

Identification et écologie acoustique des chiroptères de La Réunion

Michel Barataud & Sylvie Giosa

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

Abstract: Acoustic identification and ecology of La Reunion bats. Four species of microbats have historically been known to occur in La Réunion Island, part of the Mascarene archipelago in the Indian Ocean. Two of them, *Mormopterus francoismoutoui* (Molossidae) and *Taphozous mauritanus* (Emballonuridae), are still widely distributed, but the other two have not been recorded since the first mentions in the early 19th century. These are *Scotophilus borbonicus* (Vespertilionidae), and *Boryptera alba* (Bory's White Bat), the family of which has never been determined.

In this paper, echolocation calls of *M. francoismoutoui* and *T. mauritanus* are described and interpreted in terms of species likely acoustic ecology. Species identification using a bat detector is easy. Sonar characteristics show a very high plasticity in the former species, and suggest a high level of foraging specialisation in the latter.

The use of several foraging habitats has been analysed and gives informations on the ecological niche of both species.

During field surveys, two acoustic types distinct from *M. francoismoutoui* and *T. mauritanus* have been recorded. One of them is very similar to those of African and Malagasy *Scotophilus*, and may belong to *S. borbonicus*.

Keywords: echolocation, *Mormopterus francoismoutoui*, *Taphozous mauritanus*, *Scotophilus borbonicus*, Mascarenes.

INTRODUCTION

L'île de La Réunion est située dans l'archipel des Mascareignes, à environ 800 km à l'est de Madagascar. Elle est caractérisée par une faible superficie (2500 km²), un volcanisme actif depuis plus de deux millions d'années expliquant un relief très accentué (culminant à 3069 m), un fort taux d'endémisme, et une présence humaine forte (plus de 800 000 habitants) à l'origine de nombreux bouleversements dans les compositions floristiques et faunistiques.

Sa faune chiroptérologique (seuls mammifères indigènes) est un bon reflet des perturbations humaines depuis le XVII^e siècle... Deux espèces de mégachiroptères étaient présentes: *Pteropus niger* et *Pteropus subniger*; la première a disparu vers 1750 et la seconde vers 1850, victimes de la chasse pour leur chair. Sur les quatre espèces de microchiroptères historiquement observées, deux n'ont plus été revues depuis leurs premières mentions en 1803 et 1804, sans qu'aucune explication satisfaisante n'ait pu être apportée (autre que la quasi-disparition de certains habitats de basse altitude) (MOUTOU, 1982; PROBST, 2002). Malgré l'effort important de synthèse réalisé par MOUTOU (1982), l'inventaire réalisé par ISSARTEL (2004), et les nombreuses observations effectuées par Probst (comm. pers.) depuis presque vingt ans, aucune donnée certaine n'est venue étayer l'existence de deux espèces: *Scotophilus borbonicus* et la «chauve-souris blanche de Bory *Boryptera alba*», ainsi nommée par PROBST (2002).

L'analyse des émissions ultrasonores ayant montré depuis quelques années ses performances en matière d'inventaires, le Parc National de La Réunion et la Brigade Nature de l'Océan Indien ont organisé une mission d'étude acoustique en mars 2009.

Les objectifs de cette mission étaient les suivants:

1. recueillir les données sonores et comportementales nécessaires à l'établissement d'une diagnose acoustique fiable entre les deux espèces de microchiroptères de la Réunion: le Molosse de La Réunion et le Taphien de Maurice;
2. réaliser un maximum de points d'écoute dans de nombreux habitats, dans l'espoir de récolter des séquences sonores situées en dehors du répertoire acoustique des deux espèces ci-dessus, afin de fournir des indices de présence et des pistes de recherche des deux autres espèces de microchiroptères non notées sur l'île depuis le début du XIX^e siècle;
3. quantifier l'activité des espèces présentes sur leurs terrains de chasse, afin d'ébaucher une évaluation de l'attractivité des habitats de l'île pour les chiroptères.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Emissions ultrasonores

Les méthodes utilisées dans cette étude s'inspirent d'un programme sur l'identification acoustique des chiroptères, mené depuis 1988 en Europe (BARATAUD,

1996, 2002a, 2012) et appliqué depuis 2006 en Guyane et aux Antilles françaises (BARATAUD *et al.*, 2007, 2012c).

Identification acoustique

Chaque espèce a été enregistrée dans des conditions de vol correspondant à une activité normale. Le comportement de l'animal, son environnement et sa position par rapport aux obstacles les plus proches ont été notés au moment précis de l'enregistrement des séquences sonores.

La collecte des données a été réalisée grâce à des détecteurs d'ultrasons hétérodyne/expansion de temps Pettersson D980 (couplé avec un enregistreur Minidisc Sony™) et D1000X (Pettersson Elektronik AB™).

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, une éventuelle variation de rythme (régularité et récurrence) a été mise en relation avec une éventuelle variation de structure audible des signaux et avec le comportement de l'individu (distance aux obstacles, ...).

Analyse informatique (logiciel BatSound, Pettersson Elektronik AB™)

- 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, la LB et la FT sont mesurées sur spectrogramme (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 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. L'atténuation atmosphérique agissant surtout sur les hautes fréquences, nous avons sélectionné les signaux les plus intenses possibles, afin d'obtenir des mesures précises de largeur de bande et de 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.

Relevés quantitatifs de l'activité

L'unité de quantification de l'activité est le contact acoustique. Un contact correspond à un ou plusieurs signaux sonar ou sociaux émis par un chiroptère ; un long train de signaux émis par un même individu et capté en continu est comptabilisé comme un contact toutes les tranches pleines de cinq secondes ; plusieurs individus d'une même espèce audibles en simultané sont comptés comme autant de contacts (à concurrence de 3 à 5 individus séparables en hétérodyne). Le type d'activité (chasse, transit, social) est apprécié d'après la structure des signaux et le rythme des séquences (BARATAUD, 2012).

Deux observateurs minimum ont effectué des relevés acoustiques lors de séances d'écoute débutant dès le crépuscule ou peu après. Nos temps d'écoute variaient de 10 min (le long de transects à pied) à 1h (en poste fixe), la durée optimale pour un point d'écoute associant inventaire qualitatif et évaluation quantitative étant de 10 à 45 minutes selon la diversité spécifique présente sur le site d'étude (ARCHAUX, 2008).

Les contacts, selon le comportement acoustique plus ou moins discriminant de l'animal, et la qualité de réception (durée, intensité) étaient attribués à une espèce, un genre ou à un chiroptère indéterminé. Dans la mesure du possible, les contacts étaient identifiés instantanément ; pour les plus complexes, ils étaient enregistrés en expansion de temps et identifiés ultérieurement par analyses auditive et informatique combinées. Les contacts étaient également rattachés à une sélection de variables environnementales correspondant à la station d'écoute, pour permettre de corréler les indices d'activité (n. de contacts/heure) avec les habitats inventoriés.

Seize soirées d'écoute au détecteur sur le terrain ont pu être menées entre le 17 mars et le 2 avril dans des conditions météorologiques bonnes à convenables

(seules les soirées du 21 mars au volcan : pluie faible et brouillard – et du 25 mars à la Plaine des Cafres : T = 6°C – ont eu des résultats peut-être biaisés par la météo).

Les sites retenus par l'équipe du PNRUN et de la BNOI offraient à la fois une bonne diversité de milieux et d'altitude, et une bonne répartition géographique (voir Fig. 1). Au total ce sont 122 stations qui ont été inventoriées, dont 121 qui ont fait l'objet d'une quantification de l'activité.

2. Captures au filet :

Durant les trois premières soirées [rivière Sainte-Suzanne (Sainte-Suzanne); rivière des Galets et ravine Bernica (Saint-Paul)], des filets ont été posés grâce à la collaboration et au matériel d'Amélie Desvars, de Thomas Duval et d'Eric Buffard (détenteurs d'autorisations de

captures temporaires). Ces séances de capture ont permis la capture de deux individus de *Taphozous mauritanus* et de sept individus de *Mormopterus francoismoutoui*. Des captures supplémentaires réalisées en avril 2009 par E. Buffard, A. Desvars, T. Duval et S.G. Roué ont permis d'augmenter l'échantillonnage sur *Mormopterus francoismoutoui* (62 individus sur différents sites de La Réunion) et de fournir des données biométriques sur *M. acetabulosus* (30 ind. sur différents sites de Maurice). Les relevés biométriques de l'avant-bras (AB), du 3^e doigt (D3), du 5^e doigt (D5) et du poids (P) effectués (LEBOULENGER *et al.*, 1990) ont permis des calculs de morphologie alaire (BLOOD & MC FARLANE, 1988) pour une comparaison avec d'autres espèces dont l'écologie est connue : indice alaire $[(AB+D3)/D5]$; surface alaire en mm² $[(AB \times D5) + (D3 \times D5)/2] \times 2$; charge alaire en kg/m² $[(\text{poids}/\text{surface alaire}) \times 1000]$.

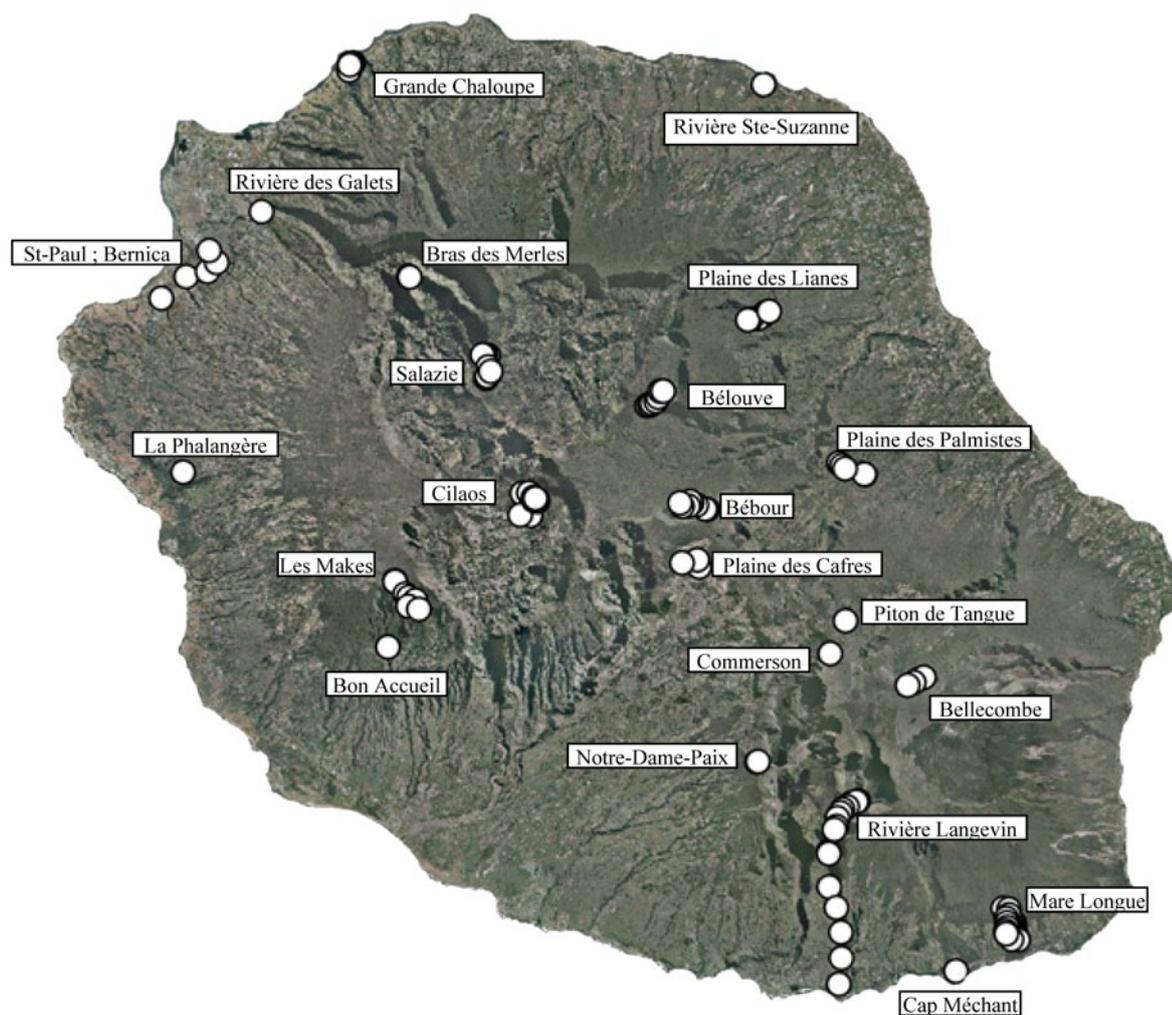


Fig. 1 : Localisation des écoutes au détecteur d'ultrasons réalisées entre le 17 mars et le 1^{er} avril 2009, sur fond cartographique 1/25000^e de l'IGN (avec l'aimable autorisation du PN de La Réunion).

RESULTATS ET COMMENTAIRES

1. Identification acoustique

Près de 200 séquences sonores ont été recueillies, chacune d'une durée réelle variant de 3 à 90 secondes (= 30 s à 15 min. en expansion de temps). Plusieurs milliers de signaux ont ainsi été stockés (en majorité de *M. francoismoutoui*). Toutes les séquences ont fait l'objet d'une analyse auditive, puis 423 signaux (Tableau 1) ont été sélectionnés par leur capacité à représenter la variabilité intraspécifique, puis analysés sur logiciel. Les Figures 2 et 3 illustrent les types de structures utilisés par le Molosse de La Réunion et le Taphien de Maurice, et le Tableau 2 en dresse la liste, avec les circonstances d'utilisation pour chaque espèce.

Très rapidement il s'est avéré aisé de distinguer sur le terrain (en hétérodyne, si besoin confortée par l'expansion

de temps) *T. mauritanus* de *M. francoismoutoui*, par une combinaison de critères comme la structure, la sonorité (Tableau 2) et la fréquence du maximum d'énergie.

Parfois en milieu très ouvert, le fondamental des signaux QFC du Taphien est très atténué et n'apparaît pas sur un spectrogramme, d'où une confusion possible. Le recours à la densité spectrale sera souvent précieux pour mettre en évidence un fondamental faible (Fig. 4).

Le Tableau 3 donne les valeurs moyennes des mesures réalisées sur les signaux de ces deux espèces, et d'un type acoustique s'avérant différent (voir section suivante). Les signaux du molosse sont très variables selon le type d'environnement de vol; aussi les moyennes indiquées n'ont pas de valeur diagnostique, et le recours aux distributions (Fig. 6) est indispensable.

La clé en fin de chapitre récapitule les critères d'identification acoustique.

Tableau 1 : Nombre de signaux analysés sur informatique, par espèces et par catégories de structures ; QFC = quasi fréquence constante ; FM = fréquence modulée.

Famille	Espèce	N. séquences analysées	QFC	FM	QFC / FM	FM montante / QFC	TOTAL signaux analysés
Molossidae	<i>Mormopterus francoismoutoui</i>	63	77	176			253
Emballonuridae	<i>Taphozous mauritanus</i>	9	39		18		57
?	Chiroptera sp1	8	60	61			121
?	Chiroptera sp2	1				4	4
TOTAL	4	81	176	237	18	4	435

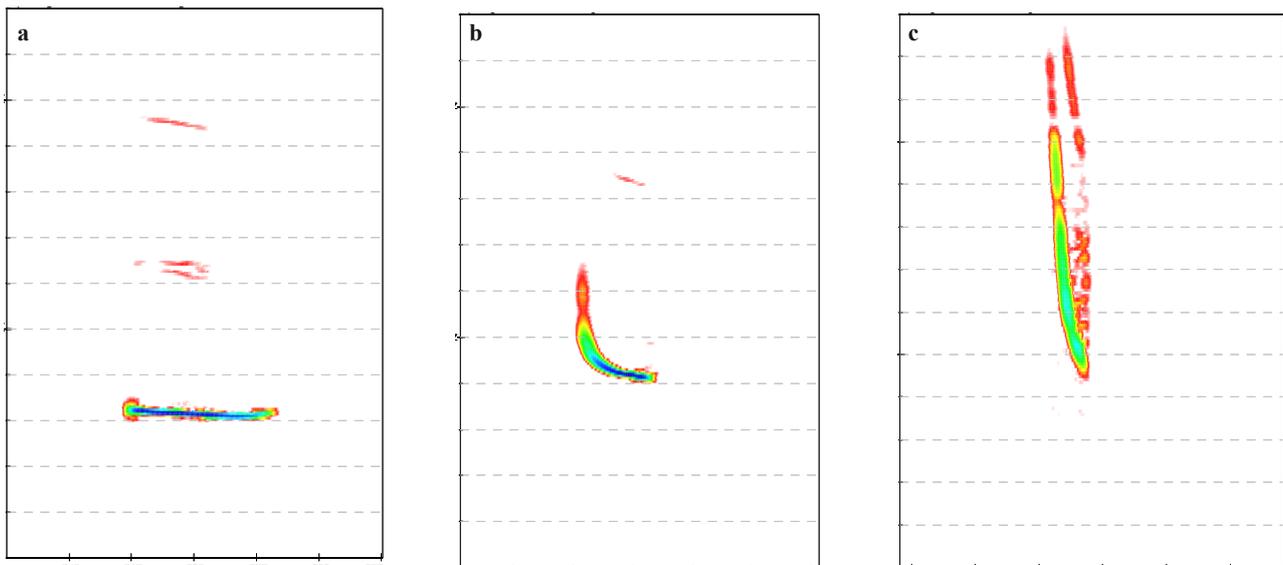


Fig. 2a, b, c : Spectrogrammes de signaux de *M. francoismoutoui* de différentes structures : de gauche à droite : QFC = quasi fréquence constante ; FM/QFC = fréquence modulée/ quasi fréquence constante ; FM abrupte. Ces structures sont adaptées à la collecte d'informations associées aux différents milieux de vol : milieu ouvert (QFC), lisière (FM/QFC) et milieu fermé (FM). Echelle des axes : X = 30 ms ; Y = 120 kHz.

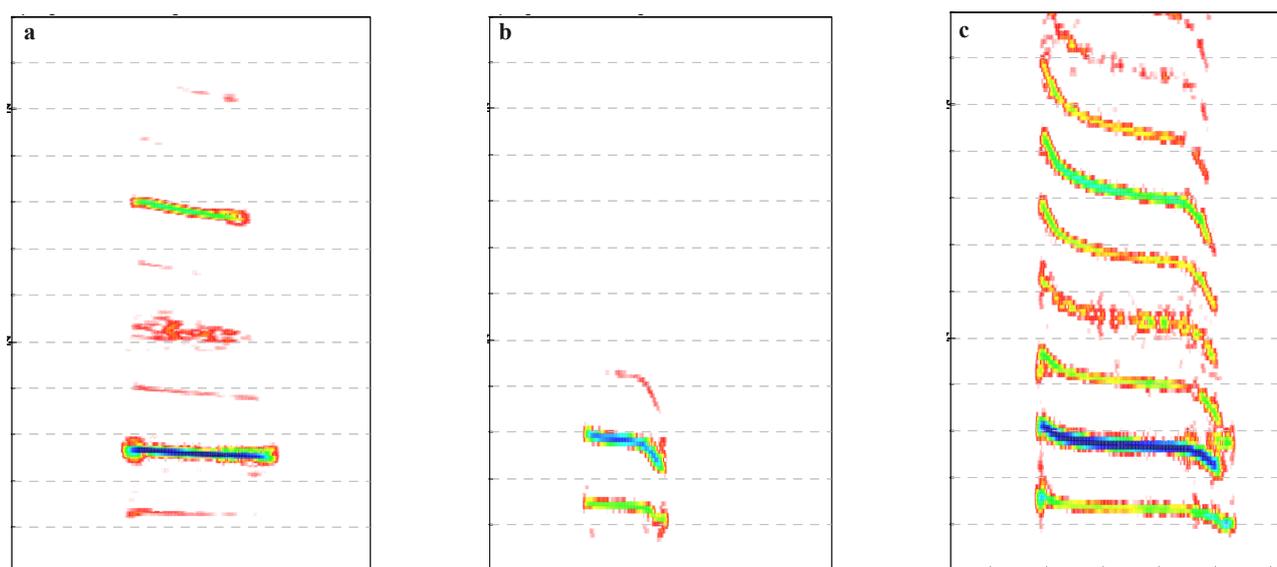


Fig. 3a, b, c: Spectrogrammes de signaux de *T. mauritanus* de différentes structures : de gauche à droite :

QFC : vol de croisière en milieu ouvert (noter la présence du fondamental à peine marqué – trait fin – sous l’harmonique 1 qui lui est très intense) ; QFC/FM : phase d’approche d’obstacles ; FM/QFC/FM : phase de croisière non loin d’obstacles. Echelle des axes : X = 30 ms ; Y = 120 kHz.

Tableau 2 : Types de structures utilisées par les espèces, avec les sonorités (appréciables lors de l’écoute des signaux en expansion de temps x10) et les types de vol correspondants.

Structures	Sonorité	Espèces	Milieus de vol ; activité
QFC	sifflée	<i>Mormopterus francoimoutoui</i>	ouvert ; chasse ou transit
	sifflée	Chiroptera sp1	ouvert ; chasse ou transit
	bitonale	<i>Taphozous mauritanus</i>	ouvert ; chasse ou transit
FM	sifflée	<i>Mormopterus francoimoutoui</i>	sous-bois et approche
	bitonale	<i>Taphozous mauritanus</i>	phase approche ou capture
FM / QFC ou FM aplanie	sifflée	<i>Mormopterus francoimoutoui</i>	lisière ; approche
	sifflée	Chiroptera sp1	lisière ; approche
QFC / FM	bitonale	<i>Taphozous mauritanus</i>	lisière ; approche
FM / QFC / FM	bitonale	<i>Taphozous mauritanus</i>	lisière
FM montante / QFC	sifflée	Chiroptera sp2	ouvert ; chasse ou transit

Tableau 3 : Résultats des mesures (moyennes et écarts-types) effectuées sur les signaux de trois taxons ; durées en ms, fréquences en kHz. Légende : FI : fréquence initiale ; FT : fréquence terminale ; LB : largeur de bande ; FME : fréquence du maximum d’énergie ; fond. : fondamental ; H1 : harmonique 1.

Espèces	N. signaux analysés	Durée	FI	FT	LB	FME fond.	FME H1
<i>Mormopterus francoimoutoui</i>	253	7,3 ± 3	64 ± 24,3	41,5 ± 6,1	24 ± 22,1	45 ± 8,1	
<i>Taphozous mauritanus</i>	57	13 ± 3,7	26 ± 5,8	21,8 ± 6,7	4,2 ± 3,7	14 ± 1	27,1 ± 1,6
Chiroptera sp1	121	11,2 ± 2,9	42,4 ± 12,4	31 ± 1,8	11,4 ± 11,3	32,4 ± 2,7	

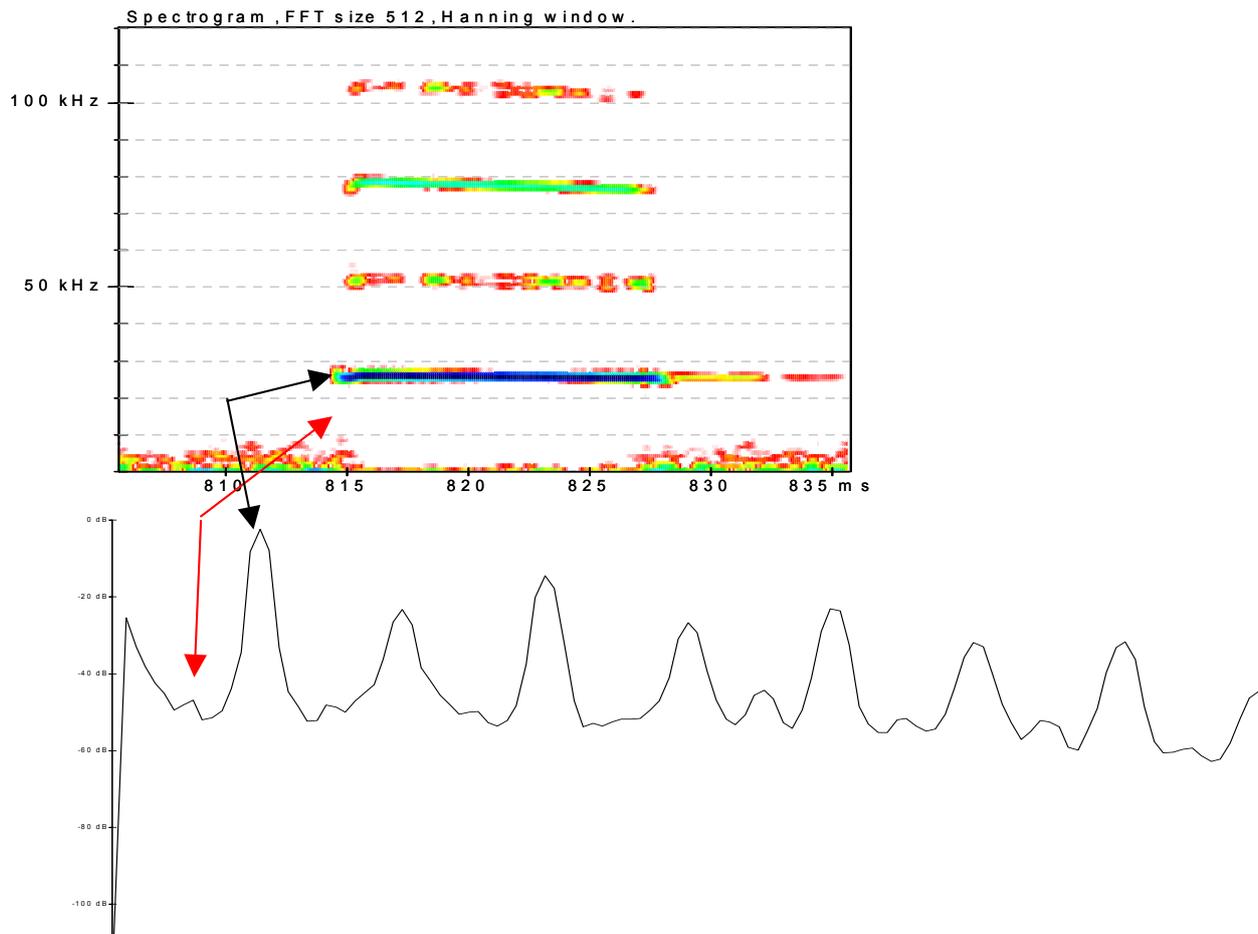


Fig. 4: Spectrogramme (ci-contre) d'un signal de *T. mauritanus*, affichant seulement les harmoniques (H1 est le plus intense) ; cependant le fondamental (sur 14,7 kHz) apparaît, faible mais bien visible, sur la densité spectrale. Echelle des axes : X = 30 ms ; Y = 120 kHz.

Signaux atypiques :

- Sur plusieurs sites des longues séquences «en aveugle» ont été enregistrées, notamment lorsque de nombreux individus étaient présents, ce qui génère une cacophonie difficile à interpréter sur le terrain en même temps que sont effectués les relevés quantitatifs.
- L'écoute ultérieure de ces séquences a permis de déceler des signaux atypiques sur quatre sites :
 - 1 séquence provenant du site de Rivière des Galets le 18 mars à 18h30 ;
 - 4 longues séquences provenant du site de Bernica (en entrée de ravine) le 19 mars entre 19h14 et 19h30 ;
 - 1 séquence provenant du site de Plaine des Palmistes (Ligne des 800) le 25 mars à 18h35 ;
 - 1 séquence provenant du site de Bras des Merles le 30 mars à 18h40.

Ces signaux, de type QFC (Quasi Fréquence Constante) ou FM (Fréquence Modulée) descendante à courbe concave selon les circonstances de vol (Fig. 5), sont typiques de nombreuses espèces. Ils obéissent aux lois

classiques de la localisation acoustique (raccourcissement de la durée, élargissement de la largeur de bande et augmentation de la fréquence en approche d'obstacles). En cela ils s'écartent de la stratégie sonar du Taphien (voir chap. 3) ; en revanche ils sont proches des signaux du Molosse, mais avec des différences fréquentielles et comportementales.

Une fois un nombre significatif de signaux analysé, le placement des variables sur des graphiques a confirmé ce que l'analyse auditive avait décelé : il y a bien un nuage de points qui se démarque de celui du *Mormopterus* (particulièrement net pour les variables : fréquence du maximum d'énergie/largeur de bande - FME/LB ; Fig. 6), notamment dans les phases d'approche d'obstacles ou de proies, lorsque la largeur de bande augmente. Le Molosse ne pratique les QFC basses (31,5 à 35 kHz) qu'en activité de vol de croisière sans chasse active (rythme lent et régulier) ; une augmentation du degré de curiosité pour l'environnement de vol entraîne l'emploi de fréquences plus élevées (> 40 kHz), que les individus passent en FM ou qu'ils restent en QFC. Le chiroptère *sp1* reste centré sur des fréquences basses (29 à 39 kHz)

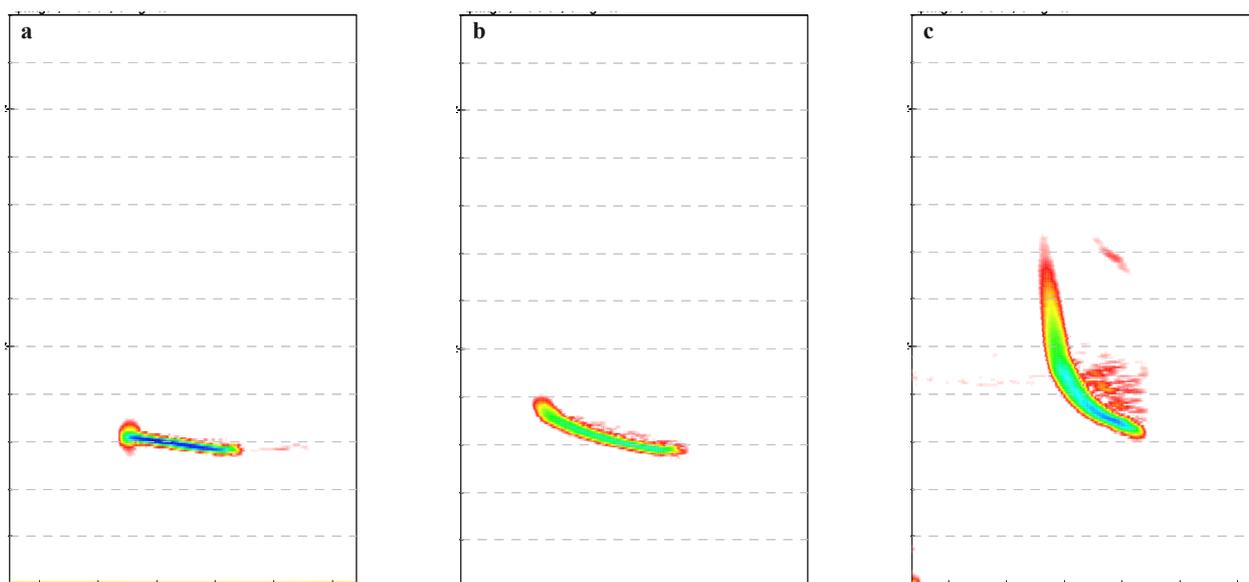


Fig. 5a, b, c : Spectrogrammes de signaux du chiroptère sp1 contacté à Bernica le 19 mars entre 19h14 et 19h30. Différentes structures sont présentées ; de gauche à droite : QFC : vol de croisière en milieu ouvert ; FM aplanié : phase de début d’approche d’obstacles ; FM : phase de fin d’approche d’obstacles. Echelle des axes : X = 30 ms ; Y = 120 kHz.

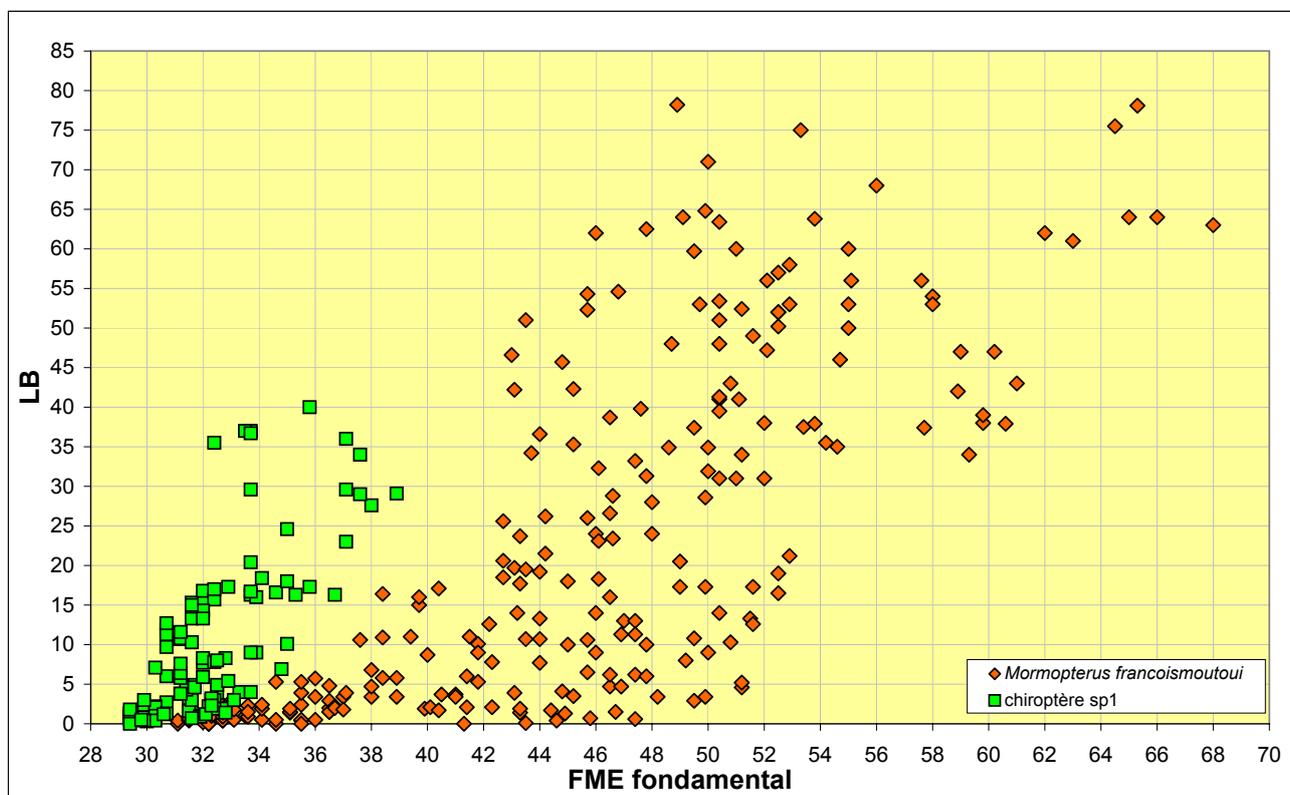


Fig. 6 : Graphique montrant la séparation des nuages entre *M. francoismoutoui* et très probablement une autre espèce, non identifiée (chiroptère sp1) ; FME = fréquence du maximum d’énergie ; LB = largeur de bande.

dans tous les comportements rencontrés ; les deux nuages sont en recouvrement partiel en QFC, mais toute phase d'approche les sépare nettement (Fig. 6). Nous avons donc bien deux comportements acoustiques différents, et par conséquent une probabilité très élevée pour qu'ils correspondent à deux espèces différentes.

Cette découverte est à rapprocher de plusieurs observations visuelles crépusculaires effectuées antérieurement par J.M. Probst (comm. pers.), témoignant de la présence sur plusieurs sites de l'île (Rivière des Galets, Cilaos...) de chiroptères en vol dont l'allure et la taille semblaient notamment différentes de celles des Molosses environnants, et ne correspondant pas non plus au Taphien.

Suite à la mission, l'équipe présente sur place s'est mobilisée et a effectué plusieurs séances d'écoute et de capture sur le site de Bernica, dont une le 18 avril entre 18h06 et 19h45, qui permit de contacter à nouveau le chiroptère sp1 au détecteur au même endroit que le 19 mars, mais sans capture.

Lors de cette soirée du 18 avril, Stéphane Roué, accompagné de Jean-Michel Probst et Marc Salamolard, a enregistré à 19h23 une séquence contenant quatre signaux très étranges, puisque ne correspondant à aucune structure connue à ce jour chez un chiroptère.

Ces 4 signaux sont espacés d'intervalles de 450 ms en moyenne, indiquant un rythme de croisière en milieu ouvert. La Figure 7 reproduit le spectrogramme et les caractéristiques mesurées sont récapitulées dans le Tableau 4; la partie QFC affecte sur deux des signaux une légère modulation descendante linéaire, d'où la mesure de largeur de bande sur chaque partie du signal.

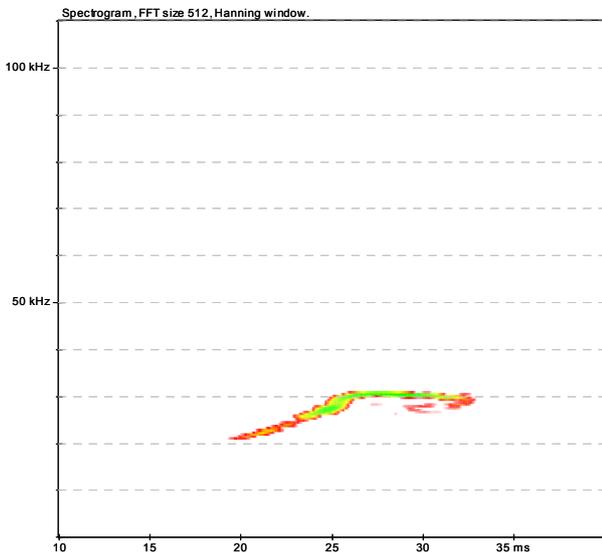


Fig. 7: Spectrogramme d'un signal de Chiroptera sp2 contacté à Bernica le 18 avril vers 19h (enregistrement aimablement communiqué par S. Roué). Echelle des axes: X = 30 ms; Y = 110 kHz.

La structure FM montante à légère courbure concave suivie d'une QFC est inconnue à ce jour chez un microchiroptère.

Clé d'identification acoustique des signaux sonar des chiroptères de La Réunion :

(voir Figs 2, 3, 4, 5 et 7 pour les spectrogrammes des différentes structures, et Fig. 6 pour les distributions de valeurs entre *M. francoismoutoui* et Chiroptera sp1)

Légende :

QFC : quasi fréquence constante. FM : fréquence modulée. FME : fréquence du maximum d'énergie. LB : largeur de bande

1. Signaux **QFC** : (largeur de bande < 5 kHz).....5
2. Signaux **FM descendante/QFC, ou FM** :6
3. Signaux **QFC/FM ou FM/QFC/FM** : *Taphozous mauritianus*
4. Signaux **FM montante/QFC** : Chiroptera sp2
5. Structure **QFC** :
 - a. FME fondamental 13 à 15 kHz (parfois visible seulement en densité spectrale car H.1 toujours + intense, voir Fig.7)..... *Taphozous mauritianus*
 - b. LB < 2 kHz & FME 29 à 31 kHz; LB 2 à 5 kHz & FME 30 à 32 kHz..... Chiroptera sp1
 - c. FME 31 à 51 kHz..... *Mormopterus francoismoutoui*
6. Structure **FM descendante/QFC, ou FM** :
 - a. LB 5 à 10 kHz & FME 30 à 34 kHz; LB > 10 kHz & FME < 37 kHz Chiroptera sp1
 - b. LB 5 à 20 kHz & FME > 38 kHz; LB > 20 kHz & FME > 42 kHz..... *Mormopterus francoismoutoui*

Tableau 4 : Détail des mesures effectuées sur chacun des 4 signaux FM montante/QFC du chiroptère sp2; durées en ms, fréquences en kHz; les valeurs négatives de largeur de bande de la partie FM correspondent à sa modulation montante. Légende: FI: fréquence initiale; FT: fréquence terminale; LB: largeur de bande; FME: fréquence du maximum d'énergie; fond.: fondamental.

Signaux	Durée totale	FME	partie FM			partie QFC				
			FI	FT	LB	Durée	FI	FT	LB	FME
1	12,2	30,8	20,0	30,8	-10,8	5,2	30,8	30,8	0,0	30,8
2	12,6	30,0	20,5	30,1	-9,6	6	30,1	30,1	0,0	30,1
3	12,9	32,7	22,0	32,9	-10,9	6,7	32,9	31,7	1,2	32,7
4	10,4	30,8	22,0	31,9	-9,9	5,6	32,0	30,9	1,1	30,8

2. Ecologie acoustique de *M. francoismoutoui*

Dans les sections à suivre, nous allons appliquer un concept récemment initié (BARATAUD, 2011, 2012), qui établit un lien entre les ultrasons utilisés par une espèce ou une guilda d'espèces et les différents éléments de son écologie. Le sonar est un outil destiné à sonder l'environnement et récolter les ressources alimentaires; aussi, pour une espèce donnée, les émissions acoustiques sont supposées avoir évolué en rapport avec la structure de l'habitat type et les caractéristiques des proies recherchées. Une bonne connaissance des paramètres structuraux et fréquentiels des signaux sonar, et de la théorie des informations qui en découlent pour l'animal émetteur, permet d'élaborer des hypothèses sur la nature et la structure de ses milieux de vol et de chasse optimaux, ainsi qu'une éventuelle spécialisation alimentaire. La pression intense de prédation exercée par les chiroptères a conduit des groupes entiers d'arthropodes à développer des stratégies adaptatives visant à diminuer les risques de capture; par contrecoup certains chiroptères ont contourné, par un sonar spécialisé (n'obéissant plus seulement au déterminisme de la localisation acoustique d'obstacles passifs), ces capacités d'évitement de leurs proies.

Adaptations liées au sonar :

La famille des Molossidés comprend 16 genres et 100 espèces qui présentent des caractéristiques typiques de chasseurs de haut vol. La QFC est le type d'émission correspondant à ce comportement, alors que la proximité d'obstacles entraîne une augmentation de la largeur de bande (NEUWEILER, 1989; SCHNITZLER & KALKO, 1998).

Le Molosse de La Réunion, récemment élevé au rang d'espèce endémique (GOODMAN *et al.*, 2008), utilise très fréquemment la QFC (< 5 kHz de LB), étant en cela conforme à la règle au sein de sa famille. Mais il pratique également les grandes largeurs de bande, jusqu'à près de 80 kHz de balayage fréquentiel (Fig. 8a). Ces deux extrêmes acoustiques correspondent à deux extrêmes comportementaux, conformément à la théorie: les QFC sont utilisées lors de la chasse en milieu ouvert, et les FM à large bande en sous-bois dense. **Le fait extraordinaire**

réside dans l'utilisation de ces deux comportements, de façon régulière et généralisée, par une seule espèce.

De plus, une espèce donnée pratique des signaux dans une gamme de fréquences qui obéit à plusieurs paramètres comme sa taille corporelle (inversement proportionnelle à la FME), la taille et parfois la nature de ses proies (FME d'autant plus élevée que les proies sont petites), et la concurrence interspécifique, qui va cantonner une espèce dans une niche acoustique (DENZINGER *et al.*, 2004). La Figure 8b affiche les distributions de valeurs de signaux (BARATAUD, 2012) de cinq espèces européennes de chiroptères vivant en sympatrie (aucun équivalent d'étude systématique de guildes d'espèces selon les normes utilisées ici n'a pu être trouvé dans la bibliographie africaine). La comparaison des Figures 8a et 8b montre qu'à lui seul, *M. francoismoutoui* occupe une niche acoustique à peu près équivalente, en FME, à celle des cinq autres espèces. En rajoutant la dimension verticale de la largeur de bande qui déborde sur une niche acoustique d'espèce FM (ce pourrait être *Myotis alcaethoe* dans la faune européenne), **le Molosse de La Réunion couvre l'amplitude de six niches acoustiques telles qu'on les rencontre dans un système continental européen.**

Ces deux constatations, hors normes, sont révélatrices d'une situation hégémonique de cette espèce au sein de la guilda des insectivores nocturnes, dans l'espace insulaire limité de La Réunion.

Il est important d'insister sur la pratique régulière d'une chasse active en sous-bois avec l'emploi de la FM à large bande: une espèce QFC, «par nature», se cantonne aux structures de plein ciel et de lisières, comme c'est le cas général dans la famille des Molossidés. *M. francoismoutoui* semble être le seul cas connu à évoluer avec constance dans tous les types de milieux en utilisant des structures de signaux sonar parfaitement adaptées. La chasse en forêt dense demande des adaptations particulières (sonar, morphologie) qui ne sont pas connues chez les Molossidés; notre constatation pourrait donc être liée à un ou plusieurs phénomènes ayant favorisé, chez cette espèce, une extension de niche écologique.

Une espèce du même genre endémique de Cuba,

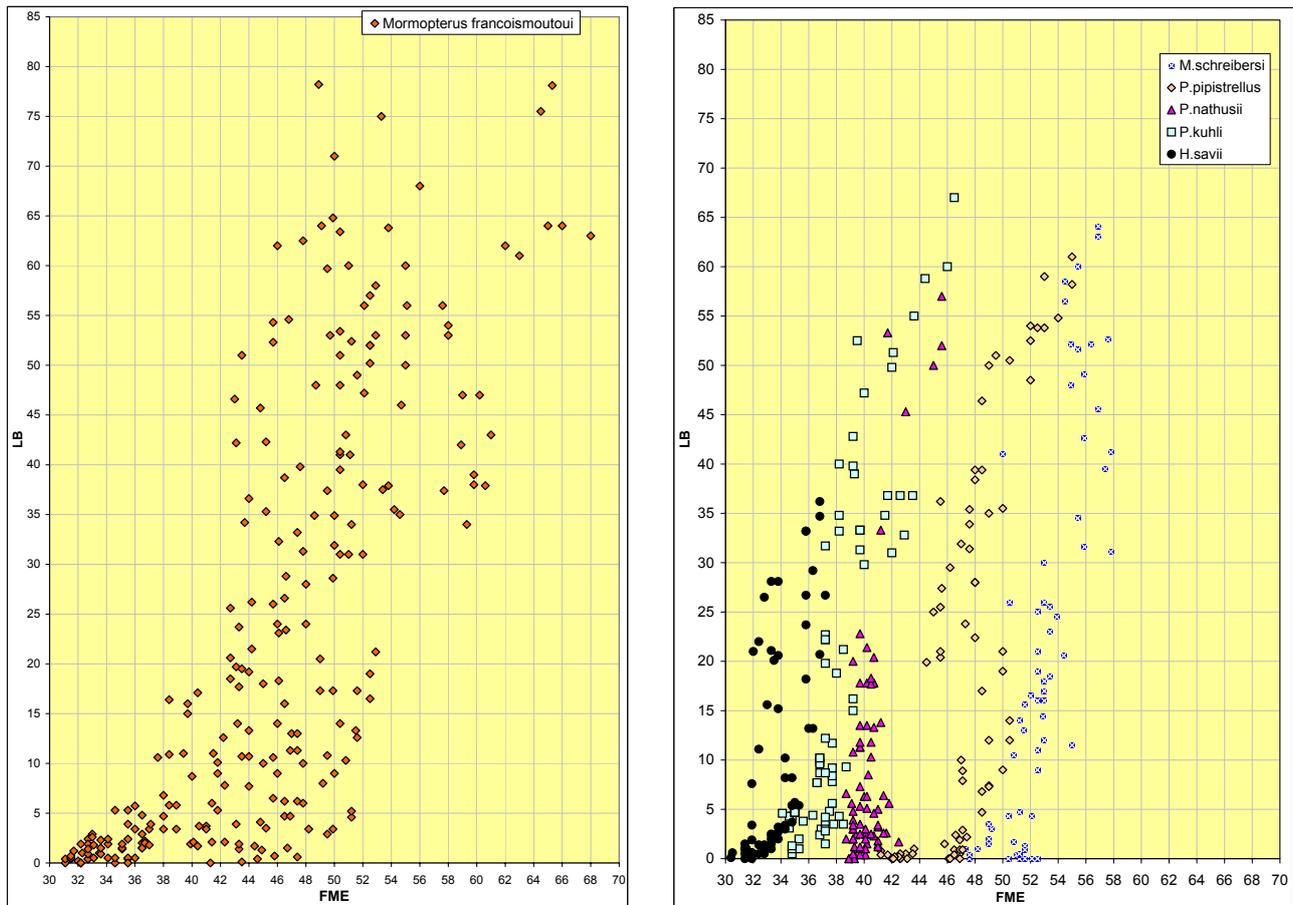


Fig. 8a, b: Comparaison de taille de niches acoustiques. Répartition des signaux dans un plan à deux variables: la fréquence du maximum d'énergie (FME) et la largeur de bande (LB). A gauche : nuage de points monospécifique (*M. francoismoutoui*); à droite : 5 espèces sympatriques européennes (BARATAUD, 2012). Les échelles sont équivalentes dans les deux graphiques: X = 70 kHz, Y = 85 kHz. Voir commentaire dans le texte.

M. minutus, affiche également une variabilité forte de structures acoustiques, mais elles s'inscrivent dans une gamme restreinte de FME et ne concernent que les différences entre comportements de croisière, d'approche et de capture; la chasse en sous-bois dense n'a pas été documentée (MORA *et al.*, 2011).

Adaptations liées à la morphologie :

La forme de l'aile et la masse d'une chauve-souris sont des éléments déterminants dans ses aptitudes de vol (BAAGØE, 1987; NORBERG, 1981; VAUGHAN, 1970). Nous avons relevé chez plusieurs espèces de chiroptères des mesures biométriques qui ont permis le calcul de l'indice et de la charge alaires (tous deux inversement corrélés à la manœuvrabilité, qui définit l'aptitude à circuler en milieu encombré).

La Figure 9 positionne les valeurs médianes de charge et d'indice alaires pour une sélection de 15 espèces de provenance géographique (Europe, Antilles, Mascareignes) et de stratégies de vol très diverses. Plusieurs petites espèces spécialistes du vol manœuvrable au sein ou près du feuillage présentent une charge < 1,3

et un indice < 2,1. *M. myotis* a un indice très faible mais sa charge forte limite ses capacités dans le feuillage: c'est un chasseur de proies glanées sur le sol (ARLETTAZ, 1996). *N. noctula*, lourd chasseur de haut vol, affiche la charge la plus élevée; *T. mauritanus* avec ses longues ailes a un indice supérieur, mais son poids plus faible lui permet certainement de poursuivre ses proies avec une plus grande manœuvrabilité, de même que *P. davyi* dans la gamme de taille inférieure.

Quatre espèces de Molossidés sont représentées. *T. brasiliensis* et *M. molossus*, deux espèces d'Amérique centrale dont le poids moyen est compris entre 11 et 14 g, ont toutes deux le profil-type de chasseurs aériens caractéristique de la famille. Les deux *Mormopterus* des Mascareignes se démarquent nettement; leur indice est moyen [GOODMAN *et al.* (2008) précisent que ce genre a des extrémités d'ailes plus arrondies que les autres Molossidés] et leur poids est faible, ce qui leur confère la charge alaire la plus basse. L'espèce européenne *Pipistrellus pipistrellus*, avec son caractère très ubiquiste et adaptable, évoque certains traits écologiques de *M. francoismoutoui*; son poids très faible (< 5 g) la classe

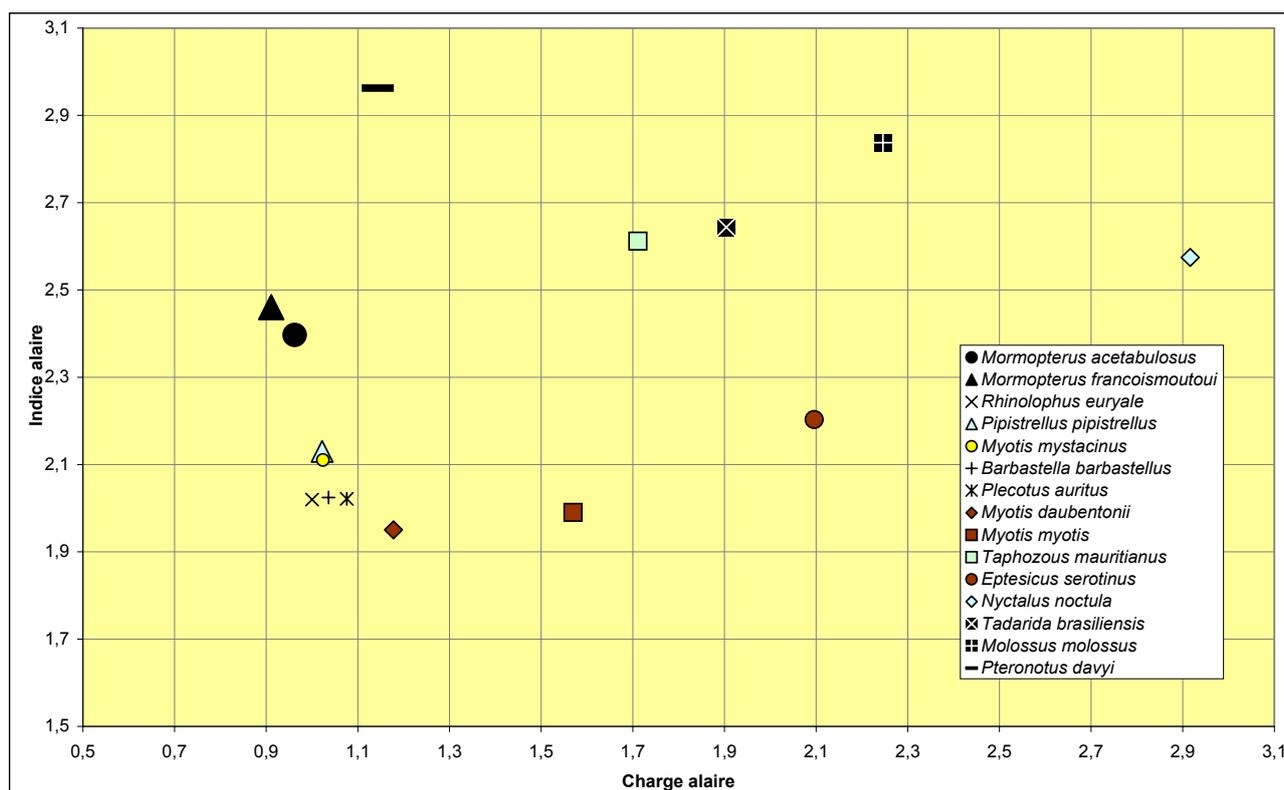


Fig. 9: Valeurs médianes d'indices et de charges alaires chez 15 espèces de chiroptères. Les carrés symbolisent des espèces de taille importante (masse > 25 g).

en marge des espèces les plus manœuvrables : c'est une spécialiste des milieux de lisière, mais qui n'hésite pas dans certaines circonstances à s'aventurer en sous-bois clair (BARATAUD, 2012).

Nous ne disposons malheureusement pas de mesures comparables pour *Mormopterus jugularis*, de Madagascar. PETERSON *et al.* (1995) le décrivent comme plus petit, avec un avant-bras et un cinquième doigt plus courts que *M. acetabulosus*. Cette dernière particularité confère une aile plus étroite à l'espèce malgache, plus conforme donc au type de la famille. Les individus à l'origine de la colonisation des Mascareignes provenaient probablement de Madagascar et étaient peut-être morphologiquement proche de *M. jugularis*.

La Figure 10 précise les distributions de valeurs individuelles pour les deux espèces de *Mormopterus* des Mascareignes. L'indice alaire et la charge alaire affichent certes un recouvrement interspécifique, mais surtout un étalement supérieur des valeurs de *M. francoismoutoui*, plaidant pour une variabilité intraspécifique plus grande.

GOODMAN *et al.* (2008) notent par ailleurs une différence entre *M. francoismoutoui* et *M. acetabulosus*, concernant la taille et la forme des oreilles : contrairement à d'autres parties du corps, la longueur de l'oreille n'est pas significativement plus courte chez *M. francoismoutoui*, et elle est même sensiblement plus

large que chez *M. acetabulosus*. Or l'oreille, comme l'aile et le sonar, sont des caractères particulièrement sous le feu de la pression de sélection chez les microchiroptères, et l'augmentation de la surface de l'oreille est un des traits caractéristiques du comportement de vol lent en milieu encombré.

Ces différentes constatations, et notamment la relation entre longueur, surface, volume et masse nous fournissent une hypothèse explicative. La surface est proportionnelle au carré de la longueur et le volume comme la masse sont proportionnels au cube de la longueur. Ainsi une mutation portant uniquement sur une diminution de taille, même minime, chez une espèce provoque une perte de masse dans des proportions supérieures, induisant des capacités de vol fortement modifiées. Une réduction de charge alaire et une taille des oreilles proportionnellement plus grande sont cohérents avec une utilisation grandissante du sous-bois comme habitat de chasse chez *M. francoismoutoui*.

GOODMAN *et al.* (2008) apportent des éléments génétiques et biométriques qui leur permettent de conclure à une spéciation entre les deux *Mormopterus* des Mascareignes. Parmi les critères morphologiques distinctifs mis en évidence, la taille plus forte chez *acetabulosus* est confirmée par nos mesures. Ces deux espèces ont un ancêtre commun qui est supposé avoir colonisé Maurice depuis Madagascar, puis La Réunion

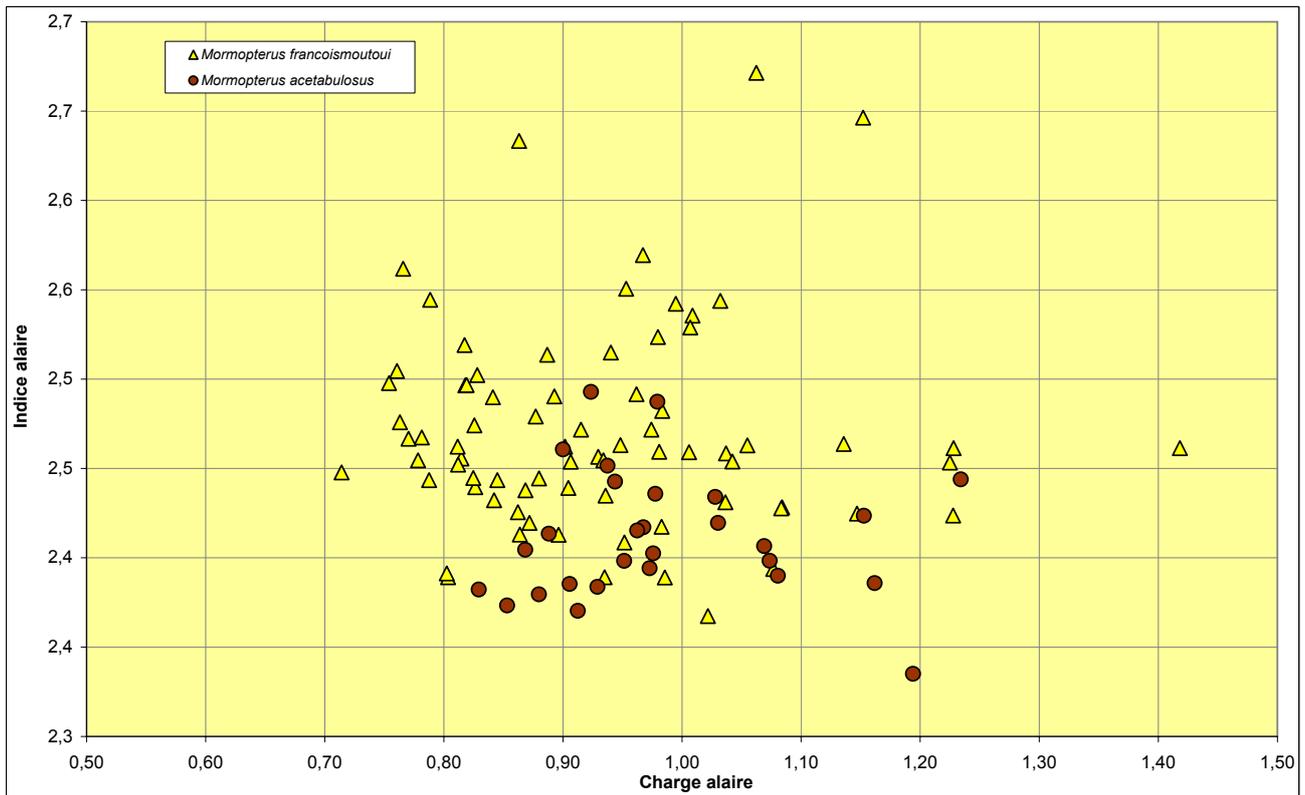


Fig. 10: Variabilité entre charge et indice alaires chez les deux espèces de *Mormopterus* des Mascareignes.

depuis Maurice pour des raisons de chronologie et de probabilité liée à la distance. Chaque morphotype est supposé être adapté aux conditions locales. L'interruption du flux de gènes entre les deux îles des Mascareignes (montré au moins chez les femelles par des différences significatives d'ADN mitochondrial) a pu permettre un déplacement de caractères, sans doute en lien avec les conditions prévalant à La Réunion. Or les structures d'habitats ont dû être relativement proches entre les deux îles jusqu'à une époque récente, c'est-à-dire avant la modification drastique des milieux par l'homme, qui conduisit à une déforestation quasi complète sur Maurice et seulement partielle sur La Réunion. Il est ainsi possible que la différenciation morphologique soit récente, et que ce processus soit actif, voire à ses débuts.

Parmi les facteurs d'origine humaine ayant modifié les écosystèmes, le développement massif des éclairages urbains exerce une forte influence sur l'écologie des insectes nocturnes et de leurs prédateurs (RYDELL & RACEY, 1995). Ils attirent les insectes des milieux environnants, les concentrent et neutralisent leurs éventuelles capacités à éviter la prédation, favorisant ainsi fortement les populations de chiroptères s'adaptant à ce contexte de chasse, peut-être aux dépens des espèces plus spécialisées (ARLETTAZ *et al.*, 2000). Maurice et La Réunion sont toutes deux fortement atteintes de pollution lumineuse, ce qui a pu très nettement favoriser ces dernières décennies les molosses dont la plasticité

comportementale leur permet de largement profiter de la concentration alimentaire ainsi générée, optimisant les potentialités de reproduction de l'espèce.

De fait la population de *M. francoismoutoui* semble forte en regard de la superficie de l'île. La grotte de Trois Bassins a fait l'objet de comptages en période de fréquentation maximale, qui aboutissent à une estimation basse de 50 000 individus (Probst, comm. pers.). Lors de la soirée du 19 mars à Bernica, nous avons pu évaluer les effectifs de molosses quittant leurs gîtes diurnes en falaise, formant un flux continu descendant vers la mer pendant plus de 10 minutes, avec un chiffre minimum de 10 000 individus. Plusieurs autres sites (rivière des Galets, Bras des Merles, rivière Ste-Suzanne, Grande Chaloupe) ont généré les mêmes observations sans que la conformation des lieux et le comportement des animaux permettent un comptage. Il apparaît comme une hypothèse prudente d'avancer que la population de l'île est au minimum de plusieurs centaines de milliers d'individus.

En conclusion, il serait intéressant dans les années à venir de confirmer si :

- les populations de Molosse de La Réunion ont été favorisées par le développement des éclairages nocturnes (facilitation de l'accès à une ressource trophique abondante et concentrée, augmentant le succès de la reproduction);
- les densités d'individus devenues fortes dans les

secteurs urbanisés ont saturé cet habitat de chasse, engendrant une compétition intraspécifique poussant une part de la population (cohorte annuelle de juvéniles par exemple) à investir des habitats forestiers denses peu ou pas utilisés auparavant et encore bien représentés sur cette île (au contraire de Maurice);

- le caractère intermédiaire, non spécialisé, des caractéristiques morphologiques et acoustiques de l'espèce favorisent l'expression de ce comportement pionnier, qui constitue une pression de sélection vers un comportement de vol manœuvrable et une structure sonar FM à large bande, peut-être en cours d'évolution vers une spéciation.

L'absence de sélection d'une niche écologique de type «glaneur forestier» chez un microchiroptère de La Réunion est probable; la spécialisation des structures de sonar à composante QFC étudiées dans la présente étude conforte l'hypothèse que le sous-bois des forêts d'altitude a toujours été un habitat sous-utilisé, et actuellement libre de concurrence pour un insectivore nocturne. Les perturbations fréquentes de cette zone centrale, en lien avec l'activité volcanique, sont peut-être à l'origine de ce phénomène; le Piton des Neiges est resté actif jusqu'à -20 000 ans, suivi d'éruptions possibles liées au massif des Alizés, et de la formation des cirques (BLANCHART, 2000): l'installation d'un écosystème stable dans l'ensemble de la partie centrale n'est peut-être pas très ancienne. L'investissement des sous-bois d'altitude par un chiroptère insectivore serait ainsi une possibilité récente, et l'évolution démographique du

Molosse de La Réunion en lien avec l'urbanisation, telle qu'elle est supposée dans cette étude, viendrait accélérer le processus de colonisation.

3. Ecologie acoustique : *T. mauritanus*

Le Taphien de Maurice utilise des signaux de croisière QFC avec harmoniques, avec filtrage différentiel de l'intensité entre fondamental et harmonique 1 (H1). En milieu ouvert (transit ou recherche passive de proies) c'est H1 qui est le plus intense, le fondamental étant souvent invisible sur spectrogramme (mais son pic d'énergie faible reste décelable sur densité spectrale, Fig. 4).

Lorsqu'une proie est détectée, la largeur de bande augmente, ce qui est conforme à la théorie de localisation acoustique: c'est l'amplitude de modulation qui conditionne la qualité des informations sur la position d'une cible. Mais la structure n'est pas de type FM/QFC comme pour le Molosse: elle est de type QFC/FM, ce qui est une caractéristique courante dans la famille des Emballonuridés (BARATAUD *et al.*, 2013b).

Plus la distance prédateur-proie diminue, plus la partie QFC se raccourcit pour finalement disparaître (Fig. 11).

L'intensité s'équilibre entre fondamental et H1 au cours de la phase d'approche, puis s'estompe sur H1 pour marquer surtout le fondamental à la charnière entre phase d'approche et phase de capture (Fig. 12).

Lors d'un vol en milieu semi ouvert longeant une lisière par exemple, une partie modulée est ajoutée en

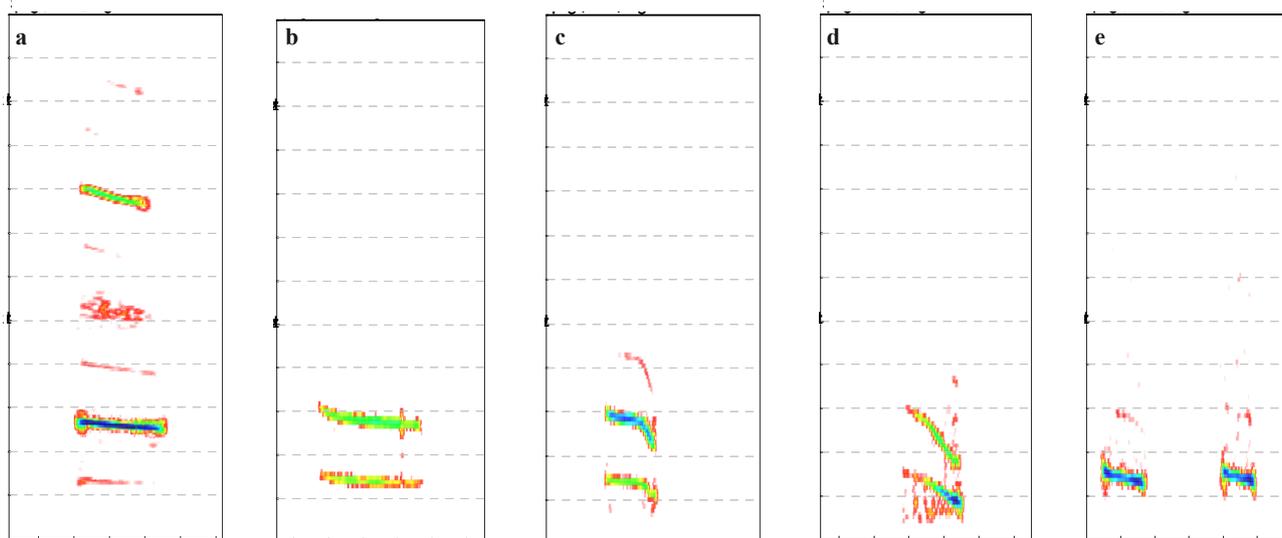


Fig. 11a-e: Spectrogrammes de signaux de *Taphozous mauritanus*; de gauche à droite :

- phase de croisière en milieu ouvert : QFC avec fondamental atténué et H1 intense ;
- un objet est détecté en limite de portée, le fondamental augmente en intensité ;
- la proie est identifiée, début de la phase d'approche : une partie FM descendante est ajoutée, pour préciser sa localisation ;
- phase d'approche : l'intensité bascule vers le fondamental, la partie QFC initiale se réduit ;
- vers la fin de la phase d'approche, les signaux sont de structure variable selon la durée de la poursuite, mais l'atténuation forte de l'intensité sur H1 est une constante. Echelle des axes : X = 30 ms ; Y = 120 kHz.

début de signal : la structure est alors FM/QFC/FM (voir Fig. 3).

De nombreuses espèces (Phyllostomidés, Mormoopidés, Rhinolophidés, Hipposideridés) opèrent un filtrage de l'intensité, pour reporter celle-ci sur un harmonique aux dépens du fondamental (BARATAUD, 2010, 2012; BARCLAY *et al.*, 1981; TAYLOR, 1999), mais cette caractéristique est permanente. Le Taphien présente un cas particulier de filtrage temporaire dans des circonstances précises. Cette caractéristique est difficile à justifier par la théorie de la localisation acoustique : il n'y a pas d'avantage particulier à abaisser de 50% la fréquence de signaux sonar en séquence d'approche, la règle étant d'élargir la bande par le haut et par le bas pour améliorer l'information en directivité, en résolution angulaire et la précision en distance.

Il faut donc chercher un autre déterminisme, et celui des relations prédateurs-proies est le plus apte à expliquer le sonar du Taphien.

Les insectes nocturnes ne sont pas passifs face à la prédation et deux groupes (lépidoptères, névroptères) au moins ont développé la capacité d'entendre les signaux émis par les chiroptères, grâce à une membrane tympanique. Leur sensibilité est centrée sur les fréquences les plus usuelles de leurs prédateurs, soit 20 à 50 kHz (PAVEY & BURWELL, 1998). Les proies tympanées affichent un taux de survie aux attaques de chiroptères en moyenne 40% supérieur à celui d'insectes

rendus sourds (ROEDER, 1967). Plusieurs stratégies de contournement ont été développées par des espèces, voire des familles entières de chiroptères, dont l'«allotonic frequency» (FULLARD, 1987), déplaçant la fréquence des signaux sonar au-dessus ou au-dessous de la fenêtre d'audition des lépidoptères. Ces décalages permettent de formuler des prédictions valides sur les spécialisations alimentaires éventuelles au sein de communautés locales de chiroptères (SCHOEMAN & JACOBS, 2003).

T. mauritianus est un chasseur rapide de haut vol comme en témoignent sa morphologie alaire (Fig. 9), sa tête et ses oreilles profilées pour un bon aérodynamisme et nos observations de terrain. Cette espèce profite également des éclairages, mais les lampadaires de rue, noyés au milieu des bâtiments, constituent un milieu trop fermé pour ses capacités de vol et sa technique de chasse. Les projecteurs de stade (nombreux sur l'île, et éclairés chaque soir) sont par contre idéaux, car plus élevés et circonscrivant un milieu ouvert jusqu'au sol. Ils permettent par ailleurs l'observation des phases de la chasse.

Le Taphien effectue des parcours en larges cercles élevés, en émettant des longs signaux QFC très intenses. Le fondamental est estompé au profit de l'harmonique 1, générant un maximum d'énergie sur 26-27 kHz; les fréquences hautes apportant plus d'informations sur la directivité, l'animal est ainsi plus apte à positionner les obstacles sur sa trajectoire.

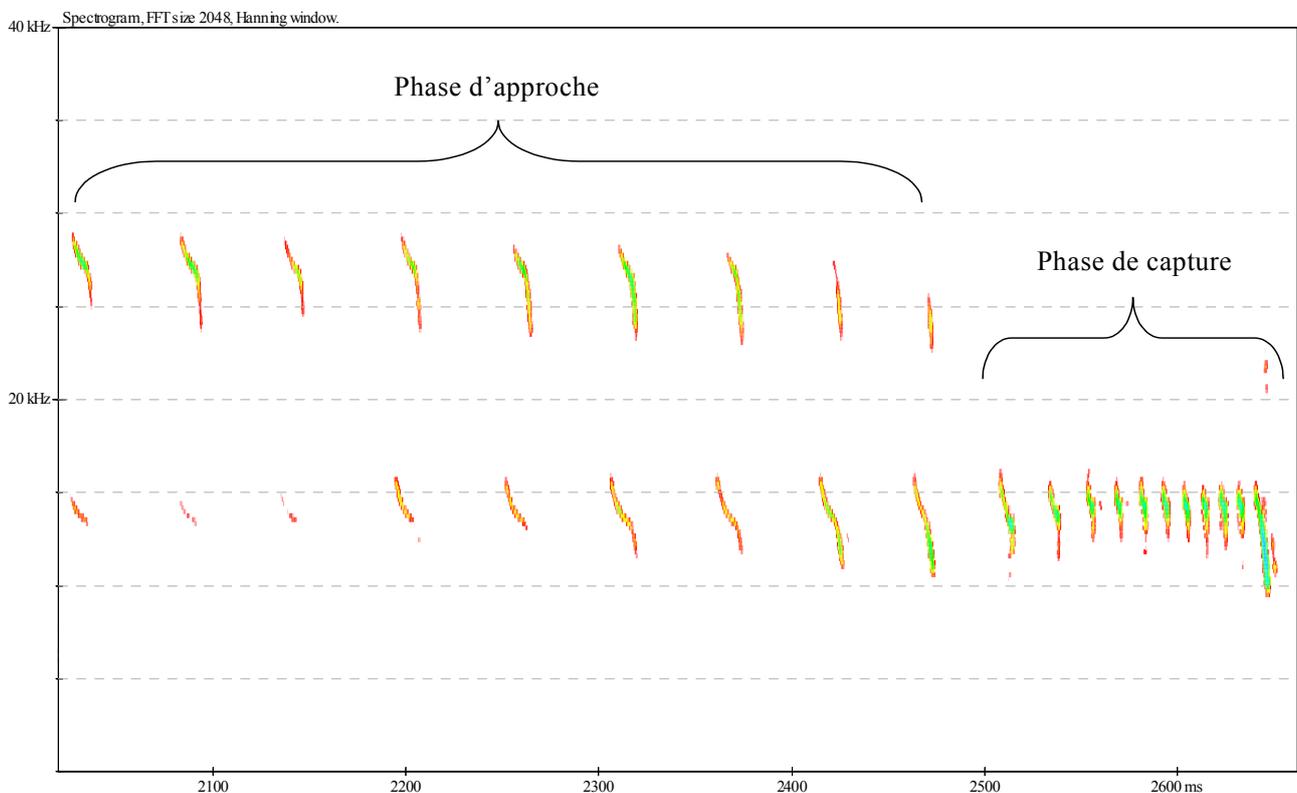


Fig. 12: Spectrogramme d'une séquence approche-capture chez *Taphozous mauritianus*; le transfert progressif d'intensité de l'harmonique 1 vers le fondamental est clairement visible. Echelle des axes : X = 700 ms; Y = 40 kHz.

Si un objet passif est décelé, la largeur de bande (précision en distance) est accentuée de deux manières : par l'ajout de parties FM en début et fin de signal, et par l'accentuation des harmoniques ; mais l'intensité maximale reste sur H1 (Fig. 3).

Les proies les plus disponibles dans ce type d'habitat et les plus facilement décelables par les basses fréquences du sonar du Taphien correspondent probablement aux lépidoptères, dont la plupart des espèces nocturnes sont tympanées (WATERS, 2004). Le fait d'estomper l'harmonique 1 sur 26 kHz (décelable par le lépidoptère) pour accentuer le fondamental sur 13 kHz (non décelable) est une configuration qui a dû être sélectionnée positivement par un taux de succès de capture supérieur. L'ajout d'une partie FM descendante finale améliore la résolution angulaire et permet d'approcher la proie sans déborder sur ses fréquences audibles.

Nous formulons donc l'hypothèse que les caractéristiques du sonar de *T. mauritanus* correspondent aux critères de l'«allotonic frequency», et que son régime alimentaire est dominé par des insectes tympanés (lépidoptères, voire névroptères ou coléoptères).

Cette hypothèse est confortée par nos observations du comportement de chasse combinant vision (grâce aux projecteurs de stades) et acoustique : longs piqués amenant le Taphien jusqu'à moins de dix mètres du sol, avec poursuite finale parfois en plusieurs phases, démontrant une réaction de fuite de la proie.

4. Écologie acoustique des chiroptères sp1 et sp2

Chiroptère sp1 :

Cette espèce utilise un sonar classique de localisation acoustique d'obstacles et de proies passives (sans spécialisation liée à des proies tympanées).

La structure QFC est pratiquée couramment, y compris dans les phases de chasse active pour peu que le milieu soit suffisamment ouvert. La FM (de largeur de bande faible à moyenne) n'est utilisée qu'en phase d'approche avancée. Les signaux de ressources juste après capture sont également en QFC, mais leur FME est plus élevée de 1 à 2 kHz. La médiane des intervalles entre signaux QFC de chasse active est de 247 ms, ce qui correspond à un rythme lent typique des espèces de milieu ouvert. La fréquence des signaux QFC est moyenne (29-30 kHz), leur intensité moyenne à forte.

Cette structure sonar indique plus une spécialisation sur le milieu de vol (ouvert à semi ouvert, au-dessus de la canopée ou en lisière) que sur un type de proie ; le comportement alimentaire serait de type opportuniste, avec sans doute une sélection passive sur la taille des proies (la fréquence d'émission ne permettant pas de localiser efficacement de très petits insectes). La QFC interdit tout comportement de glanage de proies sur un substrat, c'est donc un chasseur en poursuite. L'évolution de l'intensité des signaux au cours d'une séquence permet de supposer

un vol assez rapide et puissant (conforme avec l'utilisation de la QFC d'intensité moyenne à forte) et une hauteur de vol de 10-20 mètres au minimum. Le fait que tous les contacts aient été établis au crépuscule indique peut-être un changement de comportement par nuit tombée, avec une élévation de la hauteur de vol hors de portée du détecteur d'ultrasons, comme c'est souvent le cas chez les genres *Vespertilio*, *Nyctalus* ou *Tadarida* par exemple.

Les critères sonar indiquent une appartenance à la super famille des Vespertilionoidea, avec seulement trois familles potentielles : les Vespertilionidae, les Molossidae et, avec une probabilité moindre, les Miniopteridae. Cette structure de signaux est proche de celle des espèces de *Scotophilus* d'Afrique et de Madagascar décrites dans la bibliographie (BENNETT & RUSS, 2001 ; GOODMAN *et al.*, 2006 ; JACOBS & BARCLAY, 2009 ; JACOBS *et al.*, 2006 ; JACOBS *et al.*, 2007 ; KOFOKY *et al.*, 2009 ; TAYLOR, 1999 ; TAYLOR *et al.*, 2005).

Chiroptère sp2 :

Le cas est ici plus complexe, aucune référence de structure sonar parfaitement équivalente n'ayant pu être trouvée.

La fréquence et la structure utilisées (incompatibles avec un arthropode ou un oiseau), la mise en évidence d'un émetteur en vol actif, ne retiennent comme source d'émission possible qu'un chiroptère.

La structure FM montante de la première partie est plus compatible avec un cri social, mais les caractéristiques suivantes affaiblissent fortement cette hypothèse :

- la présence d'une partie QFC faisant suite à la FM montante avec un angle marqué au point de jonction : les cris sociaux sont généralement en courbes,
- la fréquence (30 kHz), élevée pour un cri social,
- l'émission de ces signaux en vol (variation de l'intensité conforme à un déplacement linéaire), à intervalles assez réguliers, sans autre émission de type sonar pouvant se rapporter au même individu.

La probabilité est donc forte pour qu'il s'agisse d'émissions de localisation acoustique d'un chiroptère inconnu.

La présence d'une FM montante, linéaire à légèrement concave, pose un problème particulier. Cette caractéristique se retrouve chez les espèces à technologie Doppler basée sur la détection du mouvement, mais leurs signaux se terminent par une FM descendante : Rhinolophidés (WATERS & JONES, 1995), certains Mormoopidés (MACIAS *et al.*, 2006). La FM montante ne semble pas servir au recueil d'informations dans un objectif de localisation acoustique ; elle permettrait un ajustage fin de la hauteur de la partie FC (Tupinier, comm. pers.). C'est bien la partie FM descendante terminale qui est utilisée pour le positionnement dans l'espace de la cible (SIMMONS, 1973).

Or les quatre signaux recueillis à Bernica n'ont pas de partie FM descendante finale. La faible durée de la QFC et ses variations de fréquence et d'inclinaison

ne correspondent pas à une technologie Doppler, qui implique des plages FC planes et invariables d'un signal à l'autre sur une fréquence plus haute.

L'information sur l'environnement est donc recueillie par la partie QFC, ce qui est compatible avec la récurrence des signaux dans notre séquence enregistrée en milieu ouvert, avec des intervalles très longs (450 ms en moyenne). En présence d'obstacles et de proies, cette structure pourrait devenir de la FM descendante ou de la QFC/FM descendante, par analogie avec d'autres types de signaux connus chez certains Emballonuridés ou Molossidés néotropicaux (BARATAUD *et al.*, 2013b). Le déterminisme de la partie FM montante reste inconnu, mais avec seulement quatre signaux dans un seul type de circonstances de vol, la variabilité est loin d'être renseignée.

Aucune hypothèse de taille, de morphologie, d'écologie, ou d'appartenance taxonomique ne peut raisonnablement être tentée. La seule esquisse possible est relative aux structures sonar inhérentes à deux familles présentes dans cette région du monde, Emballonuridés et Molossidés, qui semblent moins contenues dans un schéma sonar strict que les autres familles (AGUIRRE, 2007; BARATAUD *et al.*, 2013b; SILES *et al.*, 2005).

5. Hypothèses concernant la découverte de types acoustiques non identifiés

Quelles sont les interprétations possibles des deux types acoustiques non identifiés? A quelle(s) espèce(s) pourrai(en)t correspondre ces signaux?

Historiquement, deux autres espèces de microchiroptères sont citées sur l'île de la Réunion: le Scotophile de Bourbon *Scotophilus borbonicus*, et la «chauve-souris blanche de Bory *Boryptera alba*» (PROBST, 2002). Si la seconde est d'affiliation taxonomique inconnue, la première appartient à un genre riche de 16 espèces actuellement décrites en Afrique à Madagascar et en Asie, affilié à la famille des Vespertilionidés (sous-famille des Vespertilioninés) (GOODMAN *et al.*, 2005; JACOBS *et al.*, 2006; TRUJILLO, 2005).

Scotophilus borbonicus

Nous ne disposons que de peu d'informations sur cette espèce; elles sont essentiellement narratives sur la couleur et la forme de certaines parties du corps (GEOFFROY SAINT-HILAIRE, 1803).

MOUTOU (1982) et GOODMAN *et al.* (2005) en retracent l'inventaire et l'historique de façon aussi complète que possible, ces derniers ayant pu examiner les restes en peau de ce qui est considéré comme l'un des deux individus récoltés par Macé (l'autre ayant disparu du Muséum de Paris), déposé au *Rijksmuseum van Natuurlijke Historie* de Leiden aux Pays-Bas comme lectotype. Son avant-bras est de 51-52 mm.

Le genre *Scotophilus* réunit à l'heure actuelle 16 espèces (TRUJILLO, 2005), pour la plupart africaines.

Quelques-unes ont fait l'objet d'études acoustiques, mais les conditions d'enregistrement correspondant très souvent à des animaux tenus en main, juste relâchés ou en vols dans une cage, la plupart des descriptions indiquent une structure FM abrupte stéréotypée (BARATAUD, 2012), liée aux circonstances de stress dans un environnement inconnu. Nous avons cependant tenté d'exploiter les informations disponibles, en pondérant les valeurs publiées (abaissement de la FME, par analogie avec d'autres espèces au sonar comparable et correctement étudié dans des conditions naturelles) lorsqu'elles étaient manifestement biaisées par les circonstances d'enregistrement, pour les faire correspondre à une FM aplanie de vol naturel en lisière. Quelques auteurs indiquent cependant des valeurs pour des individus évoluant en milieu ouvert ou semi ouvert (BENNETT & RUSS, 2001; JACOBS & BARCLAY, 2009; TAYLOR, 1999).

La relation d'allométrie établit, au sein d'un cortège taxonomique obéissant aux mêmes exigences de localisation acoustique, une corrélation entre la taille d'une espèce de chiroptère (à travers la mesure de l'avant-bras) et la fréquence de ses émissions (cette dernière étant en relation avec la taille des proies recherchées). Nous avons reporté sur un graphique ces deux variables (FME et avant-bras) pour six espèces africaines et malgaches renseignées par la bibliographie (BENNETT & RUSS, 2001; GOODMAN *et al.*, 2006; JACOBS & BARCLAY, 2009; JACOBS *et al.*, 2006; JACOBS *et al.*, 2007; KOFOKY *et al.*, 2009; TAYLOR, 1999; TAYLOR *et al.*, 2005). Compte tenu de la dimension d'avant-bras connue pour *S. borbonicus*, une valeur moyenne de FME de 36 kHz semble en cohérence avec les courbes formées par les autres espèces (Fig. 13).

Cette valeur prédictive avait pour but de nous fournir sur le terrain une image de recherche acoustique: toute FM aplanie autour de 36 kHz devait être considérée comme suspecte; le genre *Scotophilus* pratiquant également la structure QFC (BENNETT & RUSS, 2001), la valeur correspondante attendue pour *S. borbonicus* allait de 29 à 31 kHz.

Ces valeurs étant proches de celles mesurées au préalable sur des signaux de *Mormopterus francoismoutoui* (grâce à des enregistrements aimablement communiqués par G. Issartel, P. Favre et S.G. Roué), nous avons voulu juger des possibilités de diagnose acoustique. Nous avons donc positionné la valeur théorique de 36 kHz du Scotophile sur un graphique de distribution des signaux du Molosse de La Réunion, en l'alignant sur une largeur de bande classique de FM aplanie (25 kHz); une ellipse centrée sur cette valeur a été formée, pour symboliser le nuage de points avec une pente d'environ 35° conforme à l'évolution habituelle des variables LB / FME affichée par les espèces QFC et FM aplanie (Fig. 14). La zone occupée par cette reconstitution est non recouvrante avec les signaux du Molosse, sauf dans la zone des QFC (LB < 5 kHz).

Les valeurs mesurées sur les signaux du chiroptère spl (Fig. 6) concordent de façon troublante avec

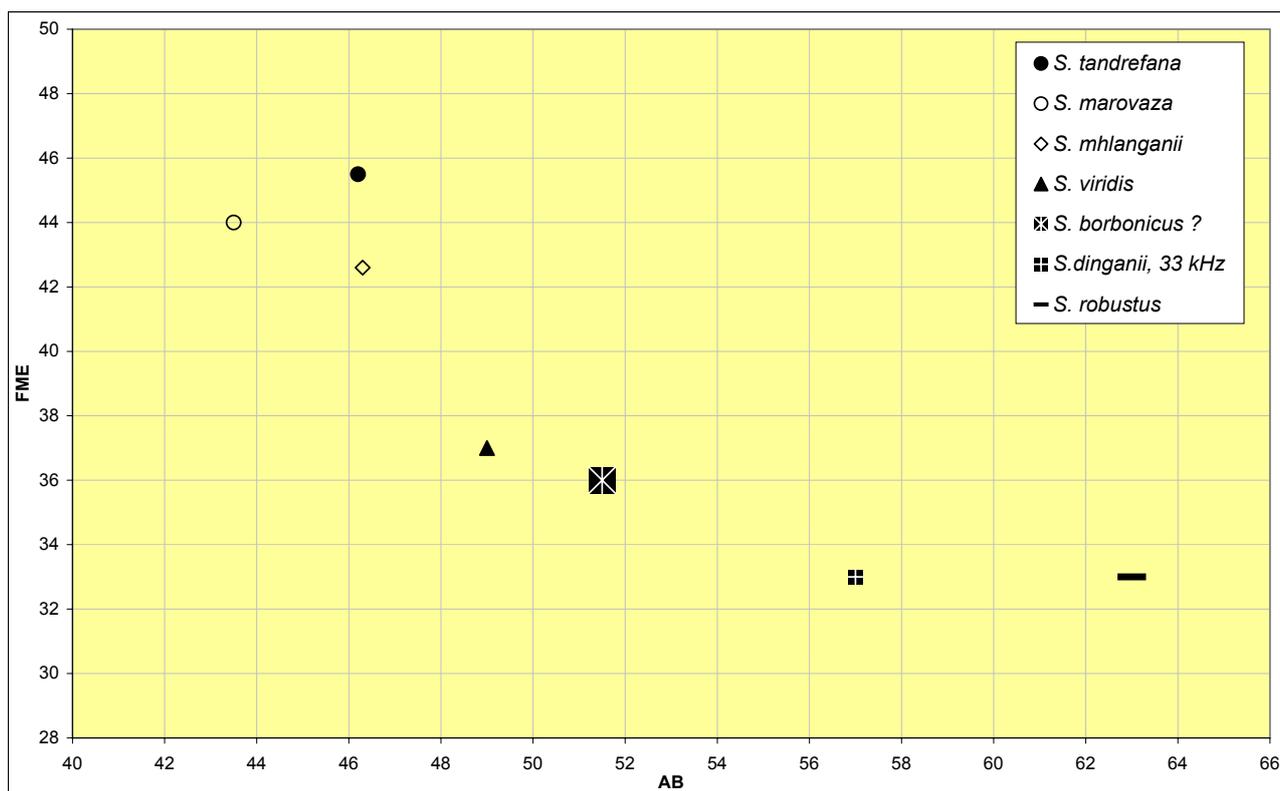


Fig. 13: Loi d'allométrie entre taille du corps (représentée par la longueur de l'avant-bras) et fréquence du maximum d'énergie des signaux sonar pour six espèces du genre *Scotophilus*, et extrapolation de la fréquence des signaux de *S. borbonicus*.

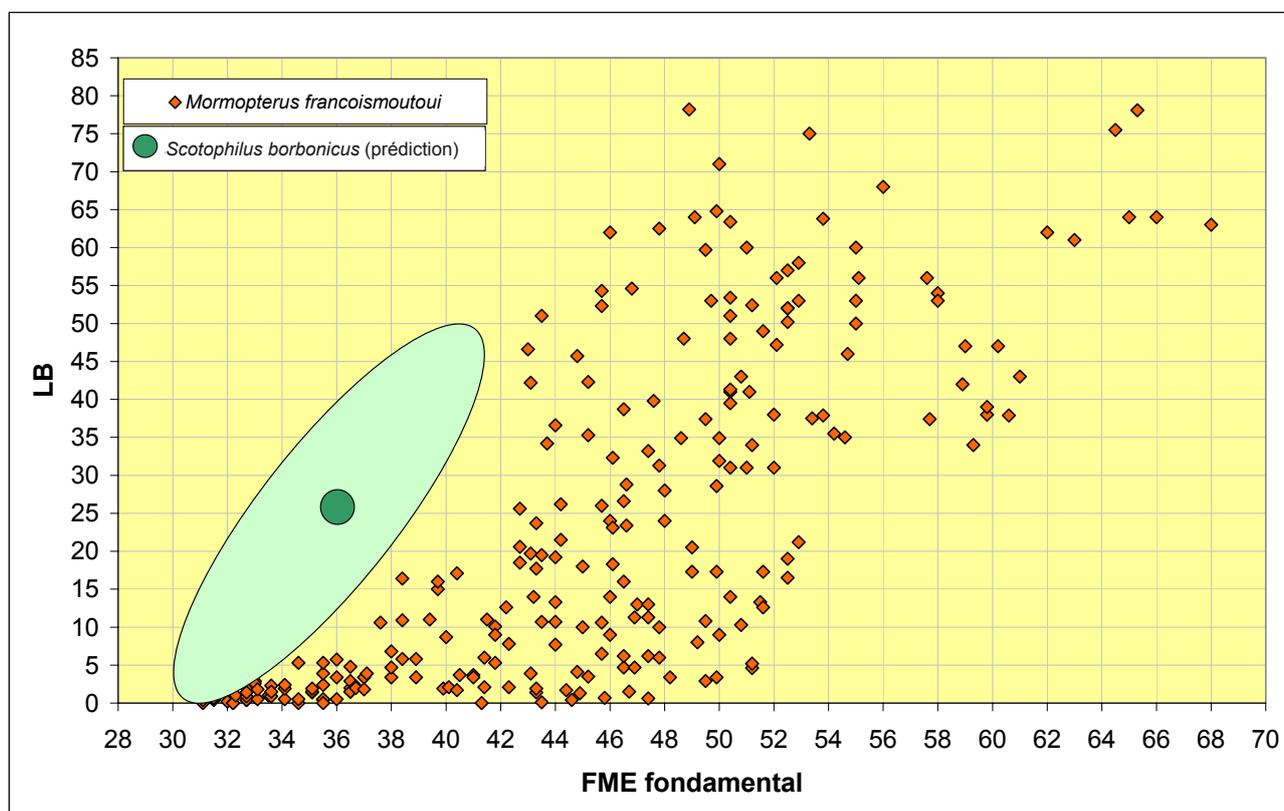


Fig. 14: Ellipse potentielle des signaux de *S. borbonicus* dans le diagramme de distribution des signaux de *M. francoismoutoui*.

l'ellipse prédictive ; elles pourraient ainsi correspondre à *Scotophilus borbonicus*. Seule la capture d'un individu auteur de ces signaux confirmerait cette hypothèse.

Boryptera alba

Cette chauve-souris fait l'objet de deux citations dans les récits naturalistes de BORY DE SAINT-VINCENT (1804). Les deux observations, en des lieux différents, concernent des **petites chauves-souris toutes blanches sous des feuilles de latanier**. Ces quelques mots contiennent tout le mystère et une part de sa clé.

PROBST (2002) résume et commente ces notes aussi brèves que frappantes ; il précise notamment que la rigueur et l'honnêteté de l'auteur ont été vérifiées par de nombreux naturalistes actuels à travers l'exactitude et la précision de ses descriptions.

Le fait que les chauves-souris soient toutes blanches écarte la confusion avec le Taphien (par ailleurs correctement décrit par Bory de Saint-Vincent) dont seul le ventre est immaculé. L'observation de groupes

élimine la possibilité d'individus albinos d'une espèce connue : ce phénomène est suffisamment rare (LEBLANC & TAUPIN, 2004) pour rendre hautement improbable un rassemblement de tels mutants.

En acceptant l'observation de Bory de Saint-Vincent sur la base de son intégrité de naturaliste, il faut admettre l'existence d'une espèce nouvelle pour la faune mondiale. En effet, très peu de chiroptères sont connus à l'heure actuelle pour avoir un pelage entièrement blanc, et leur localisation géographique est circonscrite à l'Amérique tropicale : trois espèces du genre *Diclidurus* (Emballonuridae) et *Ectophylla alba* (Phyllostomidae, famille limitée au Nouveau Monde).

L'apparition au sein d'une population d'un individu leucique ou albinos constitue souvent un handicap pour l'individu concerné : le mutant est repéré plus facilement par les prédateurs, empêchant la mutation de se fixer. Mais pour un chiroptère nocturne, le risque n'est présent qu'au moment du repos dans le gîte diurne ; si ce dernier est dans le feuillage baigné de soleil, la couleur blanche devient un avantage, créant un effacement de



Fig. 15: Feuille de latanier rouge *Latania lontaroides*, arbre endémique de La Réunion, et décor des observations de chauves-souris toutes blanches par Bory de Saint-Vincent en 1804.

la silhouette grâce à la capacité du blanc à réfléchir la couleur ambiante : le pelage de l'animal devient ton sur ton pour un prédateur à vision monochromatique.

L'observation de Bory de Saint-Vincent coïncide avec une telle valeur adaptative : les deux notes proviennent d'individus situés sous les feuilles du Latanier rouge *Latania lontaroides* (Fig. 15), palmier endémique autrefois répandu sur l'île à basse altitude et aujourd'hui menacé d'extinction avec un effectif réduit à quelques dizaines de pieds. La chauve-souris blanche de Bory (nommée *Boryptera alba* par J.-M. Probst) serait donc le résultat d'une telle évolution, cas peut-être unique dans cette partie du monde.

Reste que l'habitat originel décrit comme zones de gîtes diurnes a été anéanti dans les zones basses de l'île durant les deux derniers siècles. Une spécialisation trop étroite peut être fatale à une espèce face aux dégradations de son habitat ; mais dans ce cas la perturbation concernant l'arbre-gîte a certainement été compensée par l'introduction progressive d'autres essences de structure proche, pouvant aussi bien être sélectionnées comme gîtes de substitution.

Il ressort de cette analyse qu'il serait réducteur de sous-estimer les observations de Bory de Saint-Vincent et qu'il est opportun de continuer à étudier la faune chiroptérologique de l'île, une surprise étant toujours possible. A cet égard on ne peut s'empêcher de rapprocher cette hypothèse des signaux très atypiques recueillis à Bernica le 18 avril 2009 par Stéphane Roué : leur structure particulière pourrait relever de la famille des Emballonuridés, qui a déjà engendré des espèces

blanches en Amérique centrale et qui a des représentants (dont *T. mauritanus*) dans cette partie du monde. L'esprit d'ouverture doit donc être associé à toute démarche scientifique dans les recherches à venir sur l'île de La Réunion.

6. Composition spécifique selon les sites

La Figure 16 montre la répartition des espèces ou types acoustiques contactés durant la mission.

Le site de Bernica est le seul à afficher la diversité maximale (quatre taxons). Le Taphien semble absent du sud-est de l'île selon nos résultats ; cependant la faiblesse du temps d'écoute global doit inciter à la prudence.

Dans le Tableau 5, les sites testés ont été regroupés par types paysagers et ordonnés selon un gradient croissant d'altitude.

Il semble que ce soient les ravines et rivières de basse altitude qui cumulent la plus grande diversité. *M. francoismoutoui* confirme son caractère ubiquiste, quels que soient l'altitude et le milieu ; *T. mauritanus* se rencontre aussi en altitude, mais les deux contacts de la Plaine des Cafres et des Makes correspondent chacun à la séquence isolée d'un individu en transit, alors que sur tous les autres sites plusieurs individus chassaient activement (la note sur Cilaos concerne les éclairages du bourg : l'espèce n'a pas été contactée en forêt du Grand Matarum située juste au-dessus qui cumule pourtant 3h25 d'écoute). Le chiroptère sp1 a été contacté sur quatre sites d'une altitude inférieure à 800 m.

Tableau 5 : Liste des espèces contactées par types paysagers et sites, classés par ordre croissant d'altitude.

Types paysagers	Sites	Altitude	<i>M.</i> <i>francoismoutoui</i>	<i>T.</i> <i>mauritanus</i>	chiroptère sp1	chiroptère sp2
zones de bord de mer et ravines basses	Rivière Ste-Suzanne	<10	X	X		
	Ravine Bernica & étang St-Paul	<10	X	X	X	X
	Cap Méchant	<10	X			
	Rivière des Galets	120	X	X	X	
	Grande Chaloupe	90 à 170	X	X		
forêts semi sèches à hygrophiles de basse altitude	Mare Longue	120 à 540	X			
	Rivière Langevin	40 à 840	X			
	Bras des Merles	500	X		X	
forêts basses ; fourrés à <i>Pandanus</i> sp.	Plaine des Palmistes	750	X		X	
	Plaine des Lianes	750	X			
forêts de bois de couleurs et tamarinais	Bébour	1400	X			
	Cilaos (Grand Matarum et bourg)	1450	X	X		
	Salazie (Bord Martin & Piton Marmite)	1400 à 1800	X			
	Bélouve	1570	X			
	Plaine des Cafres	1600		X		
	Notre-Dame de la Paix	1720	X			
forêts ou fourrés d'altitude	Les Makes	1700 à 2200	X	X		
	Volcan (Bellecombe)	2100 à 2300	X			

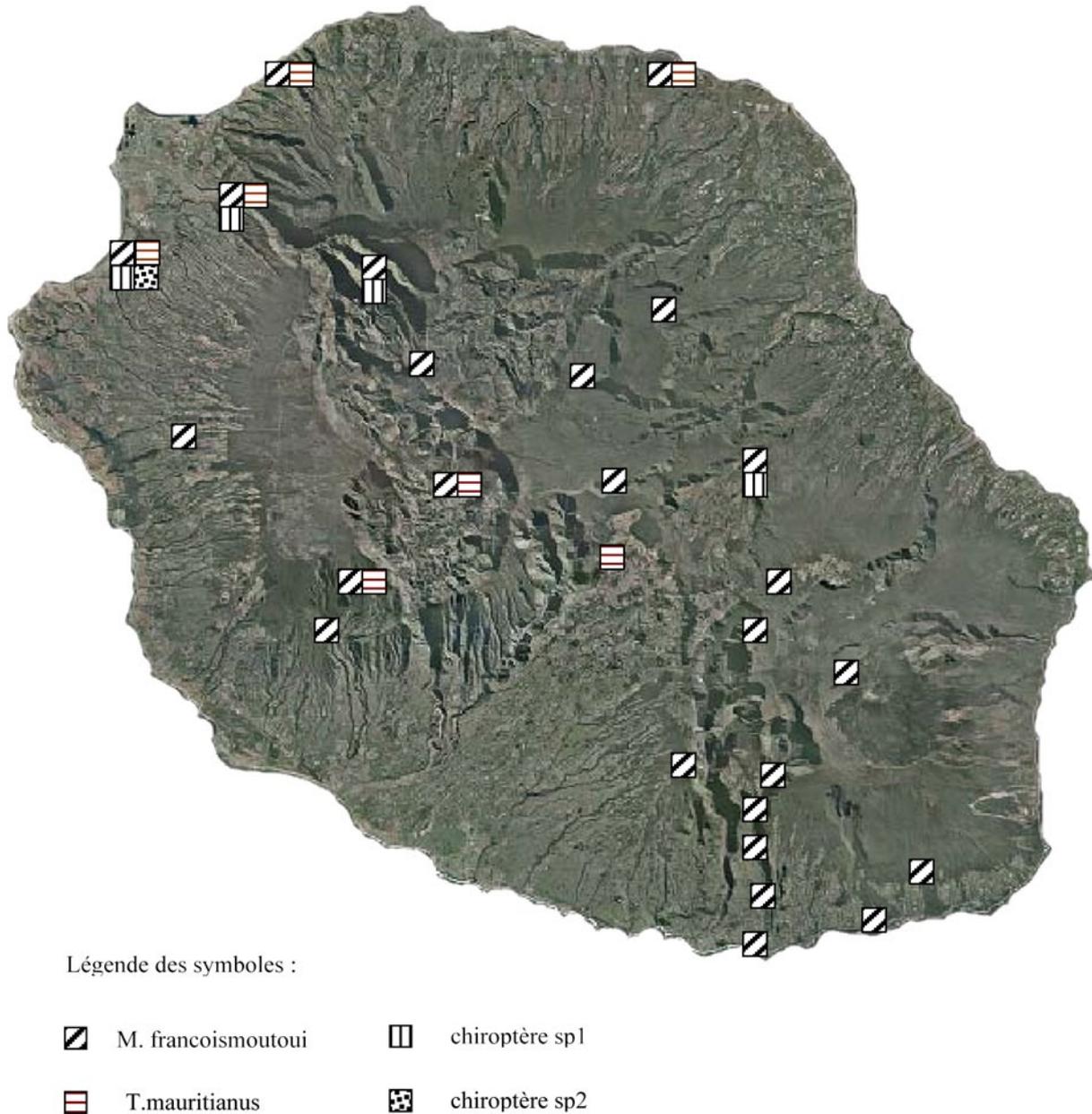


Fig. 16: Répartition des contacts acoustiques attribués à chacune des espèces ou types acoustiques différents, sur fond BDOrtho de l'IGN (avec l'aimable autorisation du PN de La Réunion).

7. Activité de chasse selon les habitats

6595 contacts ont été recueillis, toutes espèces confondues, sur les 38 heures et 15 minutes d'écoute cumulée. *M. francoismoutoui* représente 88% des contacts.

L'indice global est de 172,4 contacts par heure; cet indice moyen masque une forte disparité d'un site à l'autre (Tableau 6).

Les milieux urbains éclairés affichent des valeurs écrasantes les autres types de milieux (Fig. 17); ils sont en effet très attractifs pour certaines espèces de chiroptères insectivores dont la biologie s'adapte bien aux conditions

structurelles et écologiques de ces habitats fortement modifiés, et ceci quelle que soit la latitude (RYDELL & RACEY, 1995). Pour cette catégorie, seuls deux sites ont fait l'objet de relevés: le bourg de Cilaos (alt. 1480 m) et les environs du stade de Sainte-Suzanne (alt. 5 m); la disparité de leurs indices respectifs (552 *versus* 2160 contacts/h) pourrait être liée aux contextes: Cilaos est un îlot urbain de petite taille isolé au fond d'un cirque d'altitude moyenne (invisible sur une photo satellite nocturne), alors que Sainte-Suzanne s'inscrit dans un cordon urbain quasi continu qui suit toute la côte nord de l'île (Fig. 18). L'effet de concentration est largement en faveur du second, et la biomasse d'insectes attirés par

Tableau 6 : Indices d'activité (en nombre de contacts par heure) par types paysagers et sites classés par ordre croissant d'altitude.

Types paysagers	Sites	Altitude	Indice d'activité (N.c/h)
zones de bord de mer et ravines basses	Rivière Ste-Suzanne	<10	2160,0
	Ravine Bernica & étang St-Paul	<10	1176,9
	Cap Méchant	<10	84,0
	Rivière des Galets	120	1273,7
	Grande Chaloupe	90 à 170	140,5
forêts semi sèches à hygrophiles de basse altitude	Mare Longue	120 à 540	2,2
	Rivière Langevin	40 à 840	159,9
	Bras des Merles	500	390,0
forêts basses ou fourrés à <i>Pandanus</i> sp.	Plaine des Palmistes	750	47,2
	Plaine des Lianes	750	6,3
forêts de bois de couleurs et tamarinaies	Bébour	1400	28,4
	Cilaos (Grand Matarum et bourg)	1450	100,4
	Salazie (Bord Martin ; Piton Marmite)	1400 à 1800	89,9
	Bélouve	1570	121,2
	Plaine des Cafres	1600	2,0
	Notre-Dame de la Paix	1720	79,5
forêts ou fourrés d'altitude	Les Makes	1700 à 2200	163,4
	Volcan (Bellecombe)	2100 à 2300	7,7

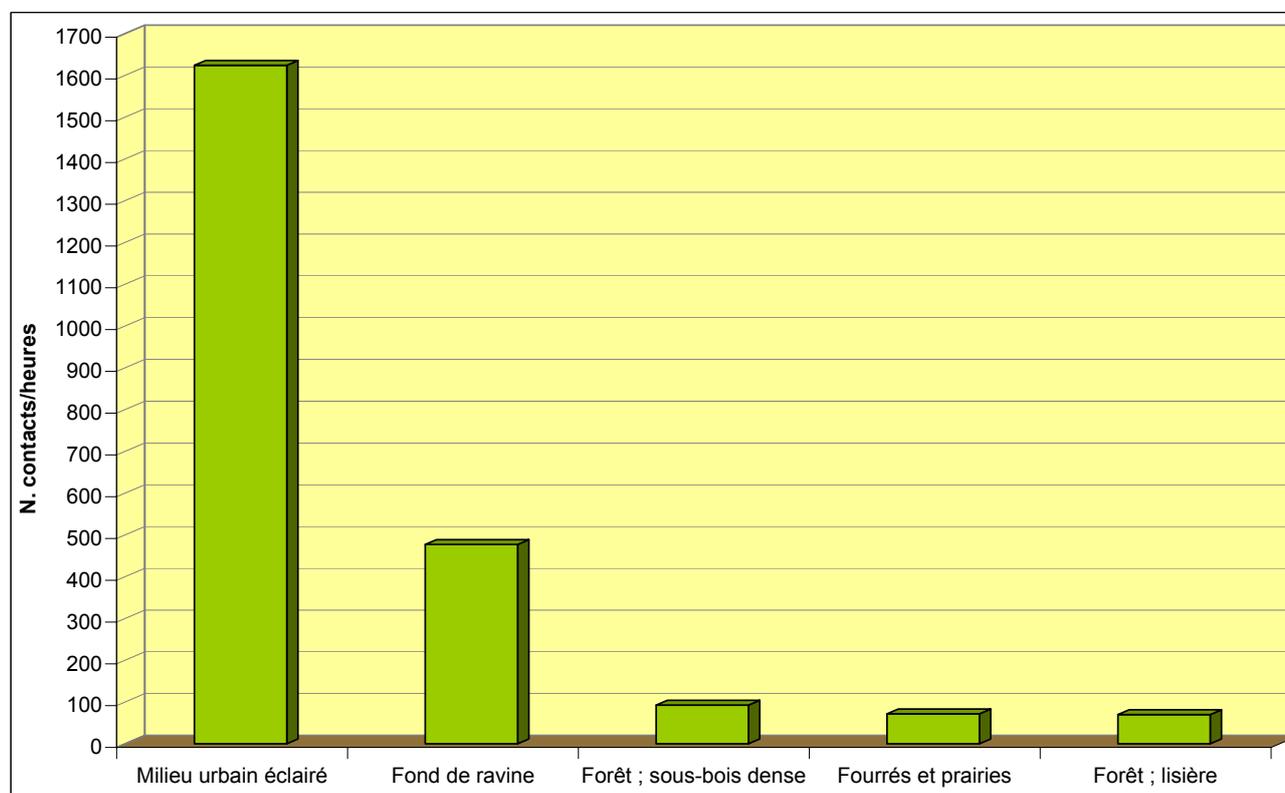


Fig. 17 : Intensité de l'activité toutes espèces confondues par grands types de milieux.

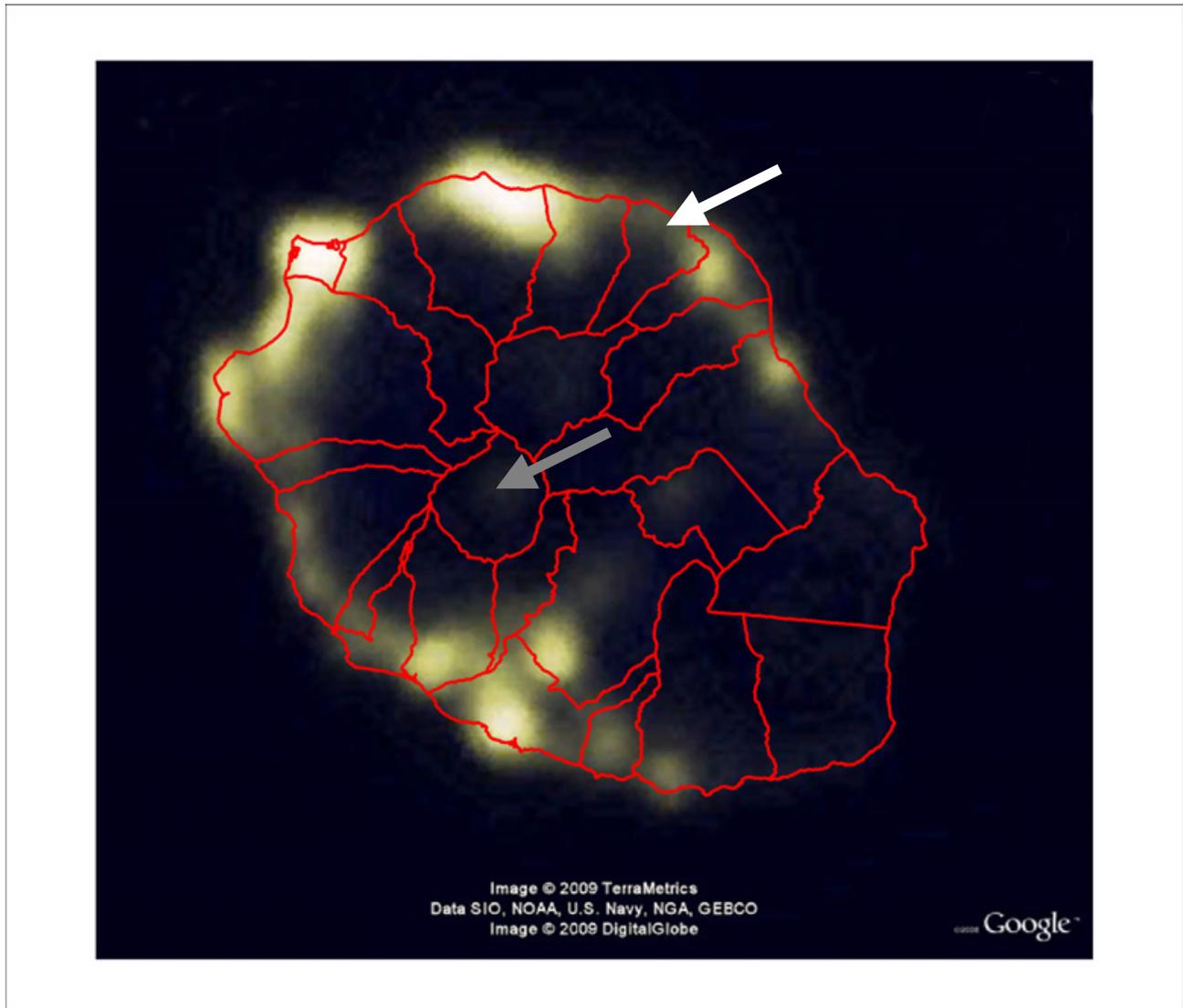


Fig. 18: Situation géographique des stations d'écoute en bourg éclairé (flèche blanche en haut: Sainte-Suzanne; flèche grise au centre: Cilaos), sur photo satellite nocturne de La Réunion (avec le contour des communes) montrant les zones d'urbanisation éclairées.

les lampadaires est sans doute en relation avec l'intensité lumineuse globale.

Pour les seuls habitats forestiers, l'indice d'activité global est de 86,8 contacts/h; ce niveau d'activité est conforme aux valeurs relevées dans les forêts tempérées de métropole (suivant une méthodologie identique), avec des indices moyens variant de 15 à 120 contacts/h selon les contextes écologiques et altitudinaux (BARATAUD 2002b, 2006; BARATAUD *et al.*, 2013a). Il est par contre bien plus faible que dans les forêts de Guadeloupe: 262 c/h (BARATAUD & GIOSA, 2011) ou de Martinique: 180 c/h (BARATAUD *et al.*, 2011); ces deux îles, plus petites que La Réunion mais moins isolées, ont un cortège d'espèces plus important (respectivement treize et onze).

Une différence notable d'activité a été observée entre

les écoutes effectuées en lisière et sur les pistes forestières à ciel ouvert (69,9 contacts/h) et celles provenant du sous-bois dense (92,7 contacts/h). Ce dernier chiffre, banal dans la plupart des contextes biogéographiques, devient particulièrement étonnant si l'on considère qu'aucune des espèces de microchiroptères de l'île n'est *a priori* adaptée à circuler en vol dans un milieu encombré d'obstacles: la morphologie alaire typique des Molossidés, et encore moins celle du Taphien, ne font pas d'eux des chasseurs de sous-bois dense. Or *M. francoismoutoui* s'est avéré chasser dans ce type de milieux de façon régulière avec un niveau d'activité dépassant le cadre de l'anecdote.

Aussi l'effort d'écoute dans les stations forestières à sous-bois dense a été accru (46% du temps total d'inventaire), car il s'est avéré intéressant d'approfondir

l'étude du comportement forestier du Molosse de La Réunion.

L'hétérogénéité entre sites forestiers est grande (Fig. 19); le gradient affiché par l'ordre de présentation des sites semble indépendant de l'altitude.

La différence entre les sites de Bébour (sentier du Piton de Bébour; 24,9 contacts/h) et Bélouve (sentier de l'Ecole Normale; 121,2 contacts/h) est difficile à expliquer: ils ne sont distants que de 6 km et assez comparables en nature et structure de peuplements. La hauteur de la canopée et l'hygromorphie du sol, globalement plus élevées à Bélouve, pourraient respectivement faciliter la circulation en sous-bois des molosses et générer une plus grande abondance de proies (diptères notamment).

L'écoute en forêt de Bon Accueil est peut-être moins significative que sur les autres sites à cause de l'heure plus tardive (21h50 à 22h15, contre 19h à 21h en moyenne): tous nos résultats en Europe et aux Antilles indiquent une baisse drastique de l'activité au-delà des 2h30 à 3h qui suivent les premiers contacts crépusculaires.

Le site de Mafate (Bras des Merles en aval de l'îlet Cerneau) affiche un niveau d'activité record (355 contacts/h), avec au moins deux explications possibles: le point d'écoute était situé à proximité du ruisseau (ressources alimentaires supérieures?) et le vallon est en connexion avec la rivière des Galets qui rejoint la zone à forte densité de peuplement humain (et donc de lumières artificielles). Ce dernier paramètre est valable également

pour l'autre forêt semi-sèche du site de Grande Chaloupe (207,5 contacts/h).

Il est frappant de constater que la forêt de Mare Longue, un des fleurons forestiers de l'île par son niveau de naturalité, soit le parent pauvre de ces résultats (1,3 contacts/h, malgré 3h10 d'écoute cumulée, sur deux sites, à l'horaire optimal). Or ce site est situé dans une partie de l'île très peu urbanisée, et ce contexte global à naturalité plus forte pourrait induire une absence d'influence des éclairages nocturnes sur les populations de chiroptères, et notamment de Molosse de La Réunion. Globalement il semble que l'activité des sites, quel que soit le type d'habitat, décroît du nord-ouest vers le sud-est, suivant en cela les variations de densité de population humaine et d'intensité des éclairages artificiels (Fig. 20).

La pluviosité, plus forte sur le versant est/sud-est (côte au vent), pourrait être également un facteur influençant l'activité. Mais nous manquons de relevés fiables visant à comparer, pour chaque couple «habitat-niveau altitudinal» le versant est et le versant ouest; cette comparaison, fort intéressante, s'avérerait cependant délicate à mettre en place à cause des multiples paramètres créant un différentiel entre les deux versants (dégradation des milieux par l'homme, effet de foehn, effet de ravine, etc.) (BLANCHART, 2000).

L'altitude ne semble pas avoir une influence évidente sur l'activité: certes les sites au niveau de la mer affichent une valeur record (Tableau 7), mais cette valeur retombe

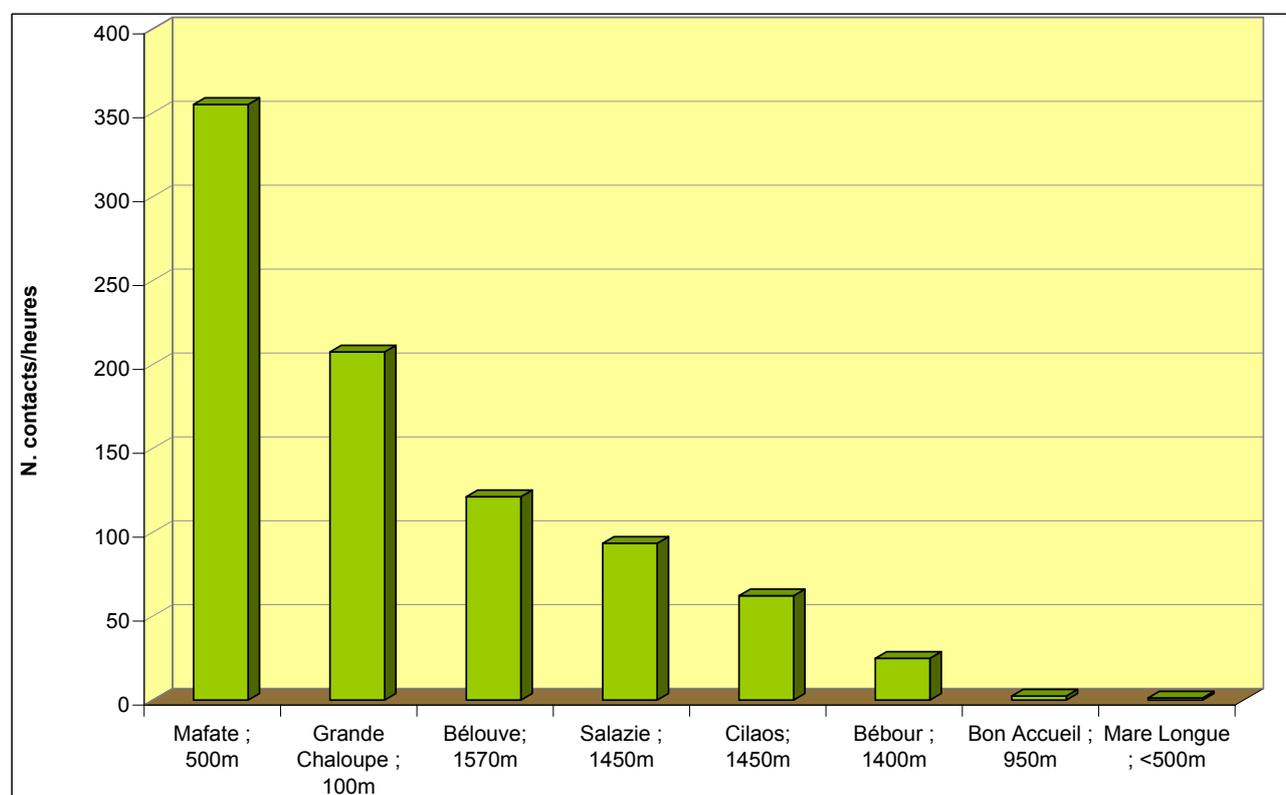


Fig. 19: Activité des chiroptères dans les sites forestiers à sous-bois dense.

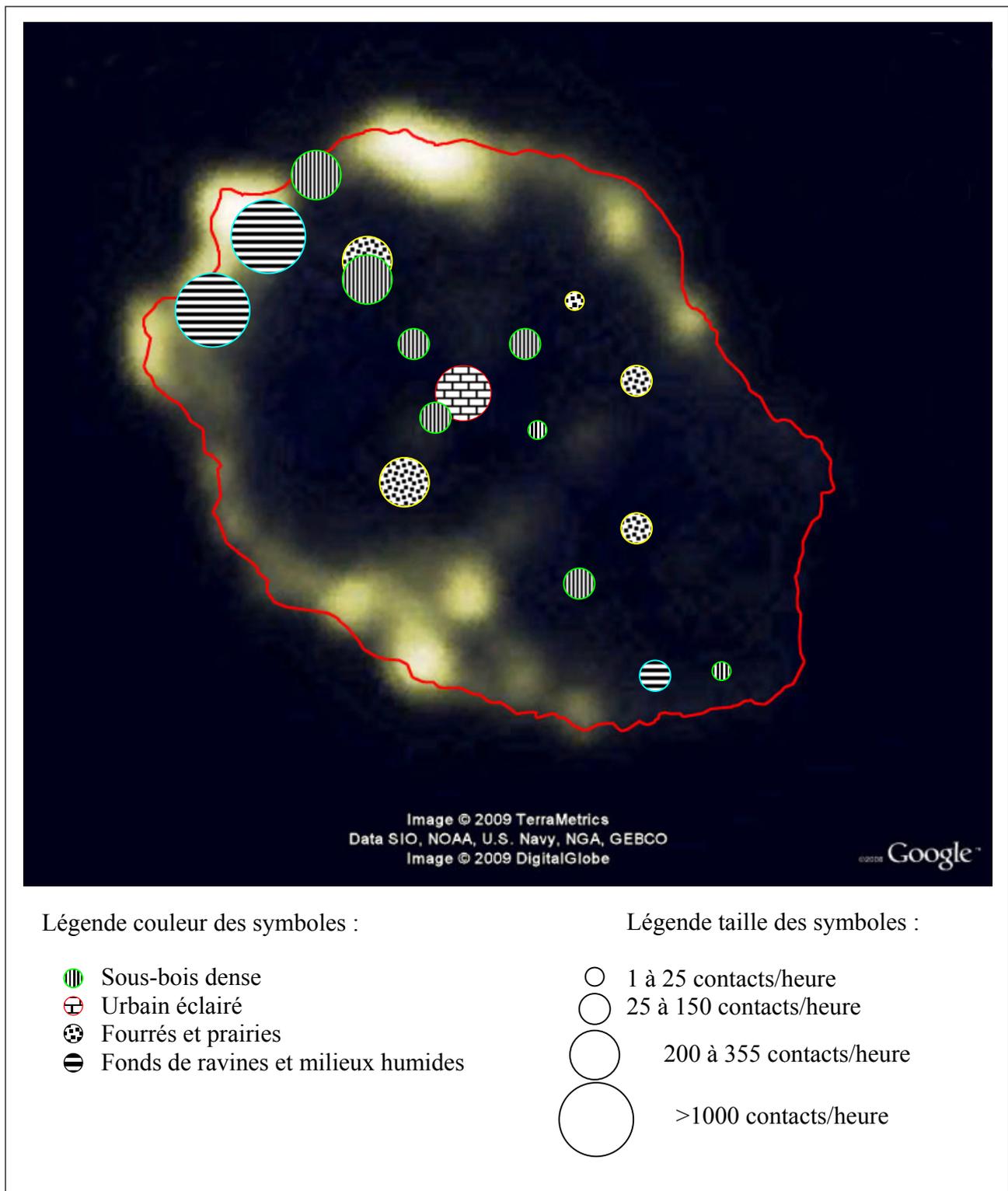


Fig. 20: Activité des chiroptères (toutes espèces confondues) sur leurs terrains de chasse, sur fond de carte de l'île montrant les zones d'urbanisation (densité en fonction de l'intensité de l'éclairage nocturne). Quel que soit l'habitat, les sites à forte activité de chasse sont plus ou moins directement connectés aux zones urbanisées éclairées la nuit.

au niveau le plus bas pour la tranche immédiatement supérieure (10 à 100 m). Ceci peut être dû à un effet site (bas de rivière Langevin, et bas du sentier des Anglais à Grande Chaloupe) ou à un biais lié à la faiblesse du temps d'échantillonnage pour cette tranche (45 min). Les indices restent élevés jusqu'à 2000 m et moyens sur le volcan à plus de 2000 m. Une étude dans les Alpes françaises du sud a montré un niveau d'activité moyen de 63,4 contacts/h entre 1800 et 2150 m d'altitude (BARATAUD, 2012).

Tableau 7: Activité des chiroptères toutes espèces confondues (en nombre de contacts/heure), en fonction de l'altitude

Altitude	Temps d'écoute (tranches 5 min)	N. contacts	Indice d'activité (N. contacts/h)
< 10	22	2467	1345,6
10 à 100	9	26	34,7
100 à 500	115	1963	204,8
500 à 1000	97	633	78,3
1000 à 1500	87	549	75,7
1500 à 2000	96	805	100,6
2000 à 2350	33	152	55,3

Chaque espèce est dotée d'un sonar dont les caractéristiques sont adaptées à son comportement de vol et son habitat préférentiel. Ainsi une espèce au vol rapide en milieu aérien utilisera des signaux QFC longs lui permettant de sonder loin devant elle, alors qu'une espèce spécialiste du sous-bois utilisera en permanence des signaux FM abrupte. Les intensités phonatoires sont ainsi fort diverses et constituent souvent un caractère spécifique peu soumis à variation. Il est donc fallacieux de comparer l'activité d'espèces montrant une telle disparité dans l'intensité du sonar, la probabilité de contacter les unes et les autres n'étant pas identique.

Le Molosse de La Réunion affiche une valeur bien supérieure aux deux autres espèces contactées (Tab. 8), bien que son intensité d'émission soit parmi les moins

fortes sur l'île; cela confirme son caractère dominant, aussi bien en termes d'effectifs que de distribution. Le Taphien, bien que perceptible à une distance au moins deux fois supérieure, ne totalise que 11,3% des contacts, avec une présence sur moins de 50% des sites. Le chiroptère sp1 semble minoritaire; sa présence sur quatre sites permet cependant d'envisager l'existence d'une population installée; des effectifs supposés faibles et un comportement de chasse individuel pourraient engendrer une fragilité forte de ses populations face à celles de *M. francoismoutoui*, qui chasse en groupe très peuplé.

CONCLUSION

Cette mission a permis de cerner le répertoire acoustique de deux espèces de microchiroptères de La Réunion, de découvrir deux autres répertoires différents appartenant à des espèces non connues et de dresser la liste des critères permettant une diagnose de ces quatre types acoustiques. Nos travaux ont également permis de tester l'application d'un protocole d'évaluation des habitats, en fournissant des premiers résultats prometteurs.

Tous nos résultats (caractéristiques du sonar des espèces, activité comparée entre habitats et secteurs géographiques) soulèvent des questions qui impliquent un approfondissement de recherche dans les années à venir. Les pistes les plus importantes nous semblent être les suivantes :

- *Chiroptera* spp.: poursuivre les écoutes et enregistrements sur les sites déjà référencés et sur l'ensemble de l'île pour préciser la répartition des espèces; augmenter l'effort de capture avec du matériel adapté aux hauteurs de vol pratiquées; ces deux méthodes sont complémentaires: la précision sur la variabilité acoustique apportée par de nouvelles prospections au détecteur et la découverte de nouvelles stations viendraient conforter et préciser nos premières descriptions et hypothèses, la capture est indispensable à la validation d'éventuelles espèces nouvelles;
- *M. francoismoutoui*: étude du régime alimentaire dans différentes zones (en comparant les individus chassant en milieu urbain et ceux chassant en zones forestières d'altitude); compléter les relevés biométriques et

Tableau 8: Activité des différentes espèces de chiroptères, selon l'intensité de leurs émissions sonar

Intensité d'émission	Espèces	N. contacts	Indice d'activité	N. sites
moyenne (10 à 50 m)	Chiroptera sp1	45	1,2	4
	<i>M. francoismoutoui</i>	5802	152,4	18
forte (100 m)	<i>T. mauritanus</i>	748	19,6	8
Total		6595	172,4	19

effectuer des prélèvements pour analyses génétiques, afin d'évaluer la variabilité et son éventuelle corrélation avec des zones géographiques ou des populations aux comportements différenciés; multiplier les points d'écoute dans différents habitats en comparant les deux versants (au vent *versus* sous le vent), les zones plus ou moins proches de l'urbanisation, etc.; affinage d'une méthodologie de comptage des individus dans plusieurs gîtes (grotte des Trois Bassins, église de Grand Ilet, kiosque de Cap Méchant,...), et élaboration d'un protocole de suivi à long terme des populations par comptages réguliers;

- *T. mauritanus* : étude du régime alimentaire (évaluation de la compétition avec *Mormopterus*); suivi de quelques gîtes avec comptages saisonniers des individus sur une période pluriannuelle pour évaluer la tendance des populations;
- étude comparée des habitats: étendre les stations d'écoute au détecteur d'ultrasons à l'ensemble des habitats de l'île, en atteignant une valeur significative de temps d'écoute par item; répéter éventuellement ce sondage tous les cinq à dix ans pour évaluer d'éventuels changements, notamment en relation avec des épisodes cycloniques forts, pour évaluer l'impact de telles perturbations sur les chiroptères et/ou leurs proies;
- des actions de conservation doivent être engagées en communiquant auprès des élus municipaux pour: 1) convertir progressivement les éclairages de type lampe à vapeur de mercure (blanc) en lampe à sodium basse pression (orange) attirant moins les insectes; 2) limiter progressivement les éclairages en intensité, en nombre, en surface et en temps (deux premières heures et dernière heure de la nuit). Il est important, pour que les principales niches écologiques soient rétablies, que la gestion forestière soit favorable à la préservation et la restauration des forêts naturelles avec des essences strictement indigènes, en particulier dans les étages de végétation les plus touchés par la présence humaine. Il y aurait par exemple urgence à favoriser la plantation de Lataniers endémiques en formation dispersée ou compacte, partout où cela est possible.

L'effort de recherche (fondamentale comme appliquée) est donc conséquent. Beaucoup des actions préconisées s'inscrivent sur le moyen à long terme, et une absence de suivi des actions initiées serait dommageable à leur prolongement efficace. La constitution d'une équipe sur l'île de La Réunion spécialisée dans l'étude des chiroptères viendrait coordonner et motiver les ressources humaines disponibles.

REMERCIEMENTS

Cette mission a été commandée et financée par le Parc National de la Réunion (PNRun), sous l'impulsion de son responsable du service scientifique Benoît Lequette. Elle a reçu un soutien logistique (mise à disposition

de matériel de détection ultrasonore, d'un véhicule, de matériel de camping) et humain important de la Brigade Nature de l'Océan Indien (BNOI), sous l'impulsion de son chef Philippe Mongin et de son agent Eric Buffard, habilité à la capture des chiroptères.

Pas moins de 30 personnes ont contribué, de façon ponctuelle à permanente, à faire de cette mission un succès tant sur le plan scientifique qu'humain. Nous tenons à remercier chaleureusement:

Au PNRun :

- Benoît Lequette, responsable du service scientifique;
- Jean-Michel Probst, conseiller en écologie secteur ouest, qui nous a enrichi de ses connaissances encyclopédiques sur l'île, sa faune et sa flore; présence sur le terrain: 18-20, 24-27, 30 mars-1^{er} avril;
- Jean-Noël Loireau, garde moniteur secteur sud; ses connaissances en bioacoustique acquises en métropole ont été un atout durant la mission; présence sur le terrain: 18, 20-24, 26, 29-31 mars;
- Jean-Cyril Notter, géomaticien, qui a résolu dans la bonne humeur nos problèmes de cartographies sur GPS;
- Marc Salamolard, responsable faune; présence sur le terrain: 17 mars; 2 avril à la restitution;
- Jean-Marie Pause, conseiller en écologie secteur est; présence sur le terrain: 26 mars; 2 avril à la restitution;
- Vincent Turquet, conseiller en écologie secteur sud; présence sur le terrain: 22 mars;
- Hermann Thomas, conseiller en écologie secteur nord; présence sur le terrain: 30 et 31 mars;
- Sébastien Rives, garde moniteur secteur ouest; présence sur le terrain: 18 mars;
- Caroline Robert, médiatrice secteur nord; présence sur le terrain: 17, 30 et 31 mars;
- Rodolphe Blin, médiateur secteur nord; présence sur le terrain: 17 et 29 mars;
- Gabriel de Guigne, médiateur secteur nord; présence sur le terrain: 30 et 31 mars;
- Jean-François Begue, médiateur secteur est; présence sur le terrain: 26 mars;
- François Virassami, médiateur secteur est; présence sur le terrain: 26 mars;
- David Fontaine, médiateur secteur est; présence sur le terrain: 26 mars;

A la BNOI :

- Philippe Mongin, chef de la brigade, pour son accueil et sa motivation;
- Eric Buffard, agent, dont les compétences n'ont d'égales que l'efficacité; présence sur le terrain: 17-20, 23, 25, 29 mars-1^{er} avril;
- Stephan Bautista, agent; présence sur le terrain: 26 et 27 mars;
- Emmanuel Fourgeaud, agent; présence sur le terrain: 21 et 22 mars;
- Jean-François Cornuaille, technicien; présence sur le terrain: 24 mars;

Enfin, l'île est riche de ressources humaines dans les domaines scientifiques et naturalistes; nous leur devons une aide précieuse et des moments de convivialité appréciés:

- Lydie Héré, étudiante en Master 2 à l'université de La Réunion, qui effectue son stage M2 au PNRun sur le thème des chiroptères; présence: tous les jours sur le terrain (sauf 1^{er} avril);
- Stéphane Roué, chiroptérologue confirmé; présence sur le terrain: 17, 21, 22, 25-29 mars, 1^{er} avril; le 2 avril à la restitution;
- Thomas Duval, vétérinaire et naturaliste, président de l'association «Nature Océan Indien»; présence sur le terrain: 17-19, 21-23, 25 mars;
- Amélie Desvars, dont le travail de thèse de vétérinaire nous a permis de recueillir des données biométriques sur des individus issus de capture au filet sur les lieux d'écoute; présence sur le terrain: 17-19 mars;
- Jean-Maurice Tamon, botaniste spécialiste des fougères et orchidées, qui nous a accueillis très amicalement chez lui; présence sur le terrain: 26 mars;
- André Fleurence, ornithologue à la SEOR; présence sur le terrain: 28 mars; le 2 avril à la restitution;
- Sarah Caceres, ingénieur à l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage; présence sur le terrain les 18 et 19 mars;
- Max Félicité, botaniste et arpenteur des reliefs de l'île; présence sur le terrain: 30 et 31 mars;

RESUME

Quatre espèces de microchiroptères ont historiquement été mentionnées sur l'île de La Réunion (Mascareignes, Océan Indien). Deux d'entre elles (*Mormopterus francoismoutoui*, Molossidæ, et *Taphozous mauritanus*, Emballonuridæ) sont actuellement bien présentes, mais les deux autres espèces (*Scotophilus borbonicus*, Vespertilionidæ, et la «chauve-souris blanche de Bory», famille inconnue) n'ont pas été revues depuis leurs premières mentions au tout début du XIX^e siècle.

Les émissions sonar de *M. francoismoutoui* et *T. mauritanus* sont décrites et interprétées en termes d'écologie acoustique: leur identification au détecteur d'ultrasons est aisée, et les caractéristiques de leurs sonars révèlent une plasticité inédite pour la première, et une spécialisation alimentaire possible pour la seconde.

Lors des enregistrements de terrain, deux types acoustiques différents de ceux de *M. francoismoutoui* et *T. mauritanus* ont été identifiés; les caractéristiques de l'un d'eux sont très proches de celles d'espèce malgaches et africaines du genre *Scotophilus* et pourraient appartenir à *S. borbonicus*.

La densité d'utilisation de plusieurs habitats de chasse est étudiée; elle donne des indications sur les niches écologiques respectives des deux espèces les plus communes.

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.
- ARCHAUX, F. 2008. Méthode de suivi au détecteur des chiroptères en forêt: combien de visites et quelle durée d'écoute pour évaluer la diversité spécifique? ONF-CEMAGREF. Rapport 8 pp.
- ARLETTAZ, R. 1996. Feeding behaviour and foraging strategy of free-living mouse-eared bats, *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Animal Behaviour* 51: 1-11.
- ARLETTAZ, R., S. GODAT & H. MEYER. 2000. Competition for food by expanding pipistrelle bat populations (*Pipistrellus pipistrellus*) might contribute to the decline of lesser horseshoe bats (*Rhinolophus hipposideros*). *Biological Conservation* 93: 55-60.
- BAAGØE, H.J. 1987. The Scandinavian bat fauna: adaptive wing morphology and free flight in the field. In: FENTON, M.B., P. RACEY & J.M.V. RAYNER (ed.). *Recent advances in the study of bats*. Cambridge University Press: 57-74.
- BARATAUD, M. 1996. Ballades dans l'in audible; identification acoustique des chiroptères de France. Sittelle, Mens. 2 CD + livret 47 pp.
- BARATAUD, M. 2002a. Méthode d'identification acoustique des chiroptères de France. Sittelle, Mens. CD + livret 14 pp.
- BARATAUD, M. 2002b. Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères en vallée d'Asco (Corse) et bioévaluation des peuplements forestiers à Pin laricio. Rapport final. 20 pp. + annexe. http://ecologieacoustique.fr/?attachment_id=46
- BARATAUD, M. 2006. Inventaire des chiroptères sur leurs terrains de chasse au sein du PNR Oise-Pays de France. Rapport 13 pp. http://ecologieacoustique.fr/?attachment_id=659
- BARATAUD, M. 2010. Bioévaluation des peuplements de mélèze commun (*Larix decidua*) dans le Parc National du Mercantour, par l'étude des chiroptères en activité de chasse. Rapport d'étude. 41 pp.
- BARATAUD, M. 2011. Adaptation du sonar de *B. barbastellus* à la capture de papillons tympanés: un cas de mimétisme acoustique trompeur? *Le Vespère* 2: 95-105.
- 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), 344 p.
- BARATAUD, M., D. DEMONTOUX, P. FAVRE, S. GIOISA & J. GRANDADAM. 2013a. Bio évaluation des peuplements de mélèze commun (*Larix decidua*) dans le Parc National du Mercantour, par l'étude des chiroptères en activité de chasse. *Le Rhinolophe* 19: 59-86.
- BARATAUD, M. & S. GIOISA. 2011. Etude acoustique des chiroptères de Guadeloupe: répartition et utilisation de l'habitat. Rapport 28 pp.
- BARATAUD, M., S. GIOISA, 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. 31 pp.
- BARATAUD, M., S. GIOISA, F. LEBLANC, V. RUFRAÏ, T. DISCA, L. TILLON, M. DELAVAL, A. HAQUART & M. DEWYNTER. 2013b. Identification et écologie acoustique des chiroptères de Guyane Française. *Le Rhinolophe* 19: 103-145.

- 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.
- BARCLAY, R.M.R., M.B. FENTON, M.D. TUTTLE & M.J. RYAN. 1981. Echolocation calls produced by *Trachops cirrhosus* (Chiroptera; Phyllostomatidae) while hunting for frogs. *Canadian Journal of Zoology* 59: 750-753.
- BENNETT, D. & J. RUSS. 2001. *The bats of Madagascar*. A field guide with descriptions of echolocation calls. Viper Press, U.K. 96 pp.
- BLANCHART, F. 2000. *Guide des milieux naturels La Réunion-Maurice Rodrigues*. Ulmer. 384 pp.
- BLOOD, D.R. & D.A. Mc FARLANE. 1988. A new method for calculating the wing area of bats. *Mammalia* 52 (4): 600-603.
- BORY DE SAINT-VINCENT, J.B. 1804. Voyage dans les quatre principales îles des mers australes d'Afrique fait par ordre du gouvernement pendant les années neuf et dix de la république (1801-1802). Buisson, Paris, T. I, II & III.
- DENZINGER, A., E. K. V. KALKO & G. JONES. 2004. Ecological and evolutionary aspects of echolocation in bats. Pp. 331-339. In: THOMAS, J. A., C. F. MOSS & M. VATER (ed.). *Echolocation in bats and dolphins*. University of Chicago Press, Chicago, 631 pp.
- FULLARD, J.H. 1987. Sensory ecology and neuroethology of bats and moths: interactions on a global perspective. In: FENTON, M.B., P. RACEY & J.M.V. RAYNER (ed.). *Recent advances in the study of bats*. Cambridge University Press: 244-272.
- GEOFFROY-SAINT-HILAIRE, E. 1803. Mémoire sur le genre et les espèces de Vespertilion, l'un des genres de la famille des chauves-souris. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle* 8: 201.
- GOODMAN, S.M., S. G. CARDIFF, J. RANIVO, A.L. RUSSELL & A.D. YODER. 2006. A new species of *Emballonura* (Emballonuridae: Chiroptera) from the dry regions of Madagascar. *American Museum Novitates* 3538: 1-24.
- GOODMAN, S.M., B. JANSEN VAN VUUREN, F. RATRIMOMANARIVO, J.-M. PROBST & R.C.K. BOWIE. 2008. Specific status of populations in the Mascarene islands referred to *Mormopterus acetabulosus* (Chiroptera: Molossidae), with description of a new species. *Journal of Mammalogy*, 89(5): 1316-1327.
- GOODMAN, S.M., R.K.B. JENKINS & F.H. RATRIMOMANARIVO. 2005. A review of the genus *Scotophilus* (Mammalia, Chiroptera, Vespertilionidae) on Madagascar, with the description of a new species. *Zoosystema* 27 (4): 867-882.
- ISSARTEL, G. 2004. Contribution à une meilleure connaissance des chiroptères de l'île de La Réunion. Rapport DIREN – SFEPM. 16 pp.
- JACOBS, D.S. & R.M.R. BARCLAY. 2009. Niche differentiation of two sympatric sibling bat species, *Scotophilus dinganii* and *Scotophilus mhlangani*. *Journal of Mammalogy* 90(4): 879-887.
- JACOBS, D.S., N.E. GEETA, M.C. SCHOEMAN & C.A. MATTHEE. 2006. Cryptic species in an insectivorous bat, *Scotophilus dinganii*. *Journal of Mammalogy* 87(1): 161-170.
- JACOBS, D.S., E.J. KELLY, M. MASON & S. STOFFBERG. 2007. Thermoregulation in two free-ranging subtropical insectivorous bats species: *Scotophilus* species (Vespertilionidae). *Canadian Journal of Zoology* 85: 883-890.
- KOFOKY, A.F., F. RANDRIANANDRIANINA, J. RUSS, I. RAHARINANTENAINA, S.G. CARDIFF, R.K.B. JENKINS & P.A. RACEY. 2009. Forest bats of Madagascar: results of acoustic surveys. *Acta Chiropterologica* 11(2): 375-392.
- LEBLANC, F. & F. TAUPIN. 2004. Découverte d'un jeune grand murin (*Myotis myotis*) albinos en Corrèze (19) (France): essai de synthèse sur les cas d'albinisme des chiroptères en Europe. *Le Rhinolophe* 17: 23-27.
- LEBOULENGER, F., F. LEUGE & D. MASSON. 1990. Existe-t-il une bonne méthode pour mesurer les doigts des chauves-souris? *Le Rhinolophe* 7: 11-18.
- MACIAS, S., E.C. MORA & A. GARCIA. 2006. Acoustic identification of mormoopid bats: a survey during the evening exodus. *Journal of Mammalogy* 87(2): 324-330.
- MORA, E.C., C. IBANEZ, S. MACIAS, J. JUSTE, I. LOPEZ & L. TORRES. 2011. Plasticity in the echolocation inventory of *Mormopterus minutus* (Chiroptera, Molossidae). *Acta Chiropterologica* 13(1): 179-187.
- MOUTOU, F. 1982. Note sur les chiroptères de l'île de La Réunion. *Mammalia* 46 (1): 35-51.
- NEUWEILER, G. 1989. Foraging ecology and audition in echolocating bats. *Trends in Ecology & Evolution* 4: 160-166.
- NORBERG, U.M. 1981. Flight, morphology in the ecological niche of some birds and bats. In: DAY, M.H. (ed.). *Vertebrate Locomotion*. London Academic Press. Symposia of the Zoological Society of London 48: 173-197.
- PAVEY, C.R. & C.J. BURWELL. 1998. Bat predation on eared moths: a test of the allotonic frequency hypothesis. *Oikos* 81: 143-151.
- PETTERSON, R.L., J.L. EGER & L. MITCHELL. 1995. *Faune de Madagascar*, vol. 84. Chiroptères. Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. 207 pp.
- PROBST, J.M. 2002. *Récits anciens de naturalistes à l'île Bourbon*. Le 1^{er} guide des espèces disparues de La Réunion (Reptiles, Oiseaux, Mammifères). Association Nature et Patrimoine. 112 pp.
- ROEDER, K.D. 1967. *Nerve cells and insect behaviour*. 2nd ed. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- RYDELL, J. & P.A. RACEY. 1995. Street lamps and the feeding ecology of insectivorous bats. *Symposium Zoological Society London* 67: 291-307.
- SCHNITZLER, H.U. & E.K.V. KALKO. 1998. How bats search for food. In: KUNZ T.H. & RACEY P.A. (ed.), *Bats: phylogeny, morphology, and conservation biology*. Smithsonian Institution Press, Washington: 183-196.
- SCHOEMAN, M.C. & D.S. JACOBS. 2003. Support for the allotonic frequency hypothesis in an insectivorous bat community. *Oecologia* 134: 154-162.
- SILES, L., D. PEÑARANDA, J. C. PEREZ-ZUBIETA & K. BARBOZA. 2005. Los murcielagos de la ciudad de Cochabamba. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*. 18: 51-64.
- SIMMONS, J.A. 1973. The resolution of target range by echolocating bats. *Journal of the Acoustical Society of America* 54: 157-173.
- TAYLOR, P.J. 1999. Echolocation calls of twenty southern African bat species. *South African Journal of Zoology* 34(3): 114-124.
- TAYLOR, P.J., C. GEISELMAN, P. KABOCHI, B. AGWANDA & S. TURNER. 2005. Intraspecific variation in the calls of some African bats (Order Chiroptera). *Durban Museum Novitates* 30: 24-37.
- TRUJILLO, R.G. 2005. Phylogenetics of the genus *Scotophilus* (Chiroptera: Vespertilionidae): perspectives from

- paternally and maternally inherited genomes with emphasis on African species. PhD. Thesis Texas A&M University. 106 pp.
- VAUGHAN, T.A. 1970. Flight patterns and aerodynamics. *In*: WINSATT, W.A. (ed.). *Biology of bats*. Academic Press, New-York : 1 : 195-216.
- WATERS, D.A. 2004. The interactions between echolocating bats and their insect prey. *In*: BARATAUD, M. & coll. 5th European Bat Detector Workshop. Tronçais, August 2002. *Le Rhinolophe* 17 : 79-86.
- WATERS, D.A. & G. JONES. 1995. Echolocation call structure and intensity in five species of insectivorous bats. *The Journal of Experimental Biology* 198 : 475-489.

Manuscrit soumis le 10 mai 2011

Accepté le 16 janvier 2012