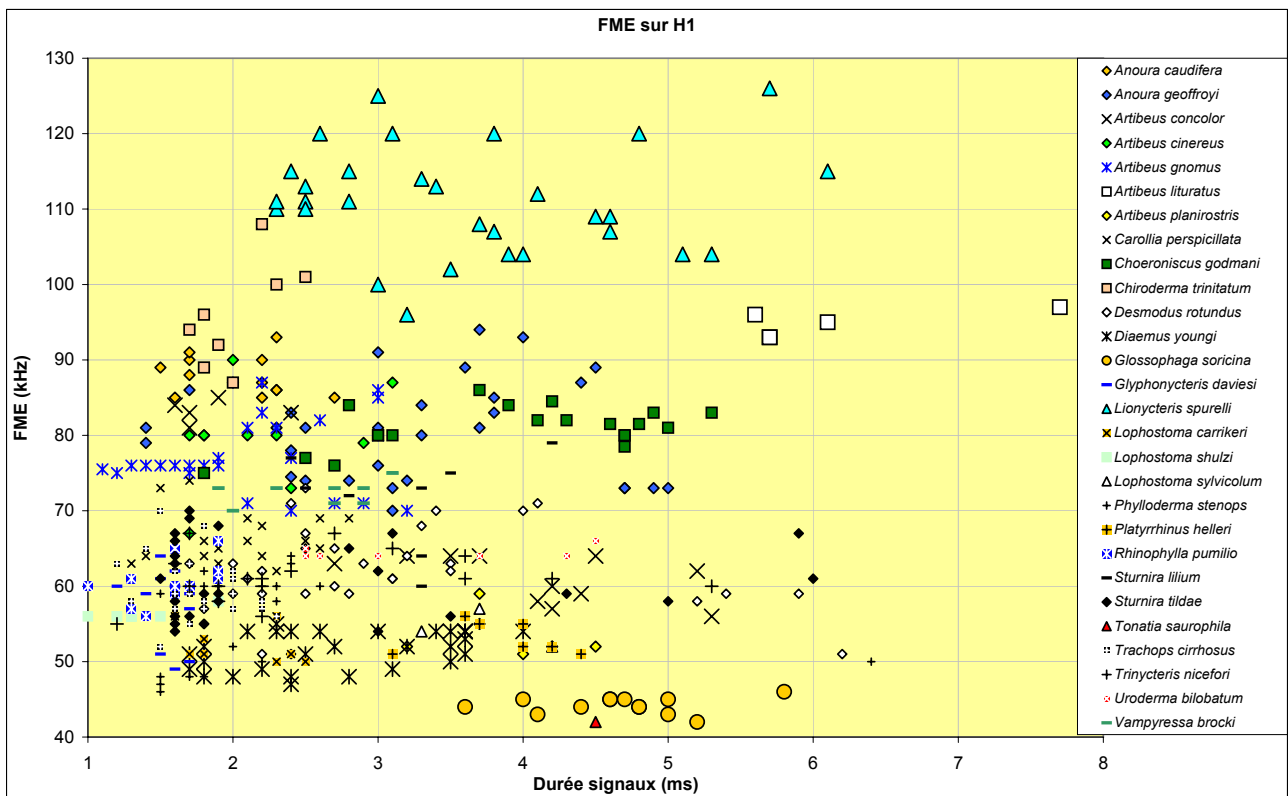


Fig. 18: Distribution de variables des signaux de Phyllostomidés (énergie sur harmonique 1).

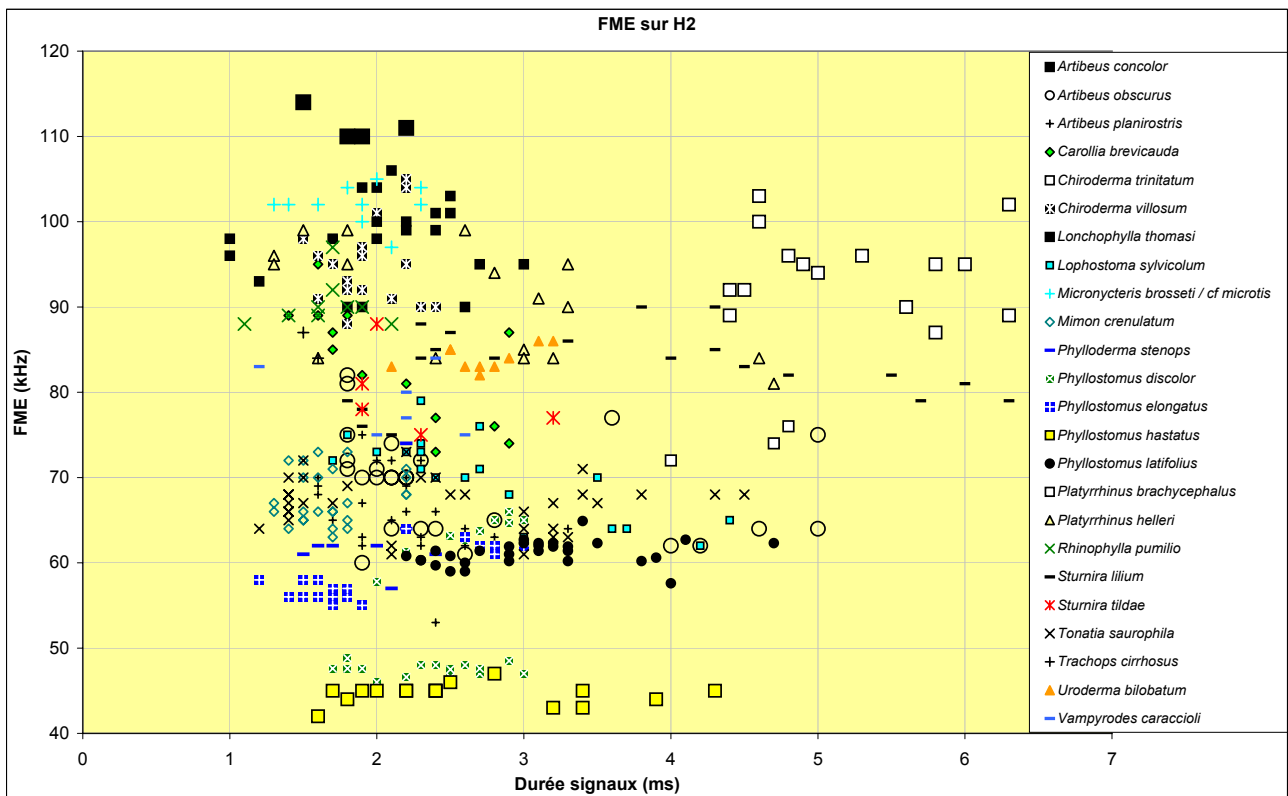


Fig. 19: Distribution de variables des signaux de Phyllostomidés (énergie sur harmonique 2).

Tableau 6 : Caractéristiques des signaux de Phyllostomidés (moyenne $\pm$ écart-type). Les valeurs en caractères gras se réfèrent au composant du signal le plus riche en énergie.

Légende : FME : fréquence du maximum d'énergie ; FOND : fondamental ; H : harmonique.

Espèce	N. signaux analysés	Intens. Harm.	Durée totale	Largeur de bande	FME fond.	FME H1	FME H2	FME H3
<i>Anoura caudifera</i>	12	H1	2,2 $\pm$ 0,4	35 $\pm$ 10,1	44 $\pm$ 0,6	87,5 $\pm$ 2,7	102 $\pm$ 3,6	
<i>Anoura geoffroyi</i>	6	FOND	2,6 $\pm$ 0,4	26,5 $\pm$ 5,3	43,5 $\pm$ 3,1	83 $\pm$ 10,7		
	30	H1	3,2 $\pm$ 1	44 $\pm$ 13,4	47 $\pm$ 5,4	81 $\pm$ 6,7	103 $\pm$ 10,8	
<i>Choeroniscus cf godmani</i>	20	H1	4,2 $\pm$ 1	52 $\pm$ 5,5	49 $\pm$ 5	81,3 $\pm$ 2,8	101 $\pm$ 8,1	
<i>Choeroniscus minor</i>	20	FOND	2,6 $\pm$ 0,8	49 $\pm$ 8,7	72,5 $\pm$ 7,9	122 $\pm$ 2,8		
<i>Glossophaga soricina</i>	13	H1	4,7 $\pm$ 0,6	23 $\pm$ 1,8	17 $\pm$ 2,9	44 $\pm$ 1,1	61 $\pm$ 1,5	
<i>Lionycteris spurrelli</i>	4	FOND	3,8 $\pm$ 0,3	29,5 $\pm$ 2,4	52 $\pm$ 4,5	103 $\pm$ 3,7		
	30	H1	3,5 $\pm$ 1,1	53 $\pm$ 13,1	54 $\pm$ 9,2	111 $\pm$ 7,2		
<i>Lonchophylla thomasi</i>	20	H2	2,1 $\pm$ 0,5	34 $\pm$ 10,8	28 $\pm$ 0,0	64,5 $\pm$ 2,1	98,5 $\pm$ 4,7	
<i>Desmodus rotundus</i>	30	H1	2,2 $\pm$ 0,4	30,5 $\pm$ 7,4	32 $\pm$ 2,9	81 $\pm$ 4,6	102 $\pm$ 2,3	
<i>Diaemus youngi</i>	30	H1	2,7 $\pm$ 0,7	25 $\pm$ 3,1	28 $\pm$ 2,2	52 $\pm$ 2,5	70 $\pm$ 6,6	
<i>Glyphonycteris daviesi</i>	11	H1	1,6 $\pm$ 0,2	26 $\pm$ 2,6	29 $\pm$ 0,0	59 $\pm$ 5,1	72 $\pm$ 5,2	
<i>Lophostoma carrikeri</i>	8	H1	2,1 $\pm$ 0,4	24 $\pm$ 2,7	26 $\pm$ 1,5	51 $\pm$ 2,5	73 $\pm$ 4,7	
<i>Lophostoma schulzi</i>	8	H1	1,3 $\pm$ 0,3	12,5 $\pm$ 4,9		56 $\pm$ 0,7	70,5 $\pm$ 2,2	
	2	FOND	3,3 $\pm$ 0,6	15,5 $\pm$ 0,7	27,5 $\pm$ 0,7	37 $\pm$ 0,0		
	3	H1	3,7 $\pm$ 0,5	31 $\pm$ 4		54 $\pm$ 2,5	72 $\pm$ 3,5	
<i>Lophostoma silvicolum</i>	20	H2	2,7 $\pm$ 0,8	32 $\pm$ 6,6	24 $\pm$ 3,8	56 $\pm$ 3,7	70,5 $\pm$ 5	
	2	H1	2,2 $\pm$ 0,2	27 $\pm$ 9,9	30 $\pm$ 0,0	78,5 $\pm$ 2,1	102 $\pm$ 2,1	
<i>Micronycteris brosetti / microtis</i>	8	H2	1,9 $\pm$ 0,3	30,5 $\pm$ 7,4	34 $\pm$ 3,2	82 $\pm$ 5,2	102 $\pm$ 2,3	
	11	H1	1 $\pm$ 0,1	28 $\pm$ 1,7		67 $\pm$ 6	96 $\pm$ 4,3	
<i>Micronycteris cf microtis</i>	19	H2	1 $\pm$ 0,1	30 $\pm$ 2,7		77 $\pm$ 2,4	98 $\pm$ 3,3	
<i>Micronycteris schmidtorum</i>	2	H1	0,8 $\pm$ 0,1	24,5 $\pm$ 4,9		86 $\pm$ 5,7		
<i>Mimon crenulatum</i>	25	H2	1,7 $\pm$ 0,3	22 $\pm$ 2,2		43 $\pm$ 0,0	67 $\pm$ 3,1	
<i>Phylloderma stenops</i>	22	H1	1,9 $\pm$ 1	30 $\pm$ 6,2	30 $\pm$ 3,4	59,5 $\pm$ 6,4	73 $\pm$ 6	
	8	H2	2,1 $\pm$ 0,3	21 $\pm$ 7,5	26,5 $\pm$ 2,9	51,5 $\pm$ 5,8	62 $\pm$ 4,9	
<i>Phyllostomus discolor</i>	26	H2	2,6 $\pm$ 0,4	20 $\pm$ 4,7	19,1 $\pm$ 2,6	35,1 $\pm$ 4,3	48,3 $\pm$ 8	
<i>Phyllostomus elongatus</i>	18	H2	1,8 $\pm$ 0,6	15 $\pm$ 4,2	20,9 $\pm$ 1,1		57,5 $\pm$ 3	
	12	H3	3,1 $\pm$ 0,8	26,5 $\pm$ 3,2	17 $\pm$ 3,1	39 $\pm$ 0,8	60 $\pm$ 1,9	69 $\pm$ 2,4
<i>Phyllostomus hastatus</i>	17	H2	2,4 $\pm$ 0,8	17 $\pm$ 1,3	15 $\pm$ 1,9	32 $\pm$ 1,6	45 $\pm$ 1,2	
	9	H3	2,6 $\pm$ 0,2	24 $\pm$ 3,3				62 $\pm$ 1
<i>Phyllostomus latifolius</i>	30	H2	3,1 $\pm$ 0,6	22 $\pm$ 2,2		33,7 $\pm$ 1,4	61,4 $\pm$ 1,4	
	6	FOND	1,4 $\pm$ 0,1	7 $\pm$ 0,9	22 $\pm$ 2,7	41,5 $\pm$ 4,2	59,5 $\pm$ 3,2	
	1	H1	4,5 $\pm$ 0,0	24 $\pm$ 0,0	20 $\pm$ 0,0	42 $\pm$ 0,0	54 $\pm$ 0,0	
	33	H2	2,3 $\pm$ 1	21 $\pm$ 3,9	22 $\pm$ 2	46 $\pm$ 2,4	67 $\pm$ 3	
<i>Trachops cirrhosus</i>	2	H3	1,6 $\pm$ 0,1	24,5 $\pm$ 0,7	27 $\pm$ 0,0	44,5 $\pm$ 0,7	65,5 $\pm$ 6,4	84,5 $\pm$ 3,5
	24	H1	1,7 $\pm$ 0,3	29,5 $\pm$ 5,9	27,5 $\pm$ 3,2	59 $\pm$ 4	80 $\pm$ 5,1	
	2	H2	1,6 $\pm$ 0,1	28 $\pm$ 2,8		70,5 $\pm$ 0,7	85,5 $\pm$ 2,1	
<i>Trinycteris nicefori</i>	17	H1	2,2 $\pm$ 1,1	27 $\pm$ 3,1	29 $\pm$ 3,7	61 $\pm$ 3,3	77,5 $\pm$ 5	
<i>Carollia brevicauda</i>	13	H2	1,9 $\pm$ 0,5	34 $\pm$ 5,9	31 $\pm$ 1,3	67 $\pm$ 5	85 $\pm$ 6,8	
<i>Carollia perspicillata</i>	17	H1	2,1 $\pm$ 0,4	36 $\pm$ 4,9	31 $\pm$ 4,1	66 $\pm$ 3,4	84 $\pm$ 4,8	
<i>Rhinophylla pumilio</i>	3	FOND	1,4 $\pm$ 0,1	18 $\pm$ 1,2	25 $\pm$ 1	57,5 $\pm$ 1,9	98 $\pm$ 6,7	
	13	H1	1,6 $\pm$ 0,3	27 $\pm$ 4,6	31 $\pm$ 1,9	60 $\pm$ 2,8	86 $\pm$ 3	
	9	H2	1,7 $\pm$ 0,3	25 $\pm$ 3,2	31 $\pm$ 0,6	62 $\pm$ 1,2	90 $\pm$ 2,8	
<i>Ametrida centurio</i>	17	FOND	3,2 $\pm$ 1	50 $\pm$ 15,3	80 $\pm$ 6,4			
<i>Artibeus cinereus</i>	11	H1	2 $\pm$ 0,5	51 $\pm$ 8,3	46 $\pm$ 9,8	80 $\pm$ 6,5	99,5 $\pm$ 7,5	
<i>Artibeus concolor</i>	16	H1	3,6 $\pm$ 1,3	30,5 $\pm$ 3,4	34 $\pm$ 5,7	64 $\pm$ 11	85 $\pm$ 16	
	4	H2	1,9 $\pm$ 0,3	42,5 $\pm$ 4,6	34 $\pm$ 1,3	82,5 $\pm$ 1	110,5 $\pm$ 1,9	

Espèce	N. signaux analysés	Intens. Harm.	Durée totale	Largeur de bande	FME fond.	FME H1	FME H2	FME H3
<i>Artibeus gnomus</i>	5	FOND	5,3 ± 0,0	22 ± 3,2	13 ± 0,5	60,5 ± 1	74 ± 7,5	
	25	H1	2,1 ± 0,6	50 ± 7,7	58 ± 7,5	76 ± 4,9	101 ± 2,8	
<i>Artibeus lituratus</i>	7	FOND	2,2 ± 1,8	18 ± 1,9	38 ± 3,4	84 ± 4		
	26	H1	3,1 ± 1,4	44 ± 12	28 ± 6,6	67,5 ± 11,7	85 ± 15,3	
<i>Artibeus obscurus</i>	8	FOND	1,8 ± 0,3	8,5 ± 1,7	15,5 ± 1,5			
	26	H2	2,2 ± 1	33 ± 4,6	23 ± 3,1	55 ± 4,6	70 ± 6	
<i>Artibeus planirostris</i>	6	H1	3,9 ± 0,5	32 ± 2,9	22 ± 0,4	52 ± 3	63 ± 5,7	
	25	H2	2,2 ± 0,4	35 ± 5,5	25 ± 1,7	51 ± 2,7	65 ± 4,8	
<i>Chiroderma trinitatum</i>	8	H1	2 ± 0,3	49,5 ± 7,5	44 ± 0,4	95 ± 6,9	117 ± 0,0	
	15	H2	5 ± 0,7	32 ± 4,4	32 ± 5,4	69,5 ± 8,7	95 ± 4,7	
<i>Chiroderma villosum</i>	21	H2	1,9 ± 0,2	35 ± 7,5	30 ± 0,6	73 ± 8,5	95 ± 4,6	
<i>Platyrrhinus brachycephalus</i>	3	H2	4,7 ± 0,4	33 ± 2,6			74 ± 2	92 ± 3,2
	10	H3	5 ± 0,7	39,5 ± 7,2	23 ± 3	55,5 ± 8,6	76,5 ± 7,1	92 ± 1,9
<i>Platyrrhinus fusciventris / incarum</i>	8	H1	4 ± 0,4	27 ± 3,3	22 ± 1	52 ± 2	60,5 ± 5,2	
	17	H2	2,8 ± 1	32 ± 8,5	29,5 ± 4,7	56 ± 6,2	91 ± 6,4	
	7	H3	1,6 ± 0,3	48 ± 7,2			86,5 ± 5	102 ± 2,1
<i>Sturnira lilium</i>	8	H1	3,3 ± 0,6	51,5 ± 8,1	38 ± 9,5	73 ± 6,5	84 ± 7,7	
	20	H2	3,6 ± 1,5	45,5 ± 11,5	39 ± 1,4	70 ± 8,6	83,5 ± 4,3	
<i>Sturnira tildae</i>	30	H1	1,8 ± 1,3	31,5 ± 3,8	35 ± 4,2	59 ± 4,9	78 ± 5,1	
	5	H2	2 ± 0,6	30 ± 7		66 ± 5,7	78 ± 5,1	
<i>Uroderma bilobatum</i>	7	H1	3 ± 0,9	18 ± 2,4	28 ± 1,4	64 ± 0,8	76 ± 4,8	
	10	H2	2,7 ± 0,3	38 ± 2,8	25 ± 1,7	65 ± 1,3	83,5 ± 1,4	
<i>Vampyressa brocki</i>	8	H1	2,7 ± 0,4	26 ± 3,4	35 ± 2,6	73 ± 1,6	83 ± 1,6	
<i>Vampyrodes caraccioli</i>	6	H2	2,2 ± 0,5	37 ± 5			78,5 ± 3,9	85 ± 3,1

conférer un pouvoir séparateur apte à apprécier des reliefs à faible profondeur de champ, caractéristique précieuse en sous-bois dense (BARATAUD, 2012).

Le milieu très dense de la forêt primaire, siège probable de l'évolution des Phyllostomidés, est sans doute la pression de sélection explicative de l'homogénéité de leur sonar, en dépit de la grande disparité morphologique et écologique de ses nombreux représentants.

Cas particuliers de Phyllostomidés

❖ Genre *Micronycteris*

La taxonomie au sein de ce genre n'est pas encore élucidée, notamment pour le complexe *M. microtis* – *megalogotis* (PORTER *et al.*, 2007).

M. cf. microtis et *M. schmidtorum* affichent des caractéristiques distinctes des autres Phyllostomidés, qui font appel à des critères d'analyse auditive : la sonorité est sifflée (et non nasillarde), et la répartition de l'énergie concentre un pic en fin de signal (claquement final), alors que la règle au sein de la famille est un pic en début (amorce explosive). Ces critères sont déjà utilisés avec succès pour les espèces du genre *Myotis* en Europe (BARATAUD, 2012), et confèrent à leur diagnose une effi-

cacité reconnue. L'importance de l'analyse auditive est ainsi une nouvelle fois confortée, puisque ce sont les seuls critères permettant de séparer ce genre des autres au sein de la famille des Phyllostomidés. La distinction entre ces deux espèces est pour l'instant en suspens, par manque de matériel sonore pour *M. schmidtorum* et par manque de références concernant les autres espèces du genre. La Figure 20 semble cependant esquisser une FME moins élevée chez *M. cf. microtis*. Le troisième taxon correspond à une identification morphologique incertaine réalisée aux Nouragues en 2009, l'individu ayant été relâché sous l'appellation «*M. brosetti* / cf. *microtis*». Or cet individu a produit des signaux à sonorité nasillarde et amorce explosive, ce qui rend son appartenance à *M. cf. microtis* peu probable, les deux séquences disponibles pour cette dernière espèce contenant clairement des signaux à sonorité sifflée et claquement final. Une telle plasticité, bien que non impossible, serait un précédent chez les Phyllostomidés. Le fait que la durée des signaux soit plus longue chez *M. brosetti* / cf. *microtis* (Fig. 20) pourrait s'avérer significatif dans la mesure où les conditions de vol étaient comparables pour tous les individus enregistrés.

❖ *Ametrida centurio*

Les signaux de cette espèce divergent de ceux de la majorité des Phyllostomidés, selon des critères d'analyse auditive (sonorité sifflée au lieu de nasillarde, absence de pic au lieu d'amorce explosive) et informatique (structure FM linéaire, énergie sur fondamental sans harmonique marqué). En cela elle se rapproche des signaux de *Furipterus horrens*, mais sur des fréquences inférieures (Fig. 26).

En l'état actuel de nos connaissances, son identification acoustique est aisée en combinant ces critères auditifs et informatiques.

❖ *Lonchorhina inusitata*

Les caractéristiques acoustiques de cette espèce (Tableau 7) l'éloignent fortement des autres représentants de sa famille, pour le rapprocher (si ce n'était l'énergie portée

par l'harmonique 2) de *Rhynchonycteris naso* (énergie sur H1) ou du genre *Noctilio* (énergie sur fondamental). En effet *L. inusitata* utilise des signaux de structure QFC/FMd et pratique couramment en phase de croisière une alternance plus ou moins régulière de signaux bande étroite / bande large (Fig. 21), à l'instar des Noctilionidés. Les fréquences utilisées étant sans recouvrement avec les autres espèces ayant la même structure de signal (Fig. 22), l'identification acoustique de *L. inusitata* est aisée.

Famille des Thyroptéridés

Les deux espèces de *Thyroptera* produisent des signaux (Fig. 23) FM à amorce explosive et largeur de bande moyenne (Tableau 8). La ressemblance avec les Phyllostomidés s'arrête ici, puisque contrairement à ces

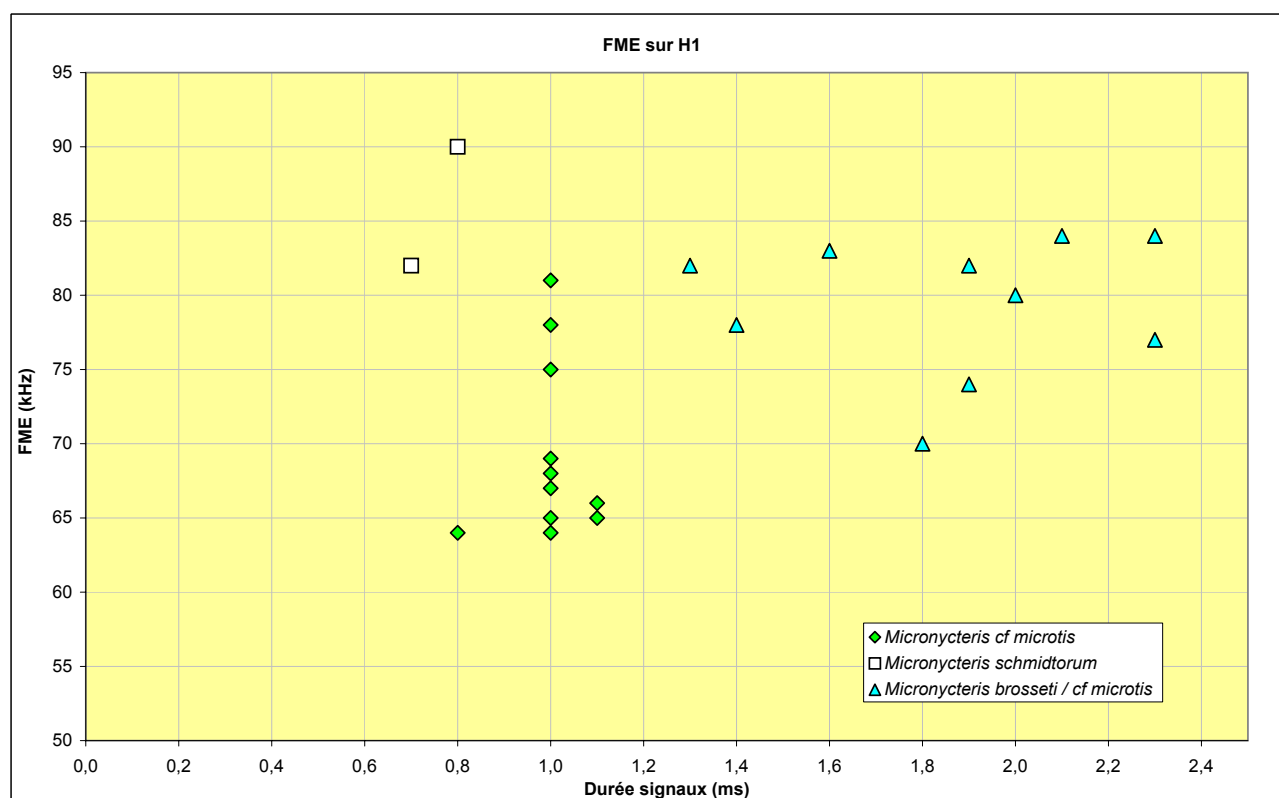


Fig. 20 : Distribution de variables des signaux de *Micronycteris* spp. (énergie sur l'harmonique 1).

Tableau 7 : Caractéristiques des signaux de *Lonchorhina inusitata*.

Légende: QFC: quasi fréquence constante; FMd: fréquence modulée descendante; FME: fréquence du maximum d'énergie; H: harmonique.

Espèce	N. signaux analysés	Type	FME FC initiale (kHz) médiane (mini-maxi)	Largeur de bande (kHz) médiane (mini-maxi)	Rapport durée FC/durée totale	Commentaires
<i>Lonchorhina inusitata</i>	34	QFC/FMd	38,7 (37,1-40,6)	8,4 (7,1-10,4)	53,90 %	FME sur H2.
	16	QFC	38,4 (38,3-39,7)	0,0 (0,0-1,8)	100 %	FME sur H2.

derniers la sonorité est sifflée, sans filtrage temporel différentiel entre harmoniques. Contrairement à *T. discifera* qui peut porter l'énergie sur le fondamental ou sur l'harmonique 1, *T. tricolor* semble réserver l'intensité maximale au fondamental (mais il s'agit peut-

être d'un problème d'échantillonnage trop faible). Si l'identification au niveau du genre est aisée, la distinction entre les deux espèces souffre d'un recouvrement qui ne permet de distinguer (en l'état actuel des connaissances) que *T. tricolor*, parfois plus bas en fréquences (Fig. 24).

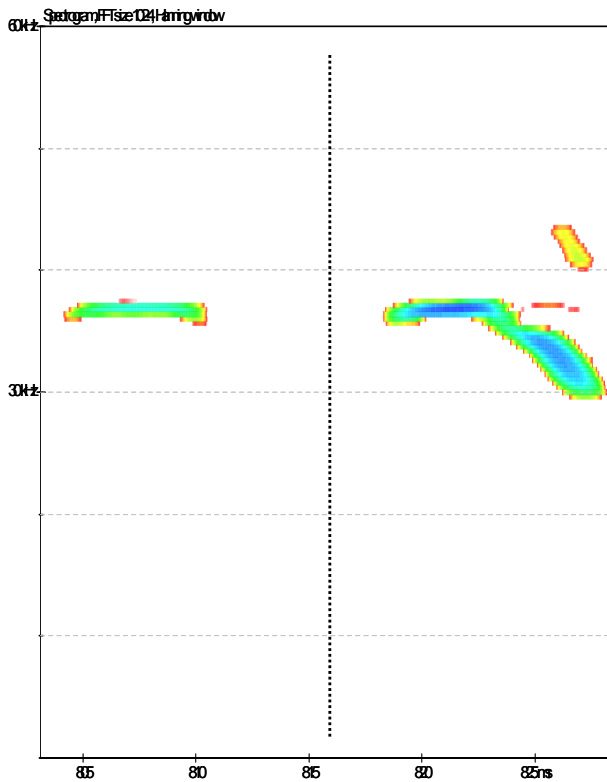


Fig. 21: Spectrogramme de signaux QFC et QFC/FMd de *Lonchorhina inusitata* (l'intervalle entre signaux a été supprimé); échelle des X = 25 ms ; échelle des Y = 150 kHz.

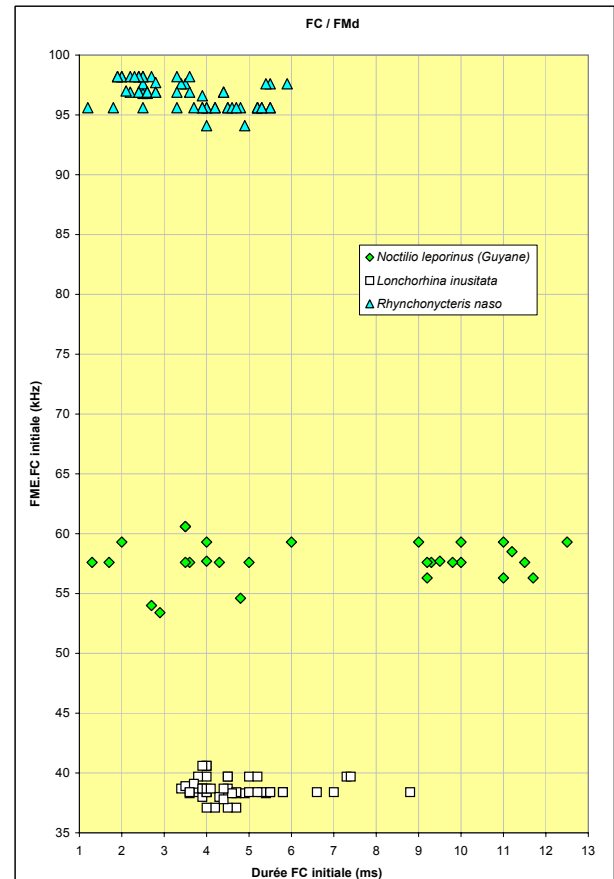
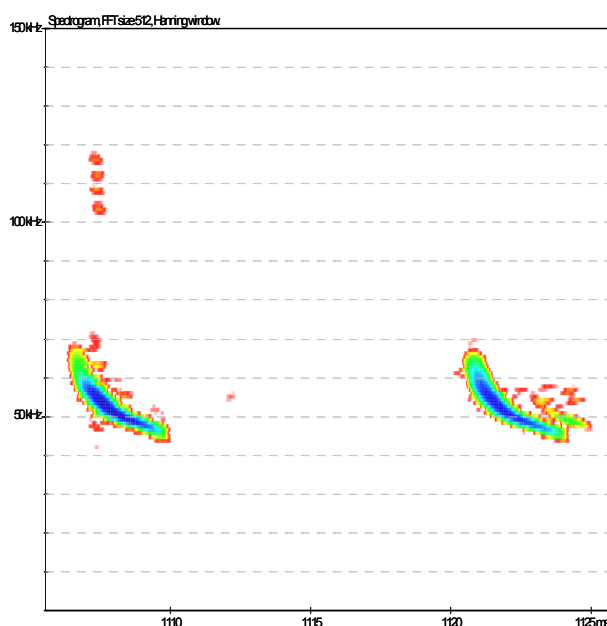


Fig. 22: Distribution de variables des signaux de trois espèces (*Lonchorhina inusitata*, *Noctilio leporinus* et *Rhynchonycteris naso*) pratiquant des signaux QFC/FMd ou FC/FMd.

Fig. 23: Spectrogramme de signaux FMd de *Thyroptera tricolor* (l'intervalle entre signaux est respecté); échelle des X = 20 ms ; échelle des Y = 150 kHz.

Tableau 8 : Caractéristiques des signaux de *Thyroptera* spp. (moyenne $\pm$ écart-type).

Légende: am expl: amorce explosive; FM: fréquence modulée; FME: fréquence du maximum d'énergie; FOND: fondamental; H: harmonique.

Espèce	N. signaux analysés	Intens. Harm.	Durée totale	Largeur de bande	FME fond	FME H1	Structure	Sonorité	Répartition énergie
<i>Thyroptera discifera</i>	5	FOND	2,9 $\pm$ 0,5	39 $\pm$ 8,5	53 $\pm$ 2,7	107 $\pm$ 6,6	FM	sifflée	am expl
	10	H1	2,5 $\pm$ 0,3	35,5 $\pm$ 4,4	52,5 $\pm$ 3,9	112,5 $\pm$ 7,3	FM	sifflée	am expl
<i>Thyroptera tricolor</i>	30	H1	3,2 $\pm$ 0,4	27 $\pm$ 5	51 $\pm$ 2,2		FM	sifflée	am expl

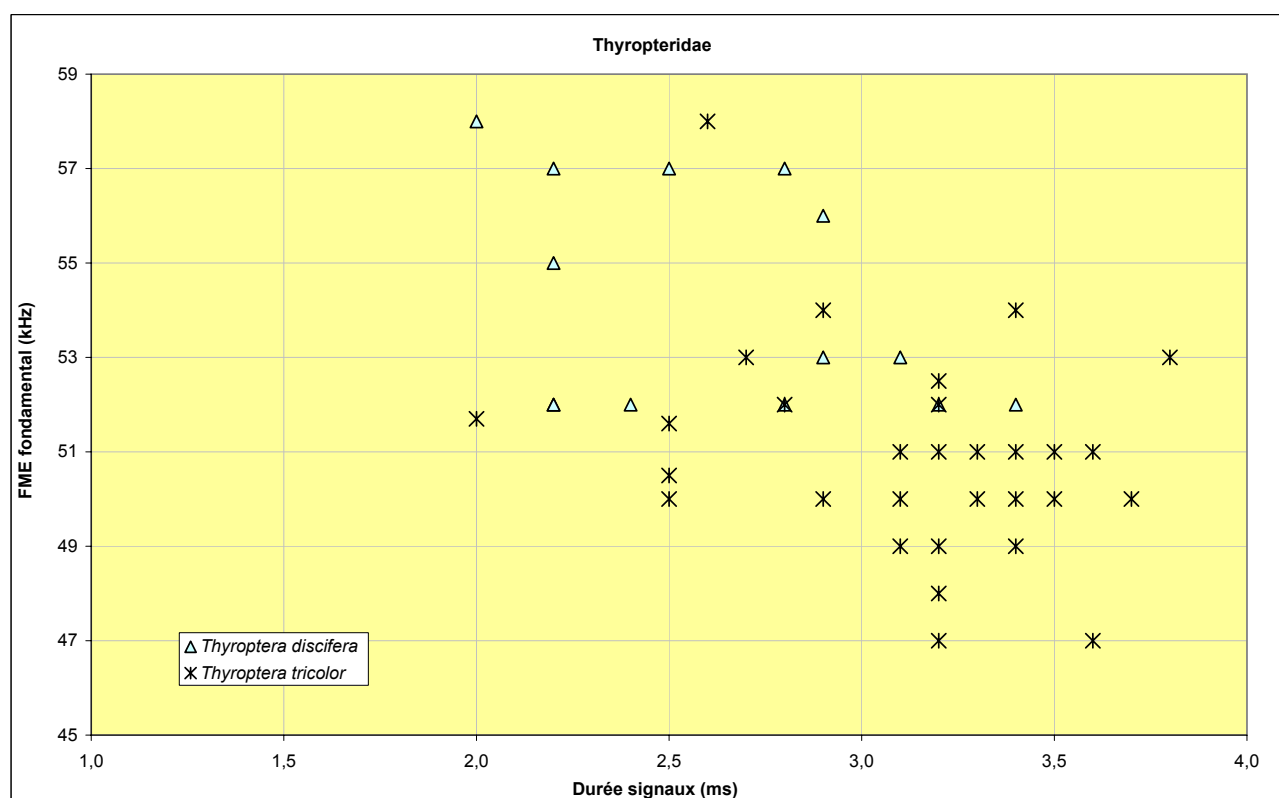


Fig. 24 : Distribution de variables des signaux des deux espèces de Thyroptéridés.

Famille des Furiptéridés

Furipterus horrens est la plus haute en fréquence parmi toutes celles que nous avons pu étudier jusqu'à. L'énergie porte sur le fondamental; la fréquence initiale peut atteindre 250 kHz; la FME est supérieure en moyenne à 150 kHz, pouvant aller jusqu'à 220 kHz. La structure FM prend souvent une forme convexe (Fig. 25), la sonorité est sifflée avec absence de pic d'énergie. Si ces caractéristiques font en théorie de *F. horrens* une espèce aisément identifiable, la hauteur extrême des fréquences pratiquées entraîne une intensité très faible qui rend les individus difficilement perceptibles. La plupart des enregistrements ont eu lieu dans le gîte (vol libre dans une vaste salle souterraine) où les individus n'étaient audibles en hétérodyné qu'à moins de 2 mètres. En activité de

chasse en milieu ouvert les signaux semblent un peu plus intenses, comme le démontre un enregistrement effectué à Maripasoula sous un lampadaire en mars 2009; les individus en approche pratiquaient alors des FM convexes sur 200 kHz de FME en moyenne, alors qu'en phase de croisière les FM étaient concaves sur 150 kHz. Une observation intéressante a eu lieu lors des enregistrements dans le gîte: plusieurs individus volaient en émettant sans cesse leurs signaux sonar; fréquemment des bruits de froissements étaient perceptibles, et un examen plus attentif a permis de conclure qu'ils étaient produits volontairement par les individus en vol, qui frotaient leurs ailes l'une contre l'autre (sans doute sous le corps). Il est possible que ces manifestations aient une fonction de communication sociale (liée au stress de la présence des observateurs?). Les plis vocaux de cette

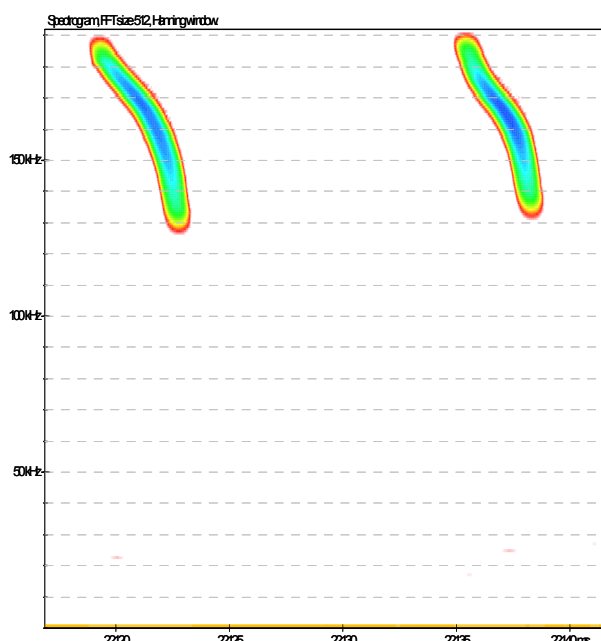


Fig. 25: Spectrogramme de signaux FMD de *Furipterus horrens* (l'intervalle entre signaux est respecté); échelle des X = 25 ms ; échelle des Y = 192 kHz.

espèce, spécialisés sur les hautes fréquences à portée limitée sont peut-être peu aptes à produire les basses fréquences nécessaires à une communication à distance ; ainsi les bruits d'ailes pourraient pallier cette carence.

Comme expliqué plus haut, nous avons associé *Ametrida centurio* dans la présentation des variables (Tableau 9 ; Fig. 26), les deux espèces étant liées par des caractéristiques structurales.

Famille des Natalidés

Natalus tumidirostris a fait l'objet d'un seul enregistrement, en juillet 2010 à Kaw. La Figure 27 illustre le spectrogramme d'un signal typique (QFC courte terminale sur H1), et le Tableau 10 donne les valeurs mesurées.

Natalus stramineus, enregistré en Guadeloupe et Martinique (BARATAUD *et al.*, 2007, 2011), produit aussi des signaux FMD à sonorité sifflée et absence de pic, avec énergie sur l'harmonique 1 en moyenne sur 120 kHz ; il est donc très proche de l'espèce de Guyane. La Figure 28 montre les distributions de valeurs des signaux des deux espèces, pour les deux variables les mieux séparées, mais il reste un recouvrement important.

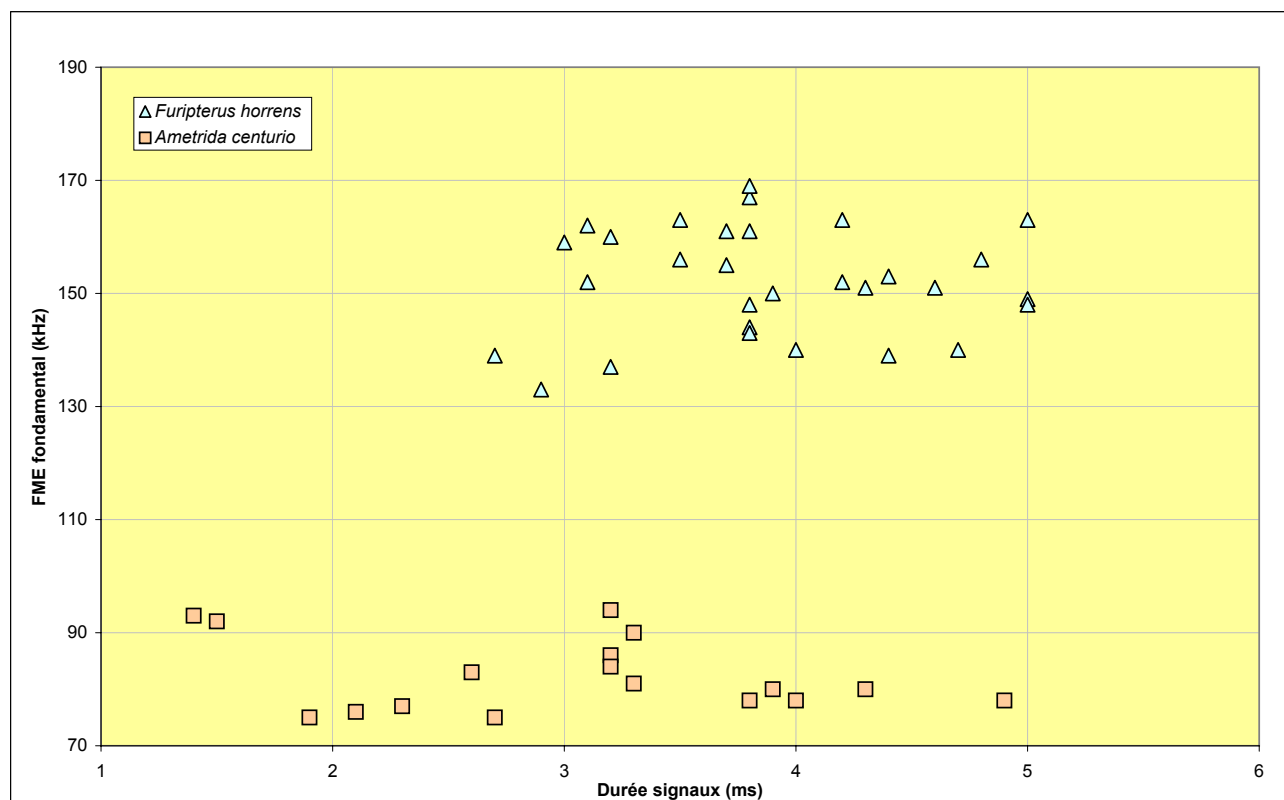


Fig. 26: Distribution de variables des signaux de *Furipterus horrens* et *Ametrida centurio*.

Tableau 9 : Caractéristiques des signaux de *Furipterus horrens* et *Ametrida centurio* (moyenne $\pm$ écart-type).

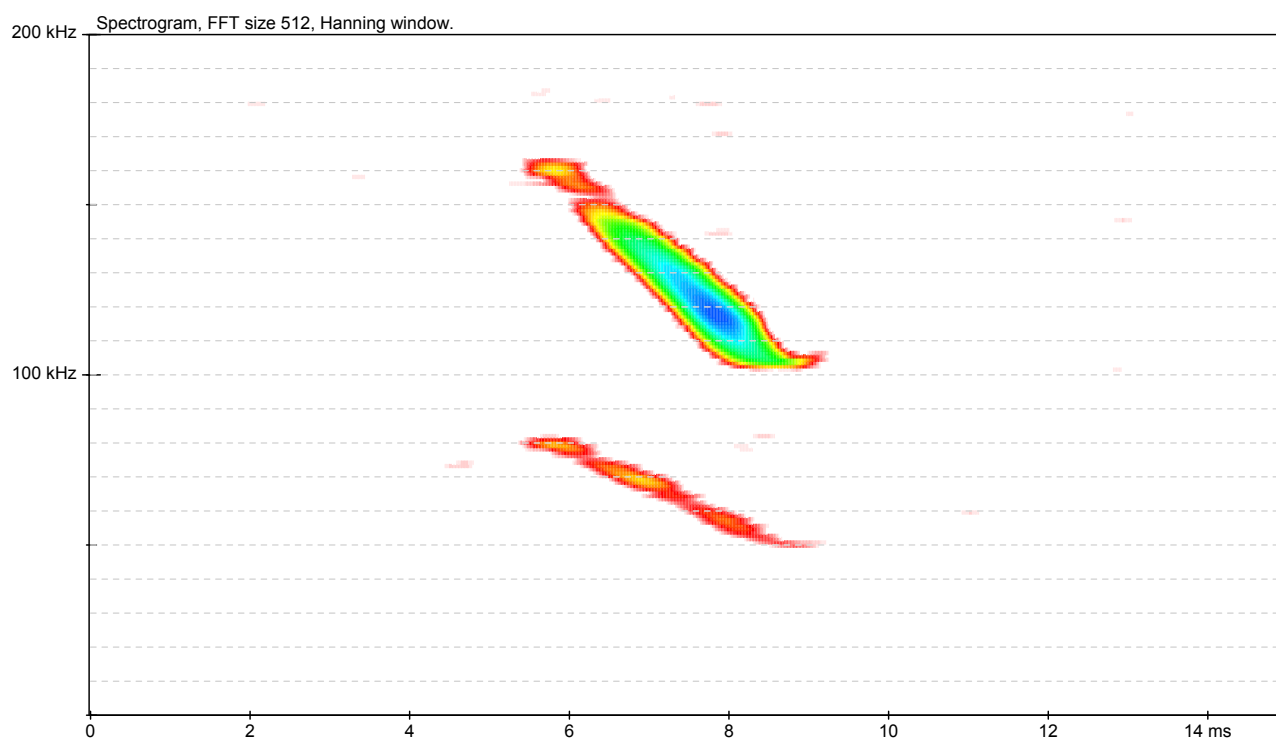
Légende : abs pic : absence de pic d'énergie audible ; FM abr : fréquence modulée abrupte ; FME : fréquence du maximum d'énergie ; FOND : fondamental.

Espèce	N. signaux analysés	Intensité maximale	Durée totale	Largeur de bande	FME fond.	Structure	Sonorité	Répartition énergie
<i>Furipterus horrens</i>	30	FOND	3,8 $\pm$ 0,7	75,5 $\pm$ 20,2	152 $\pm$ 9,6	FM abr convexe	sifflée	abs pic
<i>Ametrida centurio</i>	17	FOND	3,2 $\pm$ 1	50 $\pm$ 15,3	80 $\pm$ 6,4	FM abr linéaire	sifflée	abs pic

Tableau 10 : Caractéristiques des signaux de *Natalus tumidirostris* (moyenne $\pm$ écart-type).

Légende : abs pic : absence de pic d'énergie audible ; FM : fréquence modulée ; FME : fréquence du maximum d'énergie ; fond. : fondamental ; H : harmonique ; QFC : quasi fréquence constante.

Espèce	N. signaux analysés	Intens. Harm.	Durée totale	Largeur de bande (H1)	FME fond.	FME H1	Structure	Sonorité	Répartition énergie
<i>Natalus tumidirostris</i>	5	H1	3,5 $\pm$ 0,1	77,4 $\pm$ 29,5	79,4 $\pm$ 3,8	120,2 $\pm$ 5,8	(QFC) FM (QFC)	sifflée	abs pic

Fig. 27 : Spectrogramme d'un signal de *N. tumidirostris* ; échelle des X = 15 ms ; échelle des Y = 200 kHz.

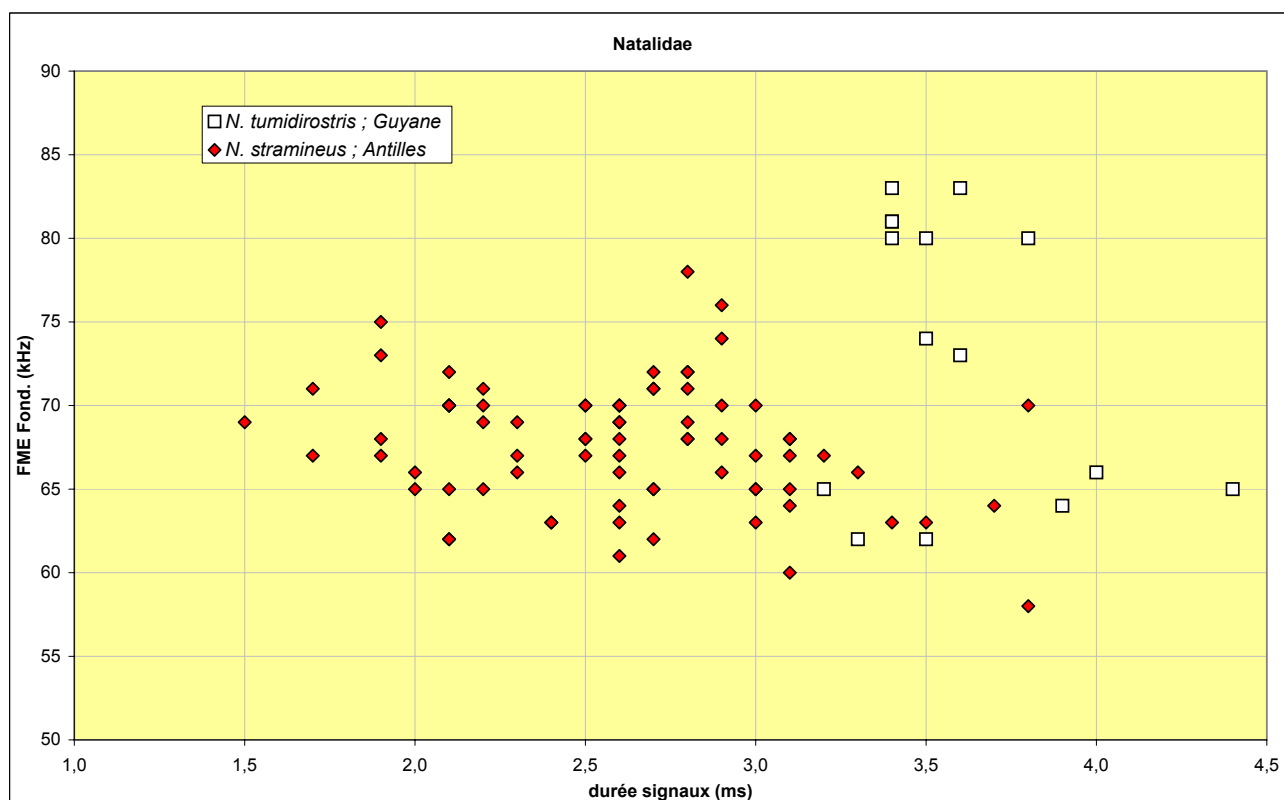


Fig. 28 : Distribution de variables des signaux de *Natalus tumidirostris* et *Natalus stramineus*.

Famille des Vespertilionidés

Les Vespertilionidés partagent avec les Molossidés de toujours porter l'énergie sur le fondamental (les harmoniques pouvant même être absents).

La systématique au sein de ce groupe est à préciser pour le genre *Myotis* (MORATELLI & DE OLIVEIRA, 2011 ; STADELMANN *et al.*, 2007) notamment pour *M. riparius* qui s'avère être un complexe d'après des analyses génétiques (génotypes dénommés *M. riparius*-PS1 et *M. riparius*-PS3 dans CLARE *et al.*, 2006) ; les deux espèces seraient présentes en Guyane (CATZEFLIS *et al.*, 2013).

Myotis albescens, bien que potentiel (BRAUN *et al.*, 2009), est de présence douteuse en Guyane (CATZEFLIS *et al.*, 2013), et il semble qu'aucune donnée acoustique bibliographique n'existe sur cette espèce. Parmi les quatre espèces de *Lasiurus* signalées en Guyane, seule *L. blossevillii* a été enregistrée, grâce à la capture d'un individu par Kévin Pineau, couplée avec des enregistrements automatiques à proximité du filet. Cette espèce affiche une diversité de structures FM étonnante (Fig. 29 et 30), pouvant passer de l'une à l'autre au sein d'une séquence sans qu'une corrélation stable puisse être établie avec l'environnement ou le comportement de vol. Cette caractéristique a déjà été notée par PIERSON *et al.* (2006).

Les genres *Myotis* et *Eptesicus* affichent une excellente unité structurelle : d'une FM descendante plus ou moins pentue et hyperbolique en approche d'obstacles, ils

passent à la FMd / QFC en milieu ouvert (Fig. 31 à 34) ; les largeurs de bande sont variables selon les distances aux obstacles et le degré de curiosité de l'animal, mais en moyenne ce sont *M. nigricans* et *E. chiriquinus* qui ont les bandes les plus étroites en milieu semi-ouvert à ouvert. *M. nigricans* a déjà été étudié au Panama (SIEMERS *et al.*, 2001), et nos résultats en Guyane sont conformes ; cette espèce semble être plus liée aux milieux ouverts que *M. cf. riparius* qui ne semble guère s'éloigner de la lisière ou du sous-bois peu dense.

Les sérotines sont typiquement des espèces de lisières. *E. chiriquinus* a un comportement assez plastique, puisqu'elle a été contactée aussi bien en lisière intérieure (couloir sous-bois) qu'au-dessus de la canopée (tour COPAS à la réserve des Nouragues) ; dans la réserve de Lucifer Dékou-Dékou en 2006 elle fréquentait assidûment la lisière ouverte d'une clairière.

Le Tableau 11 résume les variables mesurées les plus significatives pour les taxons étudiés, en séparant les mesures obtenues sur deux morphotypes de *M. cf. riparius* : l'un (pelage gris clair à jarres longues, museau long et effilé) capturé près du littoral nord et nord-ouest, l'autre (voir CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 2001 ; SIMMONS & VOSS, 1998) dans différentes forêts primaires du centre (Nouragues, Lucifer). Les individus enregistrés ont fait l'objet de biopsies pour analyses génétiques ultérieures ; ces dernières révéleront peut-être une concordance entre différences morphologiques, acoustiques et génétiques.

Les cinq taxons étudiés ne présentent pas de difficulté d'identification. Le croisement de deux variables (FME de la partie QFC x durée des signaux) sépare bien *E. chiriquinus*, *E. furinalis* et *M. nigricans* (Fig. 35a). Les fréquences terminales de *M. nigricans* et du complexe *M. cf. riparius* sont sans recouvrement; les deux morphotypes rattachés à ce dernier complexe affichent des différences malgré un recouvrement partiel, le type du littoral se rapprochant plus des valeurs de *M. nigricans* (Fig. 35b).

Les valeurs des signaux de *Lasiurus blossevillei* sont

présentées séparément (Fig. 36), les structures de ses signaux la rangeant à part au sein de la famille. Lorsque cette espèce pratique une alternance de signaux QFC/FM convexe avec des signaux FM, un risque de confusion est possible avec *Molossus molossus*. Mais contrairement à ce dernier, l'alternance est très irrégulière chez *L. blossevillei*, et ses signaux FM (souvent sigmoïdes) ont une répartition de l'énergie uniforme du début à la fin (Fig. 29a), alors qu'elle est centrée dans la partie terminale pour les signaux de Molossidés dont la courbure hyperbolique est typique (Fig. 37).

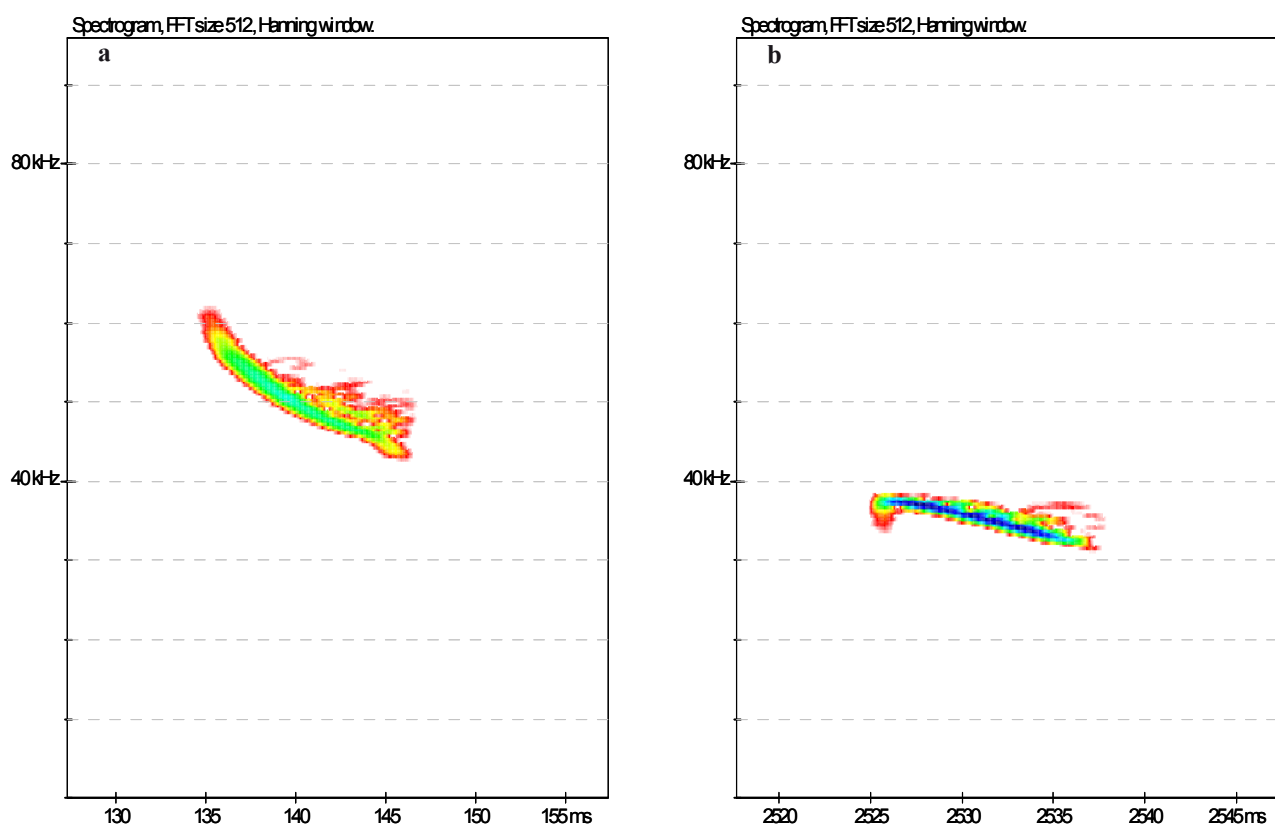


Fig. 29a, b: Spectrogrammes de signaux de *Lasiurus blossevillei*; à gauche: FM sigmoïde; à droite: QFC-FM convexe; ces signaux sont alternés irrégulièrement en phase de croisière; échelle des X = 30 ms; échelle des Y = 95 kHz.

Tableau 11 : Caractéristiques des signaux de Vespertilionidés de Guyane (moyenne $\pm$ écart-type).

Légende: abs pic: absence de pic d'énergie audible; FM apl: fréquence modulée aplanie; FME fond.: fréquence du maximum d'énergie du fondamental; QFC: quasi fréquence constante.

Espèce	N. signaux analysés	Durée totale	Largeur de bande	FME fond.	Rapport durée FC / durée totale (%)	Structure	Sonorité	Répartition énergie
<i>Eptesicus chiriquinus</i>	55	7,6 $\pm$ 1,6	30 $\pm$ 11,3	32 $\pm$ 2,6	53,9 $\pm$ 20	FM apl	sifflée	abs pic
<i>Eptesicus furinalis</i>	47	6 $\pm$ 1,3	36,1 $\pm$ 9,8	41,6 $\pm$ 2	50,1 $\pm$ 10,6	FM apl	sifflée	abs pic
<i>Myotis nigricans</i>	38	4,3 $\pm$ 1,2	28,5 $\pm$ 11,7	53,7 $\pm$ 4	39 $\pm$ 13,8	FM apl	sifflée	abs pic
<i>Myotis riparius</i> ; centre	63	5 $\pm$ 1,3	40,7 $\pm$ 11,8	58,1 $\pm$ 2,5	44,4 $\pm$ 14,8	FM / QFC	sifflée	abs pic
<i>Myotis riparius</i> ; littoral	20	5,2 $\pm$ 1,1	37,4 $\pm$ 9,5	55 $\pm$ 1,8	36,8 $\pm$ 8,2	FM / QFC	sifflée	abs pic
<i>Lasiurus blossevillei</i>	50	12,3 $\pm$ 2,5	14,3 $\pm$ 7	45,5 $\pm$ 5,3	24,7 $\pm$ 9	FM ttes formes	sifflée	abs pic

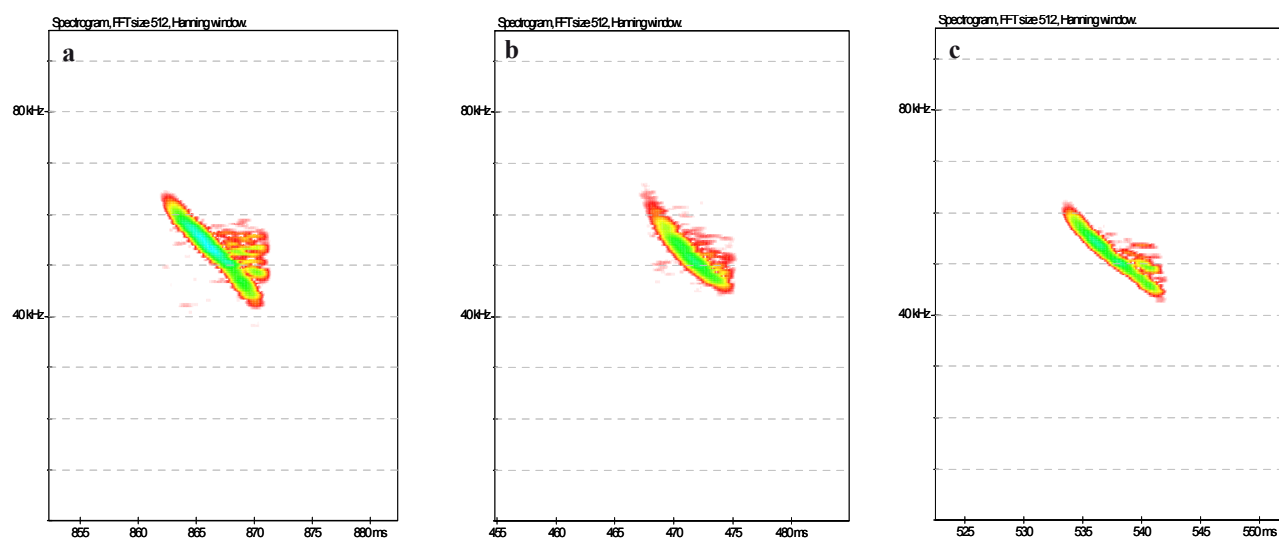


Fig. 30a, b, c: Spectrogrammes de signaux de *Lasiurus blossevillii*; a: FM convexe; b: FM concave; c: FM linéaire; la courbure peut changer d'un signal à l'autre au sein d'une même séquence; échelle des X = 30 ms; échelle des Y = 95 kHz.

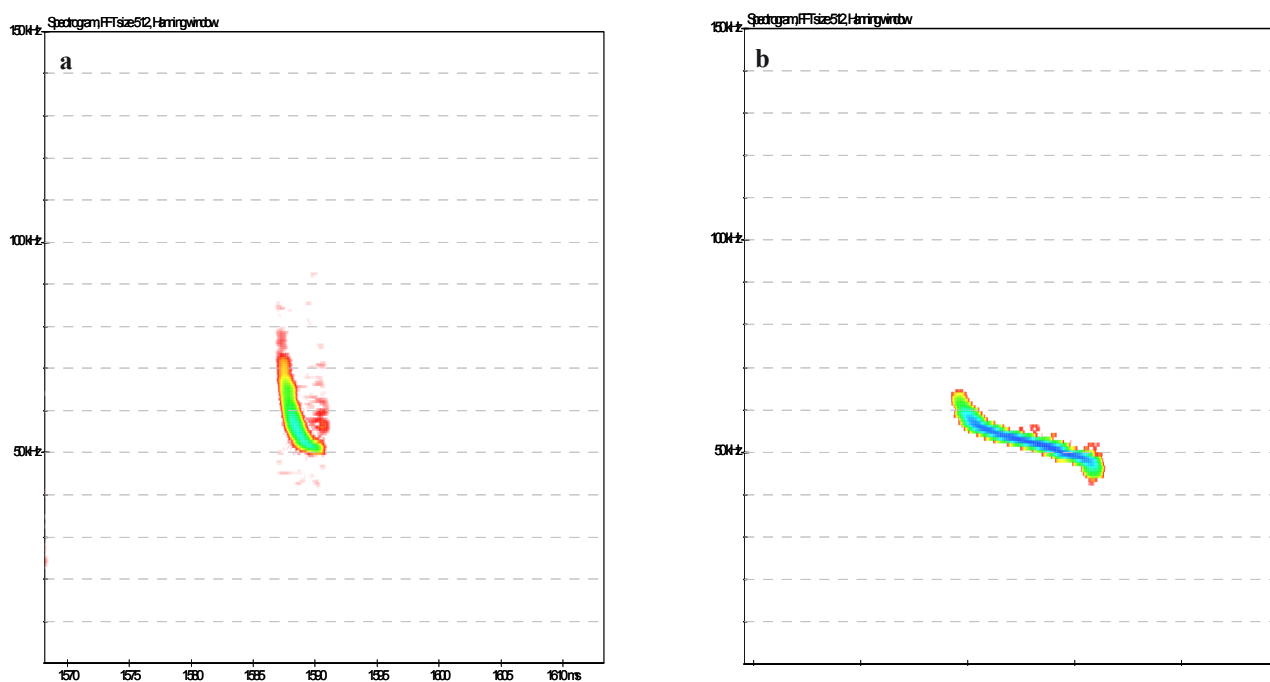


Fig. 31a, b: Spectrogrammes de signaux de *M. nigricans*; a: approche d'obstacles, échelle des X = 45 ms; échelle des Y = 150 kHz; b: milieu ouvert, échelle des X = 25 ms; échelle des Y = 150 kHz).

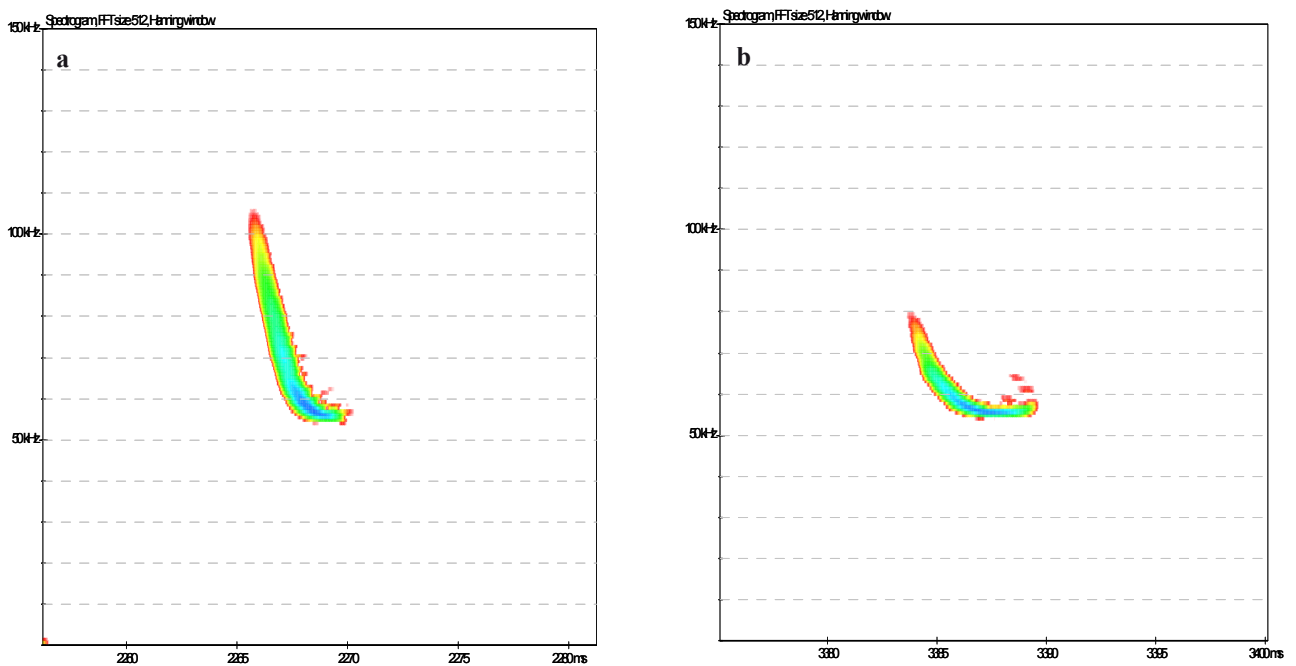


Fig. 32a, b: Spectrogrammes de signaux de *M. cf. riparius* ; a : approche d'obstacles ; b : milieu ouvert ; échelle des X = 25 ms ; échelle des Y = 150 kHz.

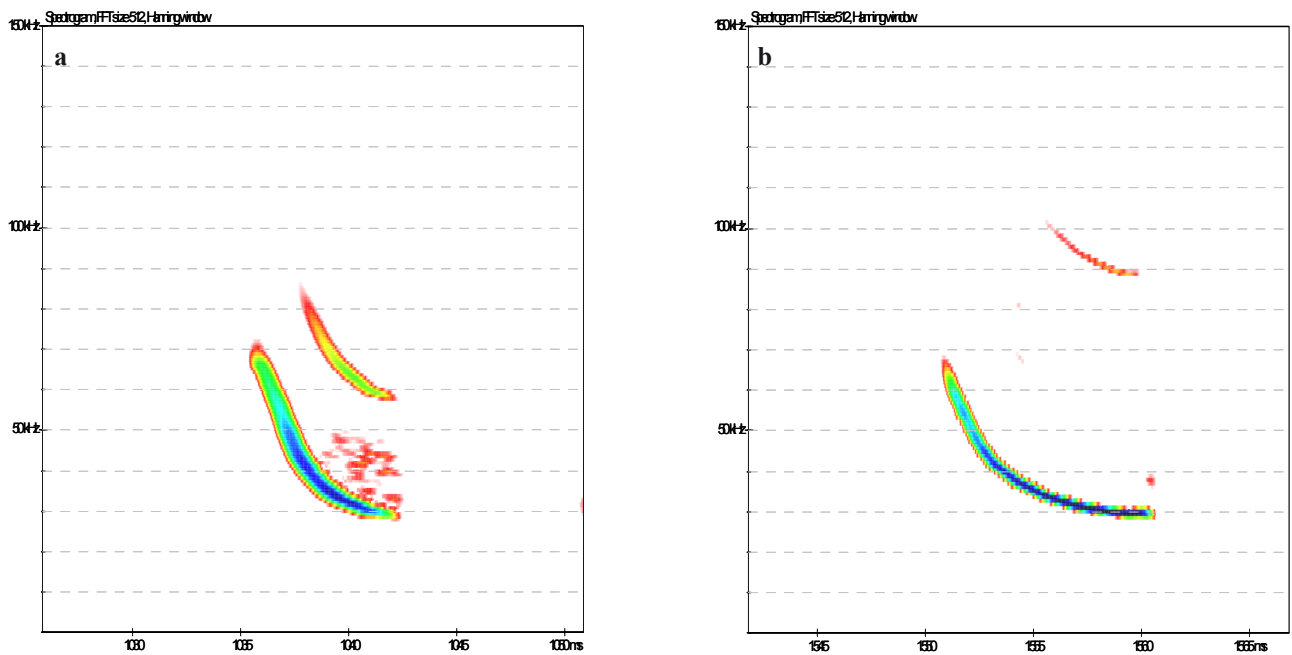


Fig. 33a, b: Spectrogrammes de signaux d'*Eptesicus chiriquinus* ; a : approche d'obstacles ; b : milieu ouvert ; échelle des X = 25 ms ; échelle des Y = 150 kHz.

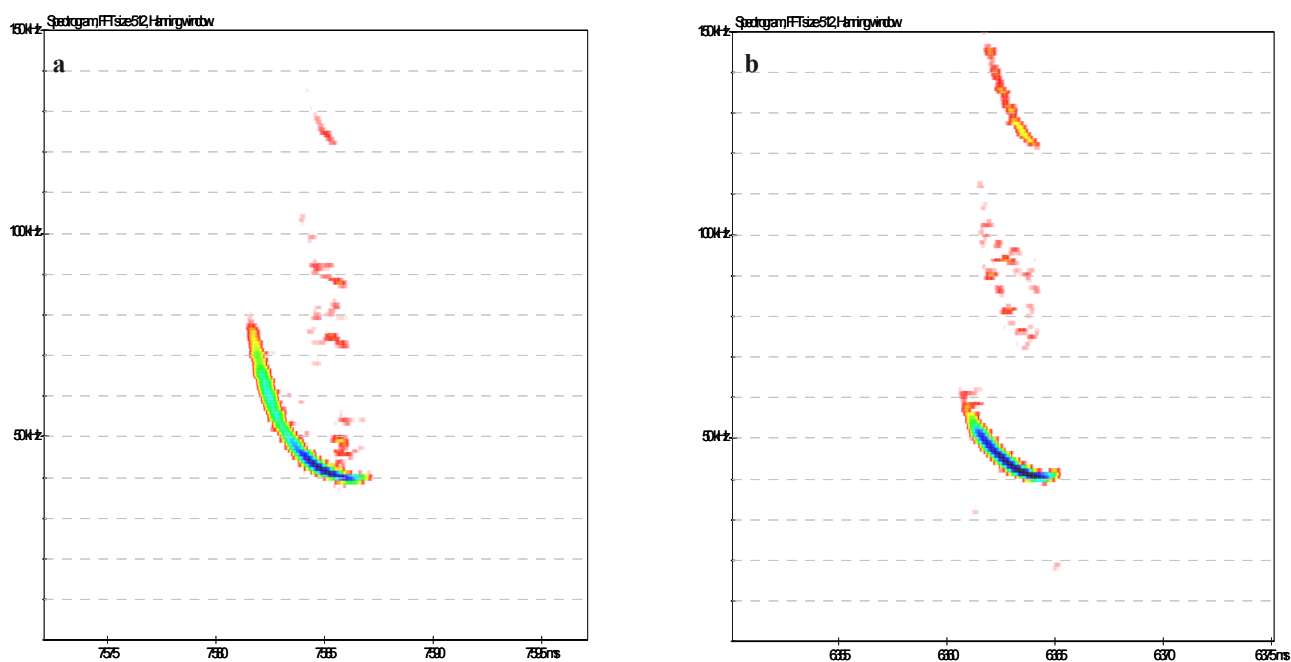


Fig. 34a, b: Spectrogrammes de signaux d'*Eptesicus furinalis*; a: approche d'obstacles; b: milieu ouvert); échelle des X = 25 ms ; échelle des Y = 150 kHz.

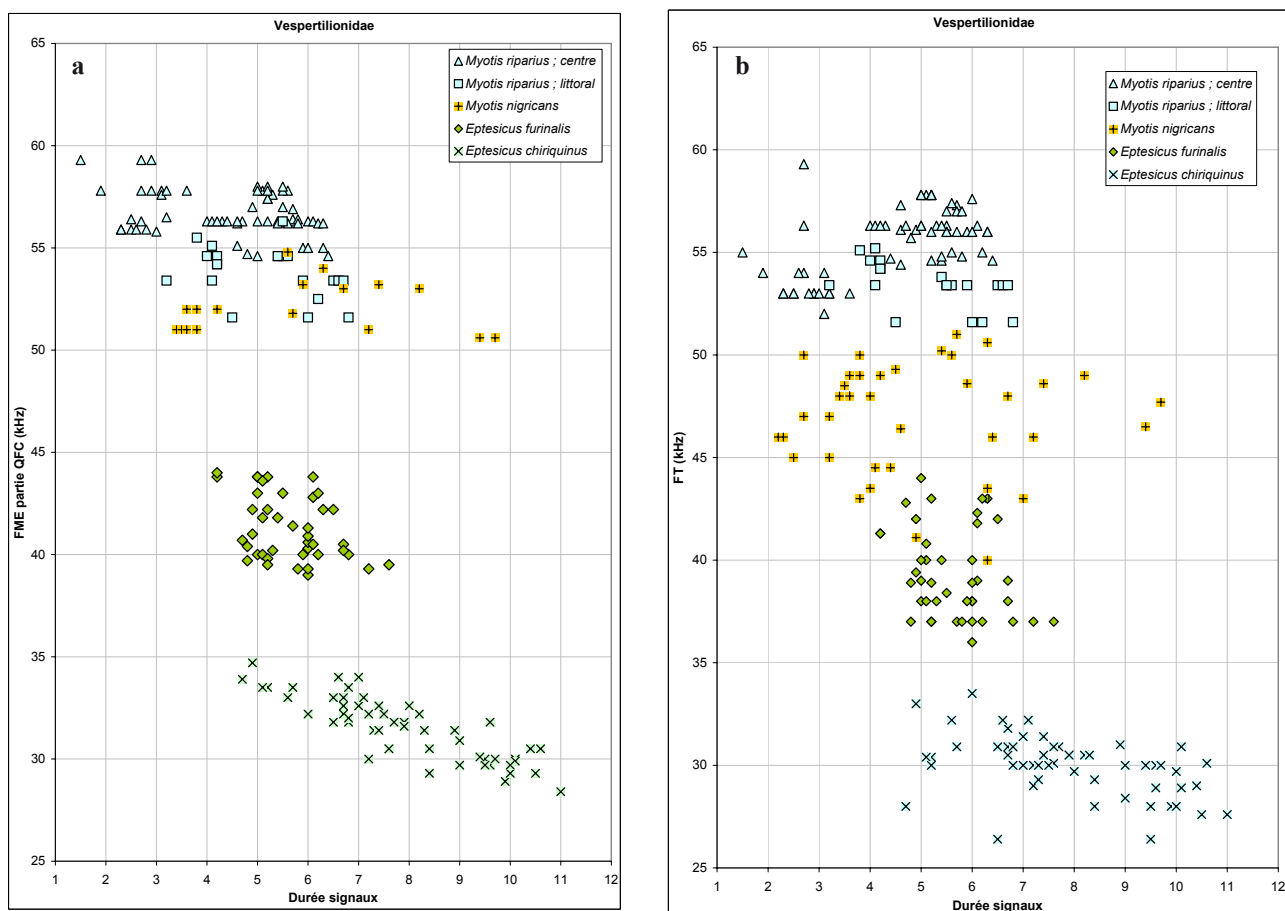


Fig. 35a, b: Distribution de variables des signaux des quatre taxons de Vespertilionidés étudiés (axe des ordonnées : a, FME de la partie QFC terminale; b, fréquence terminale).

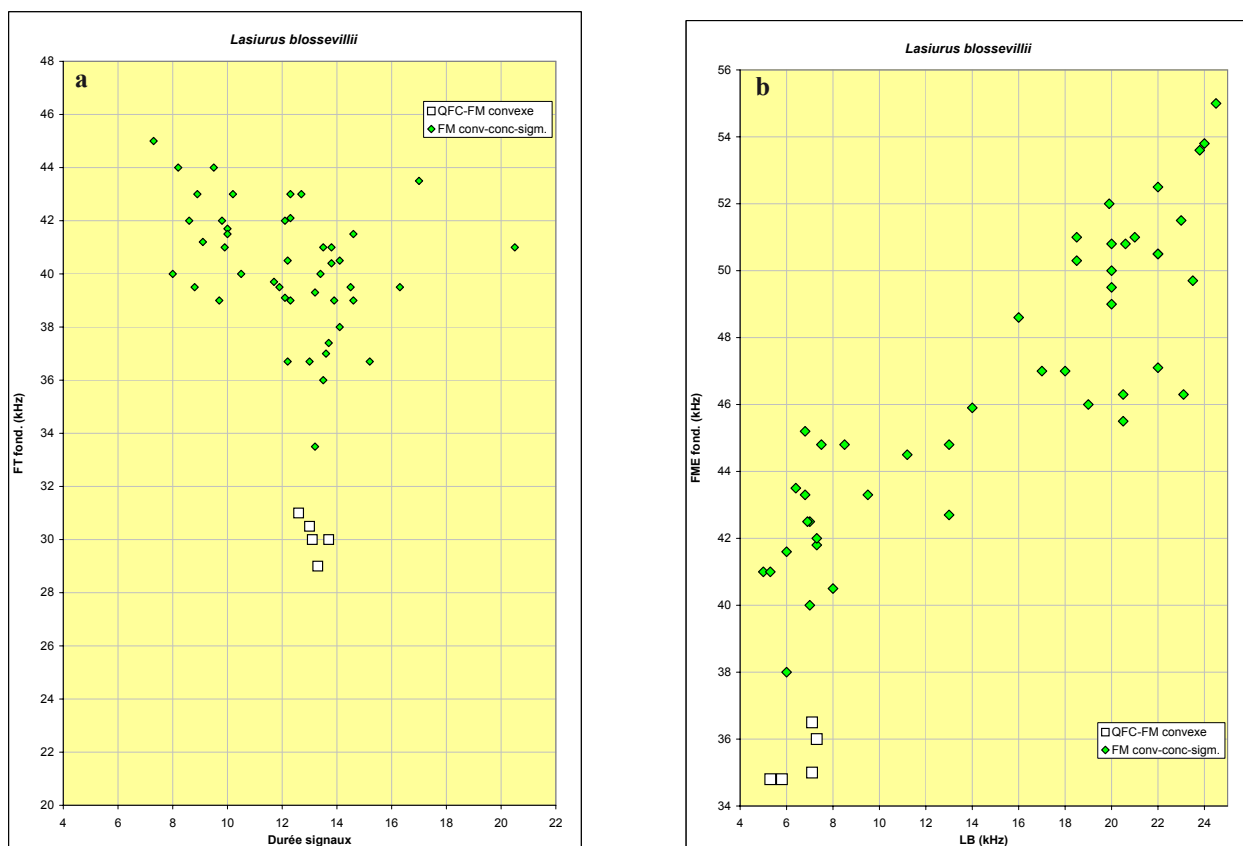
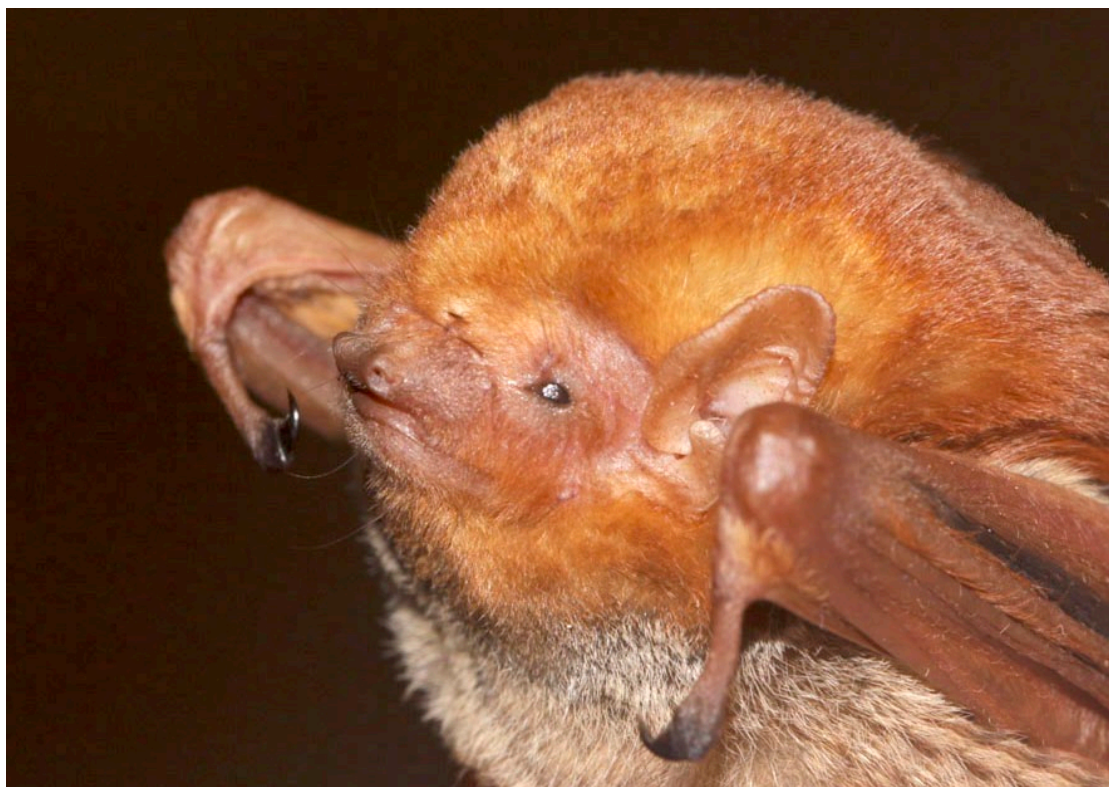


Fig. 36a, b: Distribution de variables des signaux de *Lasiurus blossevillii*; a: fréquence terminale x durée; b: fréquence du maximum d'énergie x largeur de bande.



Lasiurus blossevillii (photo V. Rufray)

Famille des Molossidés

Cette famille présente un enjeu particulier en matière d'inventaires acoustiques ; en effet ses représentants ont une détectabilité excellente au détecteur d'ultrasons (intensité d'émission forte), alors qu'ils se capturent rarement au filet (strate de vol au-dessus de la canopée). Or les Molossidés étaient très peu documentés lors de nos premières missions en forêt dense. Cette famille a donc fait l'objet, lors de la mission 2011, d'un effort de recherche ciblée ; c'est ainsi que quatre espèces ont été nouvellement décrites et que les données sur *Molossus molossus*, *M. barnesi* et *Promops centralis* (probable) ont été complétées (Tableau 12).

Sur les 13 espèces présentes en Guyane, cinq restent totalement inconnues quant à leurs émissions acoustiques (*Cynomops greenhalli*, *Eumops hansae*, *E. maurus*, *Molossus sinaloe* et *Nyctinomops laticaudatus*). *Promops centralis* n'a toujours fait l'objet d'aucune capture, mais plusieurs observations visuelles confortent la cohérence structurelle des signaux recueillis, typiques du

genre (AGUIRRE, 2007), et rendent très probable l'appartenance de nos enregistrements à cette espèce.

Tous les Molossidés utilisent des signaux à composante QFC, avec parfois une modulation descendante en début ou en fin de signal, ou montante en début de signal. Le maximum d'énergie porte toujours sur le fondamental, les harmoniques étant souvent absents (ou non visibles sur spectrogramme). La plupart des espèces pratique une succession de deux ou trois signaux décalés en fréquence en phase de croisière (recherche active) ou de début d'approche (Fig. 37). Les signaux basse et moyenne fréquences sont souvent en QFC (convexe chez le genre *Molossus*) alors que les signaux haute fréquence sont en FM aplanie avec une courbe hyperbolique très régulière.

Le genre *Cynomops* alterne surtout les types bas et moyen, même si en phase d'approche des types hauts sont inclus. Les trois espèces de *Cynomops* étudiées forment, avec *E. auripendulus* et *M. rufus*, un groupe acoustique relativement homogène, avec des signaux bas dont la FME est inférieure à 30 kHz en émissions de croisière.

Tableau 12 : Caractéristiques des signaux des Molossidés étudiés.

Légende : FM : fréquence modulée ; apl : aplanie ; a : ascendante ; d : descendante ; FME fond. : fréquence du maximum d'énergie du fondamental ; QFC : quasi fréquence constante ; sigm. : sigmoïde.

Espèce	Avant-bras (mm)	N. signaux analysés	Type	Durée (ms) médiane (mini-maxi)	Fréquence (kHz) médiane (mini-maxi)	Structure	
						croisière	approche
<i>Molossus barnesi</i>	35,3 ± 0,7	33	moyen	11,5 (5,5-15,3)	34,9 (35,3-48,7)	QFC conv.ou conc.	QFC conv.ou conc.
		41	bas	12,8 (5,8-16,9)	32,4 (29,4-41,5)	QFC conv. ou conc.	QFC conv. ou conc.
<i>Molossus molossus</i>	37,9 ± 0,8	2	haut	8,6 (7,9-9,2)	44,3 (44,3-44,3)	FM apl	QFC conv. ou conc.
		17	moyen	10 (6,7-12,9)	41,4 (38,4-42,7)	QFC convexe	QFC conv. ou conc.
		22	bas	10,5 (7,3-14)	37,5 (32,4-38,4)	QFC convexe	QFC conv. ou conc.
<i>Molossus rufus</i>	49,5-54	4	haut	16,2 (10,4-24,2)	35,2 (34,3-38,2)	QFC (FM apl)	QFC/FMd
		16	moyen	15,3 (9,1-17,9)	30,7 (29,4-33,7)	QFC	
		20	bas	17,3 (8,6-20,8)	26,5 (24,4-30,7)	QFC	
<i>Cynomops abrasus</i>	41-49	17	moyen	10,2 (7,7-14,8)	30 (28,2-32)	QFC	FMd/QFC
		25	bas	12,5 (9-20)	22,3 (18,8-26,5)	QFC	FM aplanie
<i>Cynomops paranus</i>	31-32,1	15	moyen	13,9 (10,8-17,3)	31,6 (27,8-32,4)	FMd/QFC	FMd/QFC
		25	bas	15,5 (10,2-18,1)	26,5 (23,1-27,8)	QFC	FMd/QFC
<i>Cynomops planirostris</i>	29,6-33,4	8	moyen	10 (6,9-13,3)	33,9 (32,4-35,8)	FM aplanie (sigm.)	FM aplanie (sigm.)
		22	bas	13,6 (9,9-17,1)	27,8 (24,7-30,7)	QFCconc/ QFCconv	FM aplanie
<i>Eumops auripendulus</i>	58-59	2	haut	18,4 (17,5-19,3)	26,7 (26,3-27)		FMd/QFC
		16	moyen	19,5 (15,1-23,4)	23,3 (20,1-25,7)	FMd/QFC	FMd/QFC
		22	bas	21,8 (19-27,4)	18,7 (17,3-21,8)	QFC concave	FMd/QFC
<i>Promops centralis</i> ?	51-53	3	moyen	14,1 (13,2-14,8)	35,4 (33,7-36,7)	QFC concave	FMd/QFC
		33	bas	21,2 (17,4-35)	29,3 (26,3-32,3)	QFCa	FMa/QFCa/FMd

Il est donc présenté à part du couple *M. barnesi/molossus*, dont la FME est supérieure à 30 kHz.

Les Figures 38a et b reportent les variables largeur de bande et fréquence du maximum d'énergie mesurées respectivement sur les signaux de types bas et moyen. *E. auripendulus* est seul dans les basses fréquences, mais les autres espèces sont très proches, voire en recouvrement partiel. Cependant le type bas sépare le couple *C. parvus* / *C. planirostris*, alors que le type moyen sépare le couple *C. parvus* / *M. rufus*. Les séquences de croisière en émissions alternées de ces quatre espèces sont ainsi identifiables.

A ces critères biométriques s'ajoute un critère structural pour les signaux de *C. planirostris*. Les Figures 39a et b montrent les signaux classiques d'une alternance : le type bas d'une LB > 5 kHz a une forme sigmoïde et se termine par une courte QFC plane ; le type moyen est généralement une FM aplanie, parfois sigmoïde. Les Figures 40a, b détaillent la forme d'un type bas, dont la QFC courte terminale est parfois prolongée d'une courte FM ascendante. A l'oreille en expansion de temps x 10 cette alternance de structures particulières est très typique.

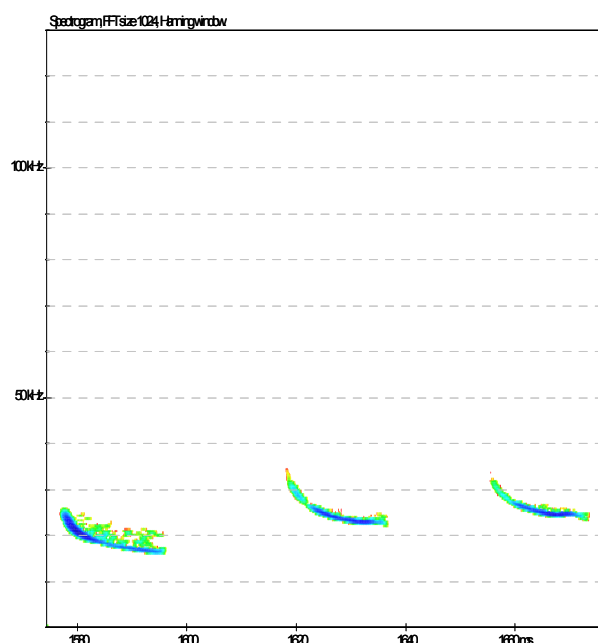


Fig. 37 : Série de trois signaux décalés en fréquence d'*Eumops auripendulus* ; échelle des X = 50 ms ; échelle des Y = 130 kHz.

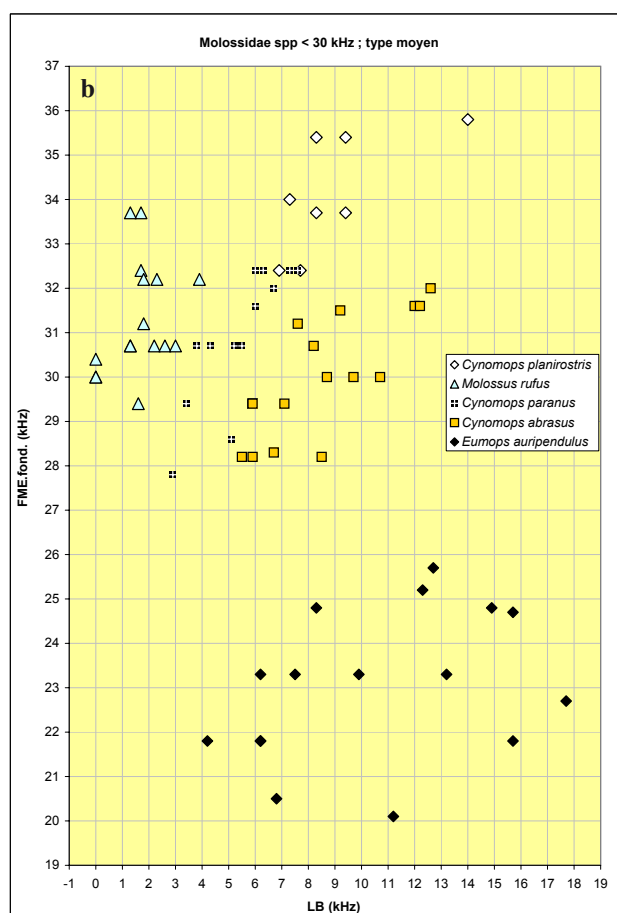
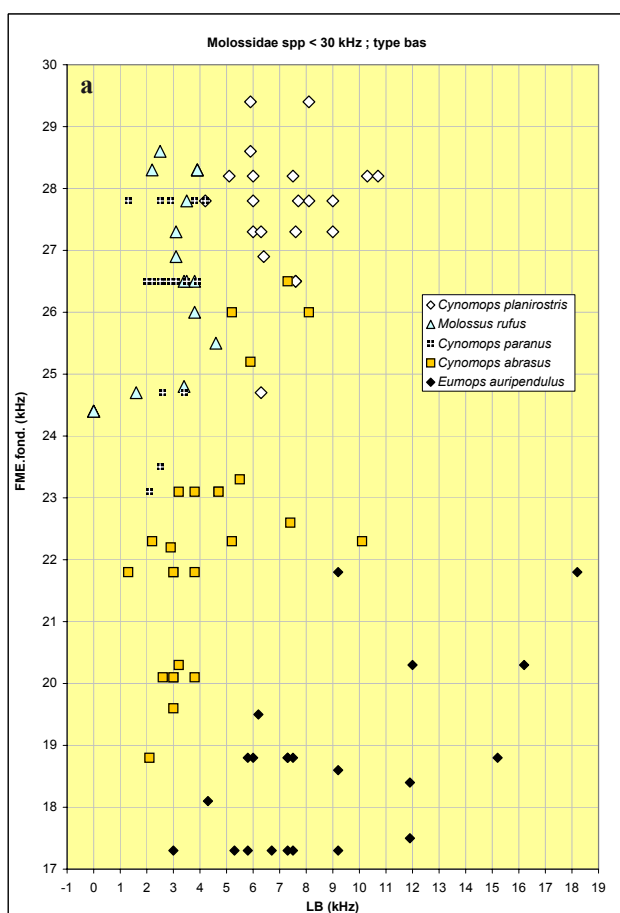


Fig. 38a, b : Distribution de variables des signaux de cinq espèces de Molossidés dont la FME des signaux bas est inférieure à 30 kHz ; a : signaux les plus bas en fréquence dans une séquence alternée ; b : signaux de type moyenne fréquence.

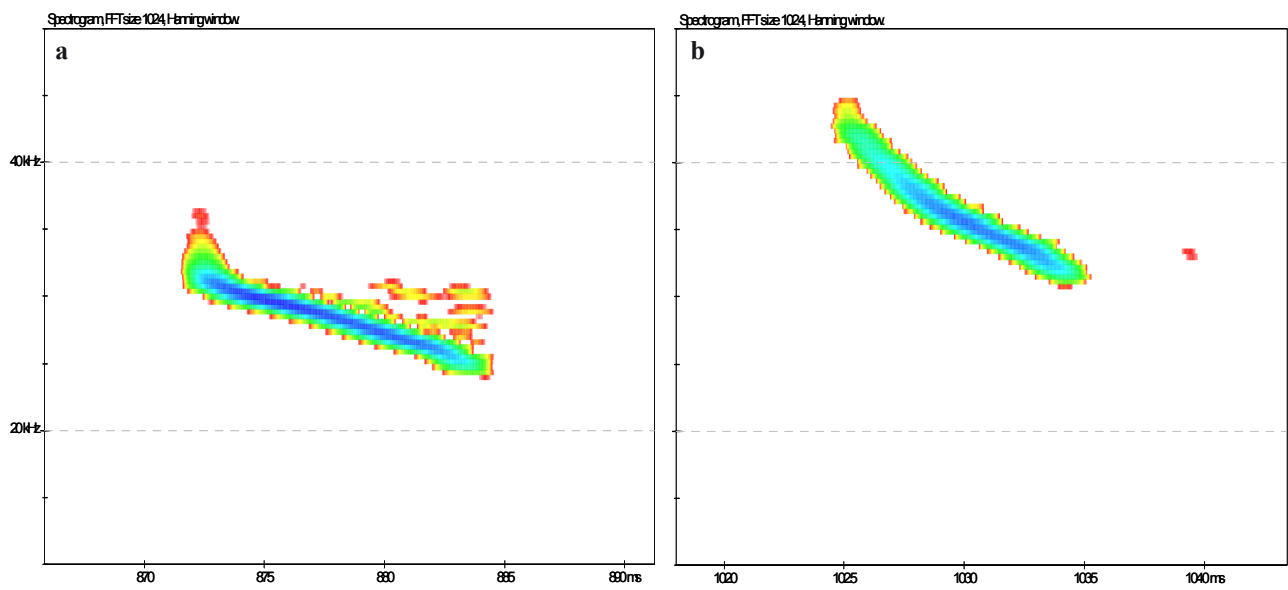


Fig. 39a, b: Spectrogrammes de signaux alternés de *Cynomops planirostris*; a: type bas, FM sigmoïde /QFC plane courte; b: type B: FM sigmoïde; échelle des X = 25 ms; échelle des Y = 40 kHz.



Cynomops parvus (photo T. Disca)

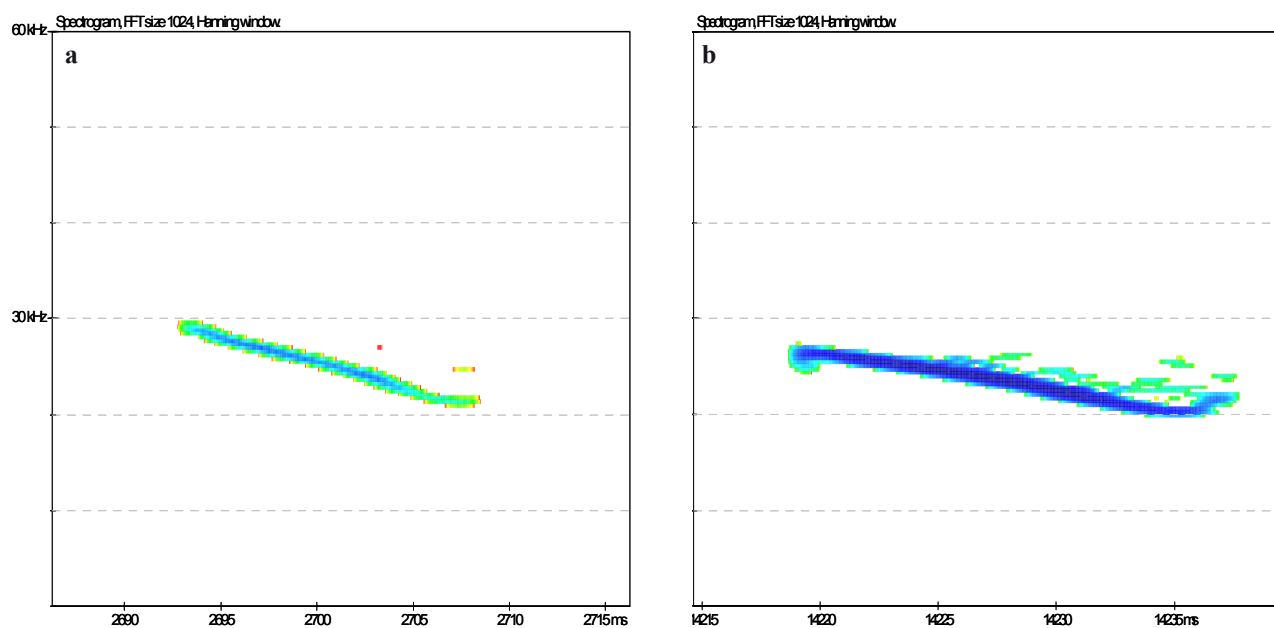


Fig. 40a, b: Spectrogrammes de signaux de type bas de *Cynomops planirostris*; a: FM sigmoïde /QFC plane courte; b: type B: FM sigmoïde/QFC plane courte/FM ascendante courte; échelle des X = 30 ms ; échelle des Y = 60 kHz.

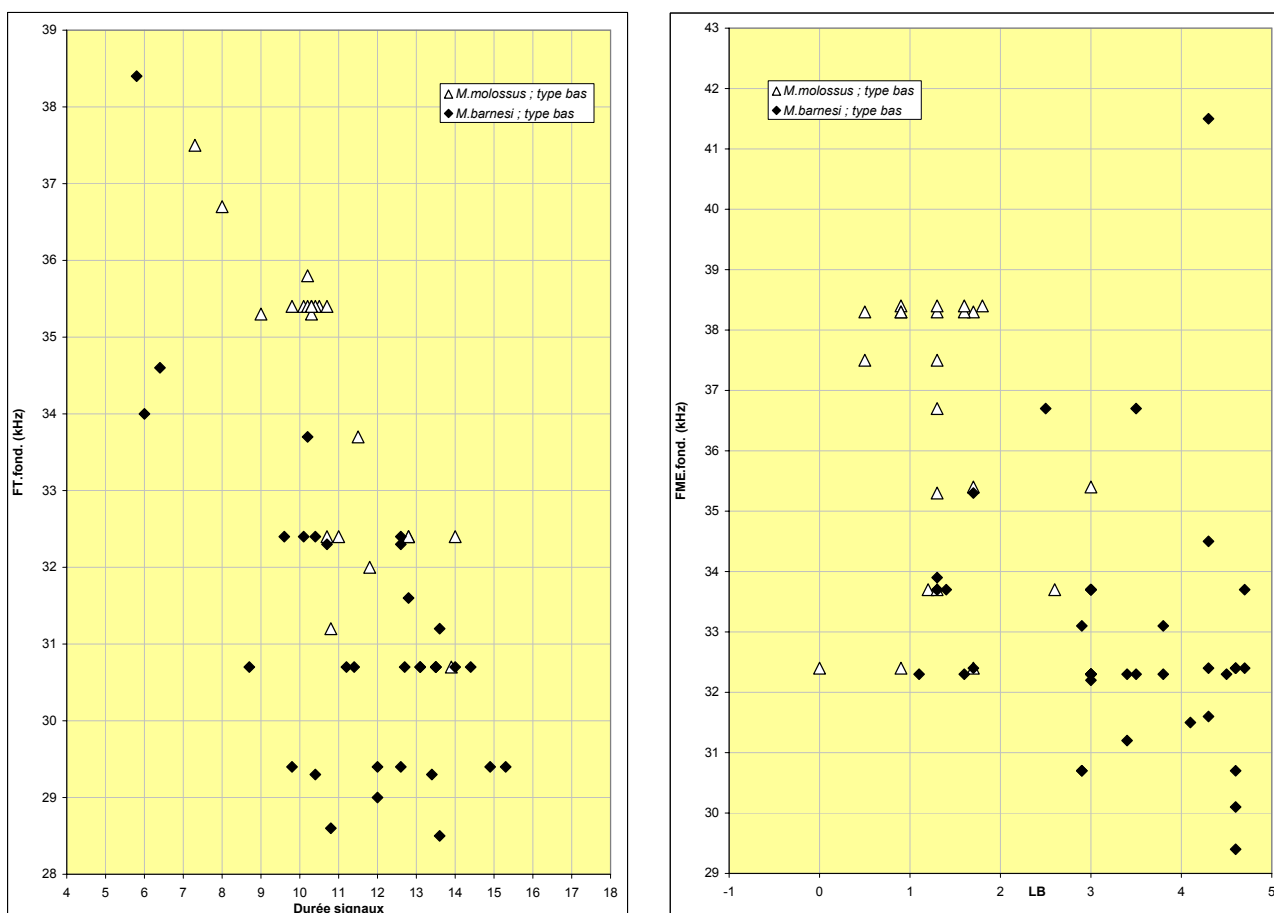


Fig. 41a, b: Distribution de variables des signaux de *M. barnesi* et *M. molossus* enregistrés en Guyane.

Le couple *M. barnesi/molossus* est d'identification plus délicate, mais nos enregistrements récents confirment une séparation de niche acoustique. Ces deux espèces très proches morphologiquement sont sympatriques, et leurs caractéristiques acoustiques présentent, malgré des médianes de durée et FME clairement démarquées (Tableau 12), un léger recouvrement (Fig. 41a, b). La comparaison des quatre variables (durée des signaux x fréquence terminale; largeur de bande x fréquence du

maximum d'énergie) mesurées sur les signaux de croisière les plus bas dégage cependant de nombreuses possibilités de diagnose certaine.

On remarque que la logique allométrique est ici non vérifiée, puisque c'est *M. barnesi*, le plus petit des deux, qui émet les fréquences les plus basses en moyenne.

Le dernier taxon utilise une structure acoustique très peu pratiquée chez les microchiroptères : une QFC ascendante convexe (ou FM ascendante s'aplanissant pro-

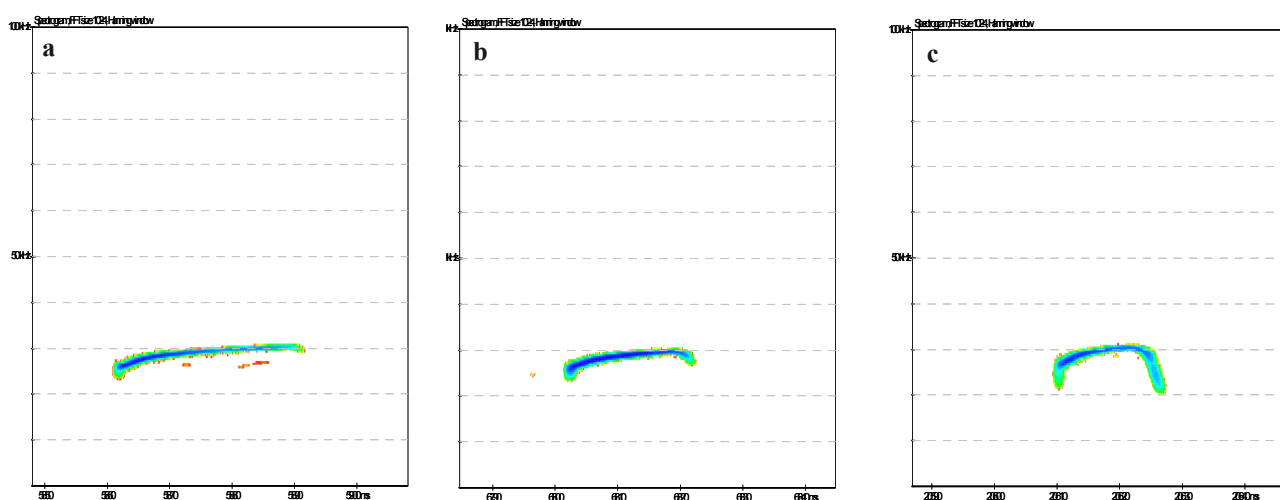


Fig. 42 a, b, c : Spectrogrammes de signaux de *Promops centralis* possible ; a : croisière ; b : pré approche ; c : approche ; échelle des X = 60 ms ; échelle des Y = 100 kHz.

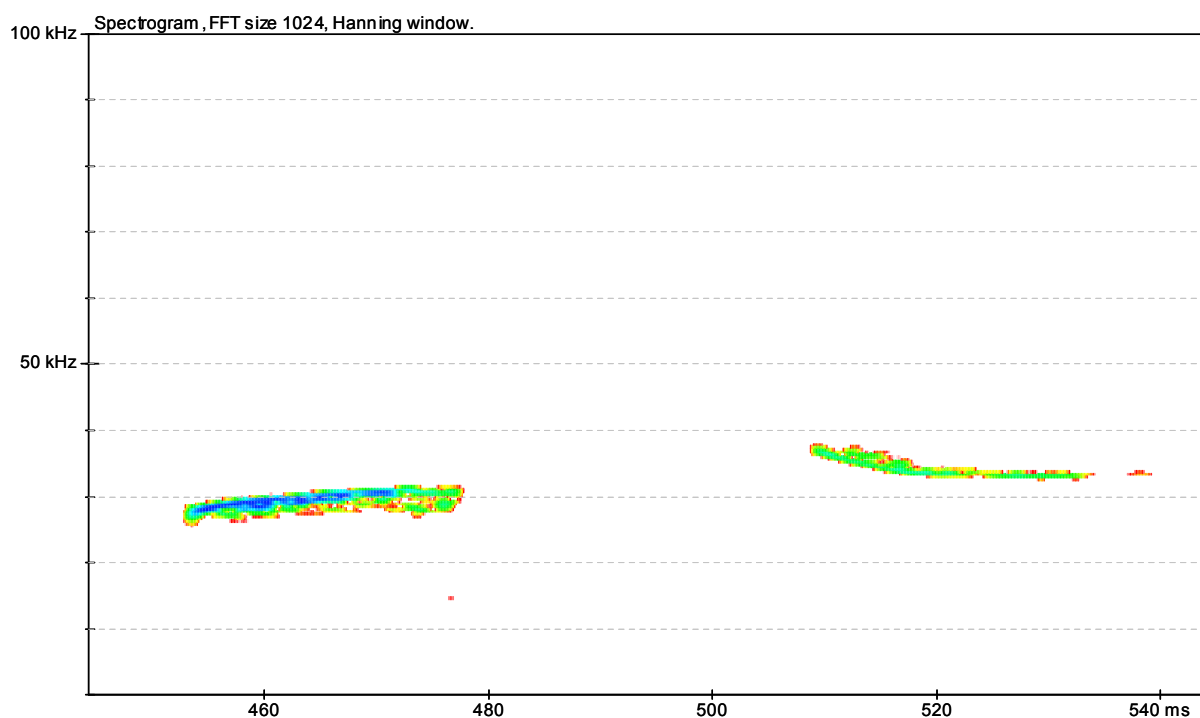


Fig. 43 : Spectrogrammes de signaux alternés de *Promops centralis* probable ; gauche : QFC ascendante ; droite : FM/QFC. L'écart temporel réel (92 ms) entre les deux signaux est ici réduit ; échelle des X = 100 ms ; échelle des Y = 100 kHz.

gressivement en QFC) (Fig. 42a). Les seules références à notre connaissance correspondant à de tels signaux sont des sonagrammes de :

- *Molossops temminckii* publiés dans AGUIRRE (2007); la FME des signaux est proche de 50 kHz;
- *Promops nasutus*, enregistrés en Bolivie par SILES *et al.* (2005); la FME des signaux varie de 37 à 41 kHz.

Par analogie avec les signaux de *Promops nasutus* boliviens, et par cohérence géographique et allométrique (*Promops centralis* est le plus grand du genre, ce qui correspond bien avec une FME plus basse), nous considérons comme possible l'appartenance à *P. centralis*

de nos signaux enregistrés au stade de Matoury et dans les rizières et le bourg de Mana. En phase d'approche, des parties FM abrupte apparaissent en début et en fin de signal (Fig. 42b, c). La Figure 43 illustre un cas d'alternance (semblant peu fréquent) entre le signal typique QFC ascendante, et un signal QFC descendante concave (ou FMd/QFC). Ces signaux sont à l'heure actuelle sans recouvrement de structure avec n'importe quelle autre espèce étudiée en Guyane. L'identification (y compris à l'oreille en expansion de temps x 10 sur le terrain) est facile et fiable.

Clé d'identification générale :

Avertissement : la clé présentée ci-dessous est un résumé qui ne se substitue pas au raisonnement complexe issu de l'analyse croisée des critères auditifs et informatiques détaillés ci-dessus. Elle vise principalement à une présentation hiérarchisée du processus logique de déduction qui, à partir d'éléments structurels et fréquentiels, aboutit à la probabilité d'une espèce ou d'un groupe taxonomique.

1. Structure de signal comprenant au moins une partie FC ou QFC	3
2. Structure de signal FM , sans partie FC ou QFC.....	14
3. - FME sur fondamental (sonorité sifflée; fam. Vespert., Moloss., Noctil.).....	4
- FME sur un des harmoniques (sonorité bitonale; fam. Emball., Mormoop.).....	9
4. - Structure de signal QFC/FM , parfois alterné avec QFC.....	5
- Structure de signal QFC ou FM, alternance de signaux décalés en fréquence.....	6
- Structure de signal QFC ou FM aplanie, pas d'alternance de signaux décalés en fréquence.....	7
- Structure de signal FM montante/QFC , pas d'alternance de signaux décalés en fréquence.....	8
5. a. FME de la QFC = 68 à 76 kHz.....	<i>Noctilio albiventris</i>
b. FME de la QFC = 53 à 61 kHz.....	<i>Noctilio leporinus</i>
c. FME de la QFC = 43 kHz.....	<i>Molossus rufus</i>
d. FME de la QFC = 38 kHz.....	<i>Molossus molossus</i>
6. a. FME QFC basses 29 à 32 kHz (phase de croisière).....	<i>Molossus barnesi</i>
b. FME QFC basses 36 à 39; LB < 2 kHz (phase de croisière).....	<i>Molossus molossus</i>
c. FME QFC moyennes 29 à 33; LB < 3 kHz (phase de croisière).....	<i>Molossus rufus</i>
d. FME QFC basses 27 à 30; LB > 5 kHz (phase de croisière).....	<i>Cynomops planirostris</i>
e. FME QFC moyennes 28 à 33; LB 3 à 8 kHz (phase de croisière).....	<i>Cynomops paranus</i>
f. FME QFC moyennes 28 à 38; LB 6 à 12 kHz (phase de croisière).....	<i>Cynomops abrasus</i>
g. FME QFC moyennes 20 à 36 kHz.....	<i>Eumops auripendulus</i>
7. a. FM / [QFC courte, parfois à peine amorcée]; FT sur 53 kHz.....	<i>Myotis cf riparius</i>
b. FM / [QFC courte, parfois à peine amorcée]; FT sur 47 kHz.....	<i>Myotis nigricans</i>
c. FM aplanie; FME partie QFC sur 35 à 45 kHz.....	<i>Eptesicus furinalis</i>
d. FM aplanie; FME partie QFC sur 28 à 35 kHz.....	<i>Eptesicus chiriquinus</i>
8. - FME = 29 kHz.....	<i>Promops centralis</i>
9. - Structure de signal FC/FM.....	10
- Structure de signal FC/FM/FC.....	11
- Structure de signal QFC plane ou convexe, alternance de signaux décalés en fréquence.....	12
- Structure de signal QFC plane ou convexe, pas d'alternance de signaux décalés en fréquence.....	13
- Structure de signal FM abrupte, avec H1 terminée par très courte QFC; FME = 122 kHz.....	<i>Natalus tumidirostris</i>
10. a. Durée de la partie FC > 20 ms; FME H1 = 52 à 60 kHz.....	<i>Pteronotus aff. rubiginosus</i>
b. Durée de la partie FC < 20 ms; FME H1 = 96 à 98 kHz.....	<i>Rhynchonycteris naso</i>
c. Durée de la partie FC < 20 ms; alt. avec QFC; FME H2 = 38,5 kHz.....	<i>Lonchorhina inusitata</i>
11. a. FME (H1) de la FC initiale 69 à 83 kHz.....	<i>Pteronotus personatus</i>
b. FME (H1) de la FC initiale 55 kHz.....	<i>Pteronotus gymnotus</i>

12. a. Alternance de 3 signaux ; FME H1 = 26, 29, 32 kHz *Cormura brevirostris**
 * parfois seuls les 2 signaux moyen et haut, voire le moyen seul (transit milieu ouvert) sont utilisés
 b. Alternance de 2 signaux ; FME H1 = 47-49 et 49-52 kHz *Sacopteryx leptura*
 c. Alternance de 2 signaux ; FME H1 = 41-42 et 43-44 kHz *Sacopteryx bilineata*
 d. Alternance de 2 signaux ; FME H1 = 26,5 et 30,6 kHz *Diclidurus albus/scutatus*
 e. Alternance de 2 signaux ; FME H1 = 19,5 et 22 kHz *Diclidurus ingens*
13. a. FME H1 = 60 kHz *Pteronotus personatus*
 b. FME H1 = 53,8 à 55,8 kHz *Sacopteryx gymnura*
 c. FME H1 = 52,3 à 54,3 kHz *Sacopteryx canescens*
 d. FME H1 = 42,1-43,9 kHz *Pteropteryx trinitatis*
 e. FME H1 = 41-42 kHz *Centronycteris maximiliani*
 f. FME H1 = 37-39 kHz *Pteropteryx macrotis*
 g. FME H1 = 34-36 kHz *Cyttarops alecto*
 h. FME H1 = 29-32,3 kHz *Pteropteryx kappleri*
 i. FME H1 = 26,5 kHz *Diclidurus albus/scutatus*
 j. FME H1 = 19,5 kHz *Diclidurus ingens*
14. - Répartition temporelle de la FME homogène entre fond. et harm. (sonorité sifflée) 15
 - Répartition temporelle de la FME (fond., H1, H2 ou H3) hétérogène entre fond. et harm. (sonorité nasillarde) *Phyllostomidae* sp.
15. a. Amorce explosive, FME (fond. ou H1) entre 47 et 59 kHz *Thyroptera* spp.
 b. Absence de pic d'énergie, FME (fond.) entre 70 et 100 kHz *Ametrida centurio*
 c. Claquement final, FME (H1 ou H2) entre 60 et 90 kHz *Micronycteris* spp.
 d. Absence de pic d'énergie, FME (fond.) entre 130 et 170 kHz *Furipterus horrens*

noms en gras : d'après enregistrements issus de capture ou observations visuelles fiables ;

noms en noir : d'après enregistrements en aveugle, croisés avec bibliographie avec mesures de FME ;

nom souligné : d'après enregistrements en aveugle, croisés avec bibliographie sans mesures précises.

Aide à l'identification morphologique :

Le détecteur d'ultrasons est un outil précieux lors de la réalisation d'inventaires pour des groupes d'espèces bien documentées sur le plan acoustique, et dont le recouvrement interspécifique laisse des possibilités de diagnose. Nous avons vu que pour la famille des Phyllostomidés, riches en espèces acoustiquement homogènes, les inventaires sur le terrain se limiteront le plus souvent à une identification au niveau de la famille. Il existe cependant des différences de sonar au niveau du genre qui peuvent être exploitées lors d'inventaires par capture, lorsque l'individu examiné laisse un doute sur son appartenance spécifique uniquement sur la base de critères morphologiques. L'enregistrement d'un individu relâché peut parfois permettre de trancher au sein d'un complexe morphologique. C'est ainsi que lors de la session de capture aux Nouragues en 2009, deux cas intéressants se sont présentés :

- 1) *Choeroniscus* sp. : plusieurs individus appartenant à ce genre ont été capturés à Saut Pararé et ont été attribués tantôt à *C. minor*, tantôt à *C. godmani*, sans certitude absolue. Les enregistrements réalisés lors des relâchés ont permis de confirmer les identifications par défaut : les individus formaient deux catégories bien distinctes de structures et de fréquences, en cohérence avec la distinction faite au niveau morphologique (Fig. 44a, b).

- 2) *Micronycteris* sp. : l'unique individu du genre *Micronycteris* capturé en 2009 l'a été près de la grotte Tapir, et son examen morphologique a laissé un doute entre *M. cf. microtis* et *M. brosetti*. Or l'enregistrement réalisé lors du relâché a révélé des caractéristiques différentes (sonorité, répartition de l'énergie, durée des signaux) de celles de l'individu enregistré à Lucifer en 2006, attribué sans aucun doute à *M. cf. microtis*. Les deux premiers critères, d'ordre structurel, sont généralement stables et permettent de retenir l'hypothèse d'une appartenance à *M. brosetti* comme probable.

Ces deux exemples illustrent l'importance d'associer les critères acoustiques dans toute identification d'une espèce appartenant à un complexe, d'autant que les récentes études génétiques ont étendu la liste des espèces potentielles en Guyane (BORISENKO *et al.*, 2008 ; CLARE *et al.*, 2006), entraînant une circonspection accrue sur de nombreux taxons.

REMERCIEMENTS

Les missions 2006, 2009 et 2011 étaient organisées par l'ONF, avec des fonds propres à l'ONF et des fonds de la DEAL Guyane. Nous n'aurions pu réaliser tous nos enregistrements sans la disponibilité et les compétences des naturalistes du Groupe Chiroptères de Guyane ayant

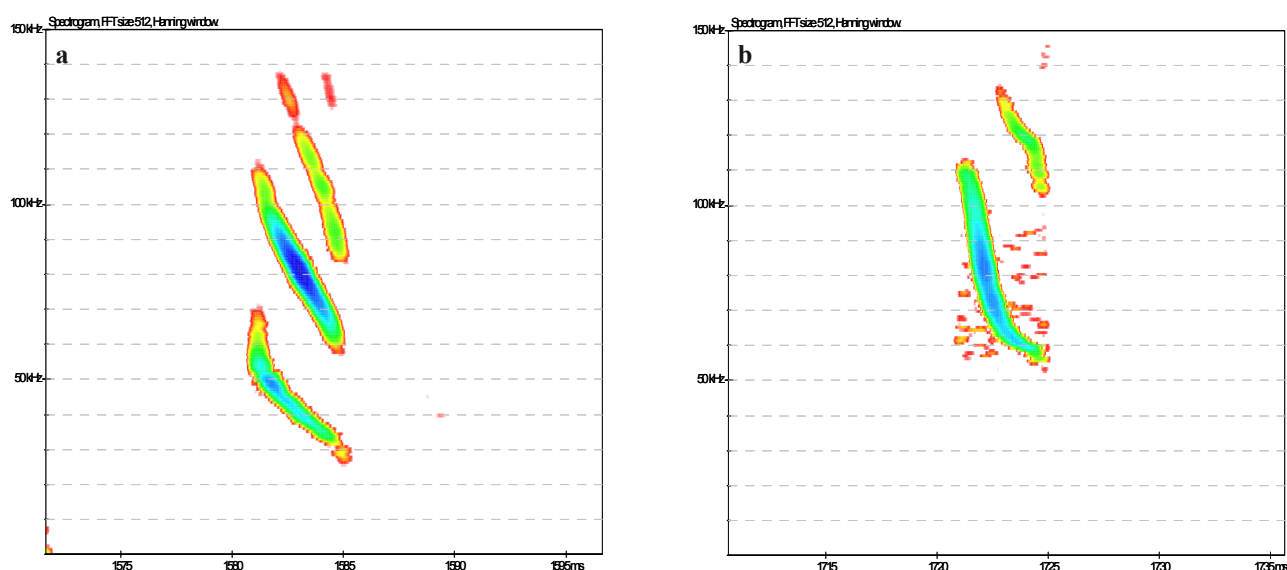


Fig. 44a, b : Spectrogrammes de signaux du genre *Choeroniscus* ; respectivement à gauche et à droite : individus classés (sans certitude) *C. godmani* et *C. minor* par l'examen morphologique. Les différences de sonar sont déterminantes, puisque les FME peu éloignées (81 *versus* 72 kHz) correspondent à des composants du signal différents (harmonique 1 *versus* fondamental) ; échelle des X = 25 ms ; échelle des Y = 150 kHz.

assuré les nuits ou soirées de capture et l'identification morphologique des chiroptères : Clément Cambrezy, Anya Cockle-Bétian, Thomas Luglia, Sophie Maillé, Vincent Pelletier, Kévin Pineau, Sylvain Uriot. Merci à Marco Ravachol pour son aide précieuse lors de l'accès en bateau au marais de Kaw, à Allowen Evin (2006) et à Julien Tranchard (2009) pour leur assistance aux enregistrements. Merci à Matthias Fernandez, technicien de la station du CNRS de Saut Pararé, et à Pierre Terret, de l'AGEP. Le CNRS nous a permis de travailler en 2009 dans les meilleures conditions possibles en nous accueillant dans ses locaux de Saut Pararé (réserve nationale des Nouragues) et de Matoury. Merci à Stéphane Aulagnier, au Muséum d'Histoire naturelle de Genève et à François Catzeflis (qui a aussi effectué une relecture pertinente du manuscrit) pour l'envoi de références bibliographiques. Enfin merci à la Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères de continuer à rassembler et valoriser les compétences au sein de ses groupes thématiques.

RÉSUMÉ

Une banque de données acoustiques (expansion de temps x 10) sur les chiroptères de Guyane est en cours de constitution depuis 2001. Une synthèse des possibilités actuelles d'identification spécifique (analyses auditive et informatique) est proposée, concernant les 80 taxons actuellement enregistrés. Une certaine unité structurale des systèmes sonar est observé au sein de chacune des

huit familles étudiées. Les Noctilionidés, Thyroptéridés, Furiptéridés, Emballonuridés, Mormoopidés, Vespertilionidés et Molossidés présentent des possibilités avérées ou prometteuses d'identification acoustique fiable. Les Phyllostomidés constituent, malgré un grand nombre d'espèces et leur forte disparité écologique, un cas étonnant d'unité acoustique qui nuit à leur diagnose.

BIBLIOGRAPHIE

- AGUIRRE, L.F. (Ed.) 2007. *Historia natural, Distribution y conservación de los Murciélagos de Bolivia*. Editorial: Centro de Ecología y Difusión Simon I. Patino. Santa Cruz, Bolivia. 416 pp.
- AHLEN, I. 1981. *Identification of Scandinavian bats by their sounds*. Swed. Univ. Agric. Sc. - Dep. Wild. Ecol. Rapport 6, 58 pp.
- AHLEN, I. 1990. *Identification of bats in Flight*. Swed. Soc. Cons. Nat. & Swed. Youth Ass. Env. Stud. & Cons., 50 pp.
- 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. *Ecologie 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 p.
- BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2009. *Identification et écologie acoustique des chiroptères de La Réunion*. Rapport d'étude. 61 pp.

- BARATAUD, M., S. GIOSA, L. TILLON & A. EVIN. 2006. Etude acoustique des chiroptères de Guyane Française; mission du Plateau de Lucifer, automne 2006. Rapport 17 pp. + annexes 76 pp.
- BARATAUD, M., F. LEBLANC & S. GIOSA. 2007. Etude acoustique des chiroptères de Guadeloupe; mission de recherche, 21 février – 14 mars 2007. Rapport 16 pp. + annexes 55 pp.
- BARATAUD, M., S. GIOSA, G. ISSARTEL & J. JEMIN. 2011. Bio-évaluation des forêts de Martinique par l'étude de l'activité des guildes de chiroptères; synthèse 2008-2011. Rapport d'étude. 30 pp.
- BOGDANOWICZ, W., R.D. CSADA & M.B. FENTON. 1997. Structure of noseleaf, echolocation, and foraging behavior in the Phyllostomidae (Chiroptera). *Journal of Mammalogy* 78 (3): 942-953.
- BORISENKO, A.V., B.K. LIM, N.V. IVANOVA, R.H. HANNER & P.D.N. HEBERT. 2008. DNA barcoding in surveys of small mammal communities: a field study in Suriname. *Molecular Ecology Resources* 8: 471-479.
- BRAUN, J. K., Q. D. LAYMAN & M. A. MARES. 2009. *Myotis albescens* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Mammalian Species*: 1-9. doi:10.1644/846.1.
- CATZEFLIS, F., M. DEWYNTER & K. PINEAU. 2013. Liste taxonomique commentée des chiroptères de Guyane. *Le Rhinolophe* 19: 89-102.
- CHARLES-DOMINIQUE, P., A. BROSSET & S. JOUARD. 2001. Les chauves-souris de Guyane. MNHN, *Patrimoines naturels* 49: 172 pp.
- CLARE, E.L., B.K. LIM, M.D. ENGSTROM, J.L. EGER & P.D.N. HEBERT. 2006. DNA barcoding of Neotropical bats: species identification and discovery within Guyana. *Molecular Ecology Notes*. doi: 10.1111/j.1471-8286.2006.01657.x.
- COCKLE-BETIAN, A. 2006. Etude des chiroptères du Plateau Lucifer. Rapport de missions. 33 pp.
- DAVALOS, L.M. 2006. The geography of diversification in the mormoopids (Chiroptera: Mormoopidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 88: 101-118.
- 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.
- 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.
- JUNG, K., E.K.V. KALKO & O.V. HELVERSEN. 2007. Echolocation calls in Central American emballonurid bats: signal design and call frequency alternation. *Journal of Zoology* 272: 125-137.
- KALKO, E.K.V. 1995. Echolocation signal design, foraging habitats and guild structure in six neotropical Sheath-tailed bats (Emballonuridae). *Symposium of the Zoological Society of London* 62: 259-273.
- 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.
- KIRSH, R. & F. LEBLANC. 2003. Etude éco-éthologique des chauves-souris «vampires» dans l'agglomération de Cayenne (Guyane Française). Précisions sur la bioacoustique des espèces «vampires» *Desmodus rotundus* et *Diaemus youngi*. Rapport d'enquête SFPEM / AFSSA. 50 pp.
- LARSEN, R.J., M.C. KNAPP, H.H. GENOWAYS, F.A.A. KHAN, P.A. LARSEN, D.E. WILSON & R.J. BAKER. 2012. Genetic Diversity of Neotropical *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae) with an Emphasis on South American Species. *PLoS ONE* 7(10): e46578. doi:10.1371/journal.pone.0046578.
- LEBLANC, F. 2002. Caractérisation des cris ultrasonores des chiroptères de Guyane. Rapport D. E. R., Université de Limoges. 58 pp. + annexes 96 pp.
- LEBLANC, F. 2005. First elements to recognize Bats of French Guiana by their calls in the field. *Le Rhinolophe* 17: 63-77.
- MORATELLI, R. & J.A. DE OLIVEIRA. 2011. Morphometric and morphological variation in South American populations of *Myotis albescens* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Zoologia* 28 (6): 789-802.
- 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.
- 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 in Ecology & Evolution* 4: 160-166.
- PIERSON, E.D., W.E. RAINEY & C. CORBEN. 2006. Distribution and status of western red bats (*Lasiurus blossevillei*) in California. Calif. Dept. Fish and Game, Habitat Conservation Planning Branch, Species Conservation and Recovery Program Report 2006-04, Sacramento, CA, 45 pp.
- PORTER, C.A., S.R. HOOFFER, C.A. CLINE, F.G. HOFFMANN & R. J. BAKER. 2007. Molecular phylogenetics of the phyllostomid bat genus *Micronycteris* with descriptions of two new subgenera. *Journal of Mammalogy* 88 (5): 1205-1215.
- 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.
- RATCLIFFE, J.M., L. JAKOBSEN, E.K.V. KALKO & A. SURLYKKE. 2011. Frequency alternation and an offbeat rhythm indicate foraging behavior in the echolocating bat, *Saccopteryx bilineata*. *Journal of Comparative Physiology A* 197 (5): 413-423.
- 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*? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50: 317-328.
- SIEMERS, B.M. & H.U. SCHNITZLER. 2004. Echolocation signals reflect niche differentiation in five sympatric congeneric bat species. *Nature* 429: 657-661.
- SILES, L., D. PEÑARANDA, J.C. PEREZ-ZUBIETA & K. BARBOZA. 2005. Los murciélagos de la ciudad de Cochabamba. *Revista Boliviana de Ecología y conservación Ambiental* 18: 51-64.
- SIMMONS, J.A. & R.A. STEIN. 1980. Acoustic imaging in bat sonar: echolocation signals and the evolution of echolocation. *Journal of Comparative Physiology* 135A: 61-84.

- SIMMONS, N.B. & R.S. VOSS. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana: a neotropical lowland rainforest fauna. Part 1. Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 237: 219 pp.
- SMOTHERMAN, M. & A. GUILLÉN-SERVENT. 2008. Doppler-shift compensation behavior by Wagner's mustached bat, *Pteronotus personatus*. *Journal of the Acoustical Society of 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., A.L. GARDNER & B.D. PATTERSON. 2010. Systematics of the *Platyrrhinus helleri* species complex (Chiroptera: Phyllostomidae), with descriptions of two new species. *Zoological Journal of the Linnean Society* 159: 785-812.
- WHITE, E. P. & S. D. GEHRT. 2001. Effects of recordings media on echolocation data from broadband bat detectors. *Wildlife Society Bulletin* 29 (3): 97.

Manuscrit soumis le 10 mai 2011

Accepté le 3 septembre 2012