

Comportement acoustique de *Pipistrellus kuhlii* sur l'île de Crête (Grèce) ; utilisation de la FM sigmoïde en action de chasse

Par **Jean-Do. VRIGNAULT** (jeando.vrignault@free.fr)

Michel BARATAUD (michel.barataud1@orange.fr)



Mots-clés : signaux sonar, détecteur d'ultrasons, milieu insulaire, niche acoustique.

Résumé

Un relevé acoustique ponctuel au détecteur d'ultrasons a été réalisé sur l'île de Crête à l'automne 2019 ; 104 séquences sonores attribuables à trois espèces ont été analysées. *P. kuhlii*, identifiée par comparaison avec les comportements acoustiques du groupe des Pipistrelles, bien étudiés en Europe de l'Ouest, est de loin la plus contactée. Quelques différences sont constatées entre les caractéristiques de nos séquences, et les valeurs publiées localement ; les écarts de valeurs fréquentielles s'expliquent par les conditions d'enregistrement (vol naturel versus relâcher) ; la pratique de signaux de structure FM sigmoïde, déjà constatée chez *P. kuhlii* en France en lien avec un comportement social, est étendue en Crête à une fonction sonar en action de chasse, à l'instar de *P. maderensis* aux Canaries. L'hypothèse que le contexte insulaire (en lien avec les caractéristiques d'isolement des populations, et la faiblesse ou l'absence de compétition avec les espèces spécialistes de la FM) favorise ce comportement, est avancée.

Abstract

A passive acoustic survey with an ultrasonic detector was carried out on one spot, on the island of Crète, in the fall of 2019; 104 sound files attributable to three species were analyzed. *P. kuhlii*, identified by comparison with the acoustic behaviors of the Pipistrelle group, well studied in Western Europe, is by far the most contacted. Some differences are observed between the characteristics of our sequences, and the values published locally; the differences in frequency values can be explained by the recording conditions (natural flight versus release). The use of sigmoid FM structure signals, already observed in *P. kuhlii* in France in connection with social behavior, is extended in Crete to a sonar function in hunting action, like *P. maderensis* in the Canaries. The hypothesis that the insular context (in connection with the characteristics of isolation of populations, and the weakness or absence of competition with species specializing in FM) favors this behavior, is put forward.

Introduction

La Crète est une île grecque montagneuse de type karstique (point culminant 2456 m) située en mer Méditerranée orientale, d'une superficie de 8336 km². Elle est distante de 96 km du point continental le plus proche (le cap Malée, à l'extrémité méridionale du Péloponnèse ; Grèce). Le climat est de type méditerranéen. Son isolement par rapport au continent est vieux d'environ 5 millions d'années. L'occupation humaine a transformé les écosystèmes originels depuis le début du néolithique, avec les pratiques agricoles (olivier notamment) en plaine et l'élevage en montagne qui ont entraîné une déforestation importante ; la densité actuelle est forte (74,5 hab./km²) et le tourisme développé, induisant une urbanisation dégradant les zones littorales (DE MONTMOLLIN & IATROU, 1995).

La faune chiroptérologique de la Grèce en général et de la Crète en particulier, a été bien étudiée (BENDA *et al.*, 2009 ; GEORGIAKAKIS *et al.*, 2010 ; HANAK *et al.*, 2001) y compris sur le plan de l'acoustique (GEORGIAKAKIS, 2009 ; GEORGIAKAKIS & RUSSO, 2012 ; KAFKALETOU DIEZ, 2017 ; PAPADATOU *et al.*, 2008).

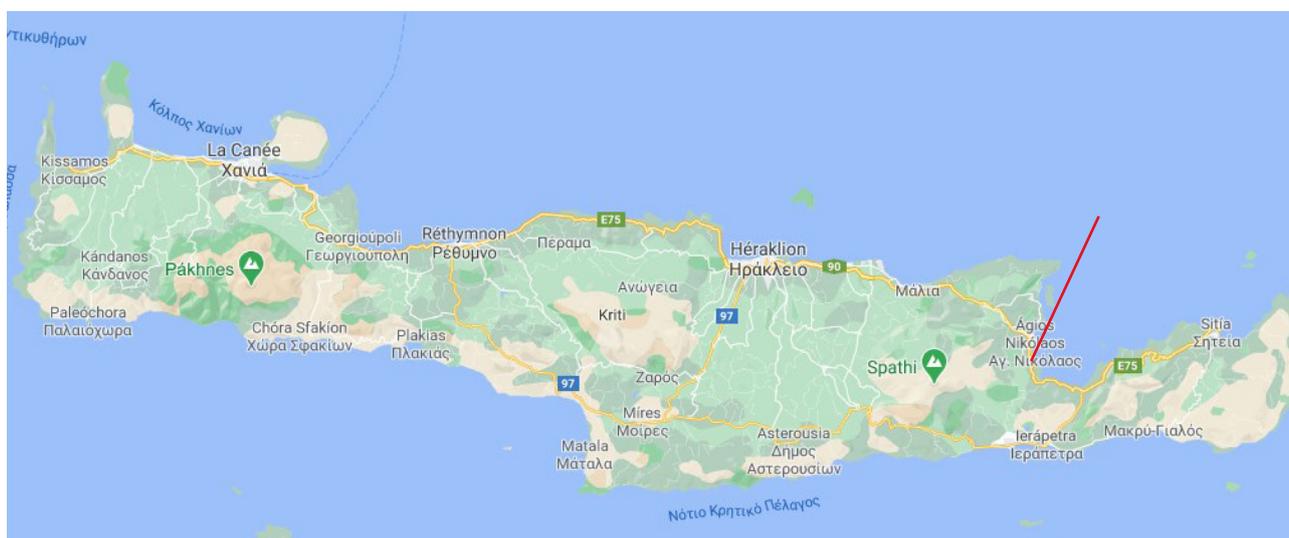


Figure 1.

Carte de l'île de Crète, avec localisation du site d'enregistrement (Google Maps).

Lors d'un séjour en Crète en 2019, des séquences de signaux (de types sonar et social) ont été enregistrées sur un terrain de chasse, en zone péri urbaine près du littoral nord-est de l'île ; elles appartiennent essentiellement à *Pipistrellus kuhlii*. L'analyse de ces séquences montre des différences avec les connaissances locales publiées et les comportements acoustiques étudiés en Europe occidentale, justifiant une présentation comparative.

Méthode et matériel

Collecte des données sonores

Les individus ont été enregistrés « en aveugle » ; les conditions garantissent une activité de vol naturel. La collecte des données a été réalisée grâce à un détecteur enregistreur automatique d'ultrasons Passive Recorder (Figure 2) développé par Jean-Do. Vignault (<https://framagit.org/PiBatRecorderProjects>). Les paramètres d'enregistrements correspondent à une fréquence d'échantillonnage de 384 kHz et une résolution de 12 bits. Les 104 enregistrements sont datés du début de soirée du 30 septembre 2019 (19h44 à 19h55) et de la première partie de nuit du 1er octobre 2019 (20h08



Figure 2.
Enregistreur automatique Passive Recorder (TeensyRecorders)

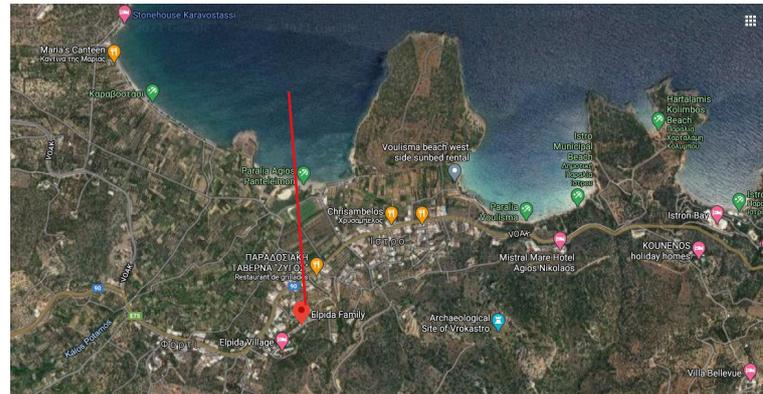


Figure 3.
Photo satellite (Google Maps) de l'emplacement du site d'enregistrements.

à 23h59). Ils proviennent de Elpida Village (X = 35.121392553390294 ; Y = 25.73381641305646), Istroon Kamo Chorio, sur l'arrière littoral du nord-est de la Crète (Figures 1 et 3). L'habitat inventorié est de type péri urbain semi boisé, la station d'écoute incluant, en bordure d'immeubles, un contexte de haies arbustives, d'arbres et de buissons épars sur zones herbeuses sèches (Figures 4 et 5) ; la mer est distante de 600 mètres, l'altitude est de 60 m environ.

Analyses acoustiques

L'analyse auditive et informatique des séquences sonores correspond à la méthode d'écologie acoustique (BARATAUD 2020).

Analyse auditive

Les critères pris en compte sont :

- pour tous les signaux : la structure (caractéristiques de l'évolution de la fréquence en fonction du temps) : quasi fréquence constante (QFC) pour les signaux dont la largeur de bande est inférieure à 5 kHz ; fréquence modulée (FM) pour les signaux dont la largeur de bande est supérieure à 5 kHz ; FM aplanie (FM/QFC ou FM apl) pour les signaux combinant les deux structures précédentes ;



Figure 4.
Photo satellite (Google Maps) du contexte paysager des enregistrements.



Figure 5.
Vue du contexte paysager depuis le point d'écoute.

- pour les signaux FM : le timbre (type de sonorité appréciable en expansion de temps x 10 : sifflée, nasillarde ou miaulée) ; la répartition de l'énergie au sein du signal (présence et emplacement d'un éventuel pic d'énergie audible).

La séquence complète est appréhendée pour juger d'une éventuelle variation de rythme (régularité et récurrence), mise en relation avec une éventuelle variation de structure audible des signaux ; ceci permet de déduire le comportement de l'individu (type d'activité, environnement de vol, interactions sociales), paramètre essentiel dans le processus d'identification de l'espèce (BARATAUD, 2020).

Analyse informatique (logiciel BatSound, Pettersson Elektronik ABTM)

Pour chaque signal, les critères pris en compte sont : la durée totale du signal, la fréquence initiale (FI) et la fréquence terminale (FT) du fondamental, la largeur de la bande (LB) des fréquences balayées, la fréquence du maximum d'énergie (FME) du fondamental. 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) sur la durée totale du signal.

Les mesures de FI des signaux QFC sont réalisées grâce à la densité spectrale avec une fenêtre FFT de 256 points (BARATAUD, 2020). Afin de limiter l'atténuation sur les hautes fréquences et la distorsion fréquentielle due à l'effet Doppler, nous avons sélectionné les signaux les plus intenses possibles (mais non saturés), afin d'obtenir des mesures précises de largeur de bande, de durée et de FME.

Pour la séquence complète, les variations de rythme (régularité et récurrence) sont éventuellement précisées par la mesure de la durée de chaque intervalle (signal compris, en ms).

Une grande majorité des séquences attribuables à *P. kuhlii* a pu être identifiée de façon certaine grâce à la présence d'une courte FM descendante en fin de partie QFC (considérée comme typique de *P. kuhlii*) et grâce à la présence de cris sociaux typiques de cette espèce (BARATAUD, 2020 ; MIDDLETON et al., 2014 ; RUSSO & JONES, 1999), dont la synchronisation temporelle et l'intensité relative certifiaient qu'ils étaient émis par l'auteur des signaux sonar analysés (**Séquence 1**).

Résultats et commentaires

Sur les 104 enregistrements analysés, *Pipistrellus kuhlii* est largement dominante (102 séquences) ; *Tadarida teniotis* (4 séquences) et *Miniopterus schreibersii* (2 séquences) sont anecdotiques.

La classification spécifique des signaux a été réalisée dans un premier temps par analogie avec les valeurs de référence étudiées en Europe occidentale (**Tableau 1 ; Figures 6, 7, 9 et 10**).

Puis le résultat a été comparé aux valeurs publiées par les auteurs ayant travaillé en Crête. Si *T. teniotis* et *M. schreibersii* ne posent pas de problèmes de correspondance, le cas de *P. kuhlii* présente une légère distorsion entre nos mesures et celles de GEORGIAKAKIS (2009) et de KAFKALETOU DIEZ (2017). Des échanges directs avec ces deux auteurs ont permis de mieux appréhender leurs conditions d'enregistrements : la plupart de ces derniers ont été réalisés sur de courtes distances, après le relâcher d'individus

capturés ; ces circonstances génèrent des fréquences du maximum d'énergie plus hautes et des largeurs de bande plus grandes que celles attendues en vol naturel dans des milieux semi ouverts à ouverts (cas de nos enregistrements). Ainsi les gammes de FME et LB plus hautes chez *H. savii* et *P. kuhlii* dans les résultats de ces deux études, s'expliquent très certainement par la méthode utilisée ; il est donc probable que les signaux sonar de ces deux espèces en Crête ne diffèrent pas, ou diffèrent très peu, de ceux rencontrés en Europe occidentale. Les valeurs fréquentielles des signaux de *P. kuhlii* légèrement plus élevées en Crête qu'en France (**Tableau 1**), relèvent d'un échantillonnage plus faible des signaux QFC en Crête.

Signaux sonar de *P. kuhlii*

Dans nos enregistrements de 2019, trois séquences ne présentent aucun critère (FM aplaniée avec courte FM terminale ; cris sociaux typiques) permettant de confirmer *P. kuhlii* de façon certaine ; ce

Tableau 1.

Mesures de signaux effectuées pour *P. kuhlii* en Crête dans la présente étude, en France (BARATAUD, 2020), et pour *P. maderensis* aux Canaries (BARATAUD et al., 2020).

Signaux FM aplaniée & QFC (sonar)	n. signaux (séqu.)	Durée intervalles (ms)		Durée signaux (ms)		Fréquence initiale (kHz)		Fréquence terminale (kHz)		Largeur de bande (kHz)		Fréq. max. énergie (kHz)	
		Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type
<i>Pipistrellus kuhlii</i> (Crête)	55 (17)	155,5	58,3	7,3	1,9	58,1	15,1	39,6	2,0	18,5	14,0	40,3	2,4
<i>Pipistrellus kuhlii</i> (France)	33 (5)	170,3	77,9	7,7	2,3	52,7	16,5	36,8	2,2	15,9	15,4	38,2	2,4
<i>P. maderensis</i> (Canaries)	78 (22)	163,5	78,9	5,9	1,0	68,8	13,0	43,0	2,4	25,8	12,5	44,1	2,3
Signaux FM sigmoïde (sonar et social)	n. signaux (séqu.)	Durée intervalles (ms)		Durée signaux (ms)		Fréquence initiale (kHz)		Fréquence terminale (kHz)		Largeur de bande (kHz)		Fréq. max. énergie (kHz)	
		Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type
<i>Pipistrellus kuhlii</i> (Crête ; sonar-social)	52 (17)	183,1	102,5	6,1	1,5	70,9	11,7	28,7	4,3	42,2	11,2	39,4	4,2
<i>Pipistrellus kuhlii</i> (France ; sonar-social)	33 (5)	113,2	57,5	5,5	1,3	71,2	24,8	27,0	4,0	44,2	21,8	40,6	4,3
<i>P. maderensis</i> (Canaries ; sonar)	97 (24)	148,0	78,6	4,5	0,8	89,9	14,2	37,4	4,3	52,5	11,4	48,8	4,7

sont pour l'essentiel des séquences en milieu ouvert avec des signaux QFC. Elles autorisent un doute avec les gammes de valeurs de *Hypsugo savii* annoncées en Crête par GEORGIAKAKIS (2009) et KAFKALETOU DIEZ (2017), et sont par conséquent symbolisées séparément sur les **Figures 6 et 7**. Mais l'examen de leur distribution par rapport à celles de *P. kuhlii* (aussi bien nos valeurs d'Europe occidentale que nos enregistrements en Crête), montre que ces signaux sont en parfaite cohérence avec cette espèce, complétant logiquement sa distribution pour les comportements en milieu ouvert. La probabilité qu'ils appartiennent à *Hypsugo savii* est donc très faible.

En plus des structures de signaux classiques (QFC et FM aplanie) émises par *P. kuhlii*, de nombreuses séquences (59 %) contiennent des signaux FM de forme sigmoïde (**Figure 8**). Sur la plupart de ces séquences, le déterminisme social (au moins partiellement : une fonction mixte sonar-social est probable) de ces signaux est supposé par leur association avec des trilles dont la fonction de communication est avérée (RUSSO & JONES, 1999). Mais

sur au moins six séquences, ces signaux FM sigmoïde sont utilisés de façon incontestable en mode sonar exclusif, avec une succession classique : phases de croisière, puis d'approche, puis de capture (**Séquence 2**).

Les caractéristiques mesurées sur ces signaux FM sigmoïde (**Figures 9 et 10**) sont très semblables à celles décrites en France (BELLION, 2019) ; les FME et FT sont par contre inférieures à celles rencontrées chez *P. maderensis* (issue de *P. kuhlii* mais soumise à une dérive génétique, morphologique et acoustique, due à l'isolement insulaire) aux Canaries (BARATAUD et al., 2020).

Cris sociaux de *P. kuhlii*

Sur les 102 séquences où *P. kuhlii* apparaît, 57 % contiennent des émissions à caractère social en plus des signaux sonar.

Les signaux FM sigmoïde assimilables à un comportement social (plusieurs individus en contact, présence de trilles, absence de phases d'approche et de capture) sont très semblables à ceux rencontrés en France (BELLION, 2019). Ces émissions, très rares

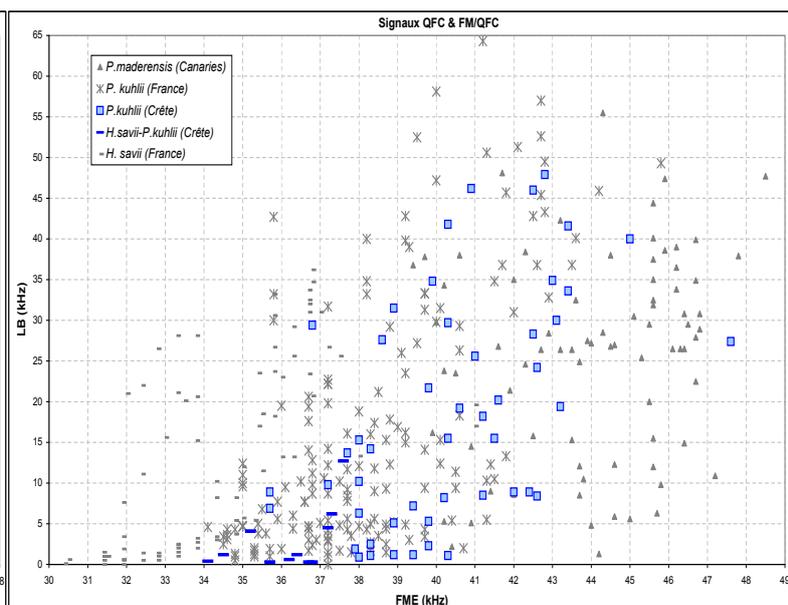
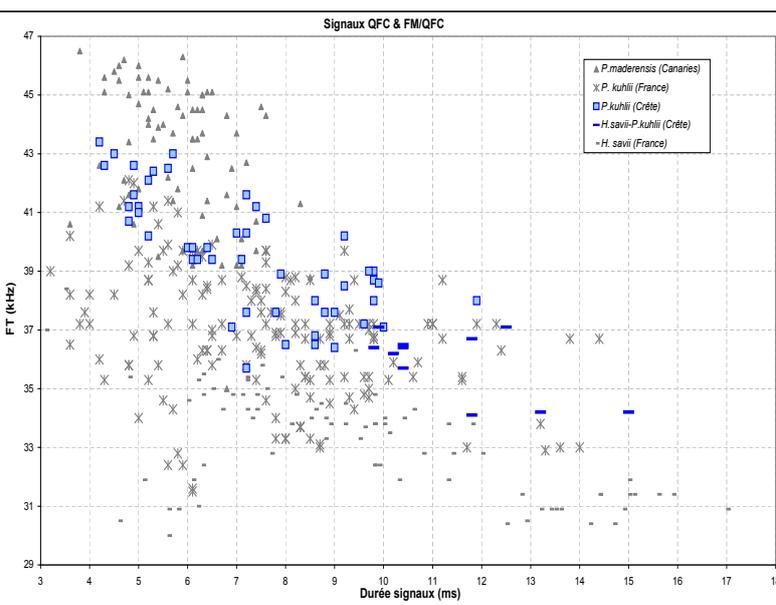


Figure 6 (à gauche) et 7 (à droite).

Graphiques bivariés (Fig. 6 : X = durée des signaux ; Y = fréquence terminale. Fig. 7 : X = fréquence du maximum d'énergie ; Y = largeur de bande) montrant les distributions comparées des valeurs mesurées sur les signaux QFC et FM aplanie de *P. kuhlii* en Crête, en France (d'après BARATAUD, 2020) et de *P. maderensis* aux Canaries (d'après BARATAUD et al., 2020), et de *H. savii* en France (d'après BARATAUD, 2020).

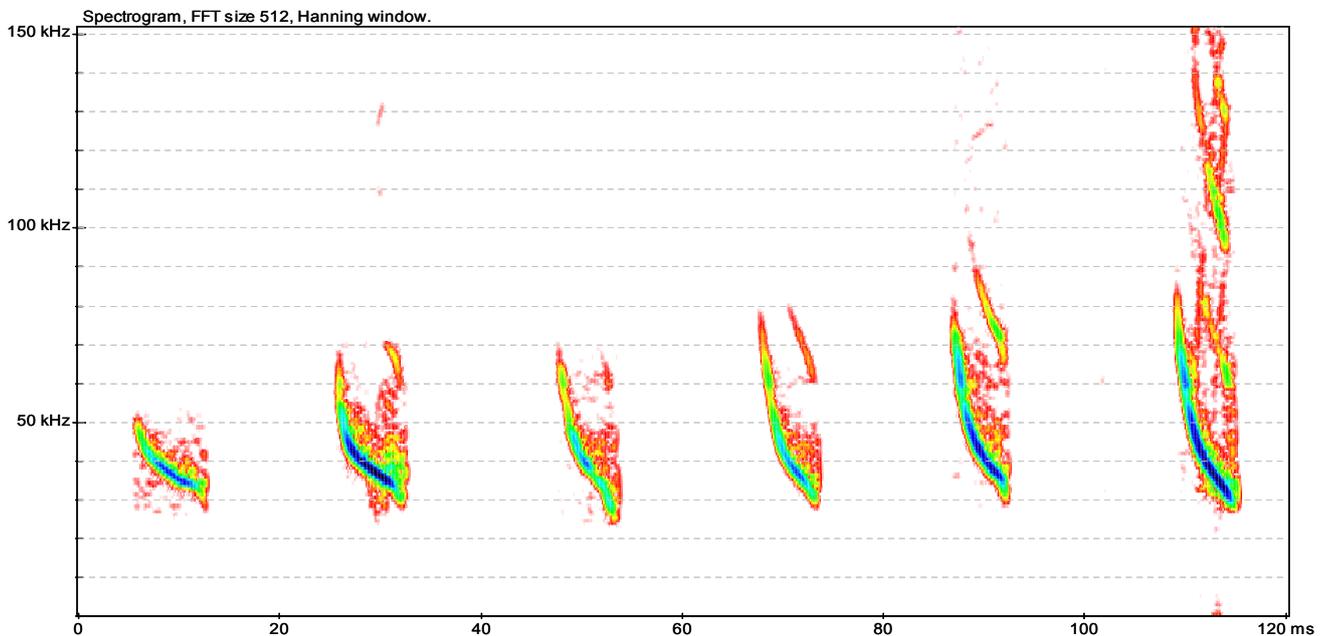


Figure 8. Spectrogrammes compilés (issus de différentes séquences ; les intervalles réels ne sont pas respectés) de signaux de structure FM sigmoïde émis par *P. kuhlii* en Crète.

dans la première heure d'activité (entre 19h44 et 20h45), deviennent dominantes à partir de 21h15, pour devenir quasi exclusives entre 22h30 et 24 h. L'émission de ces FM sigmoïdes est souvent associée à des trilles dont la durée et la FME sont variables, souvent très rapides (**Séquence 3**). Ces trilles ont généralement des FME (15 à 25 kHz, le plus souvent 23 kHz) supérieures à celles

relevées chez *P. kuhlii* en France (14 à 17 kHz), et les accents qui les composent se succèdent plus rapidement. Ainsi, l'hypothèse qu'en cas d'isolement des populations en contexte insulaire, les cris sociaux (contrairement aux signaux sonar) subissent une dérive faible à nulle (Russo *et al.*, 2009), est non vérifiée dans ce cas. Parfois plusieurs individus de *P. kuhlii* sont présents, et émettent des FM sigmoïdes

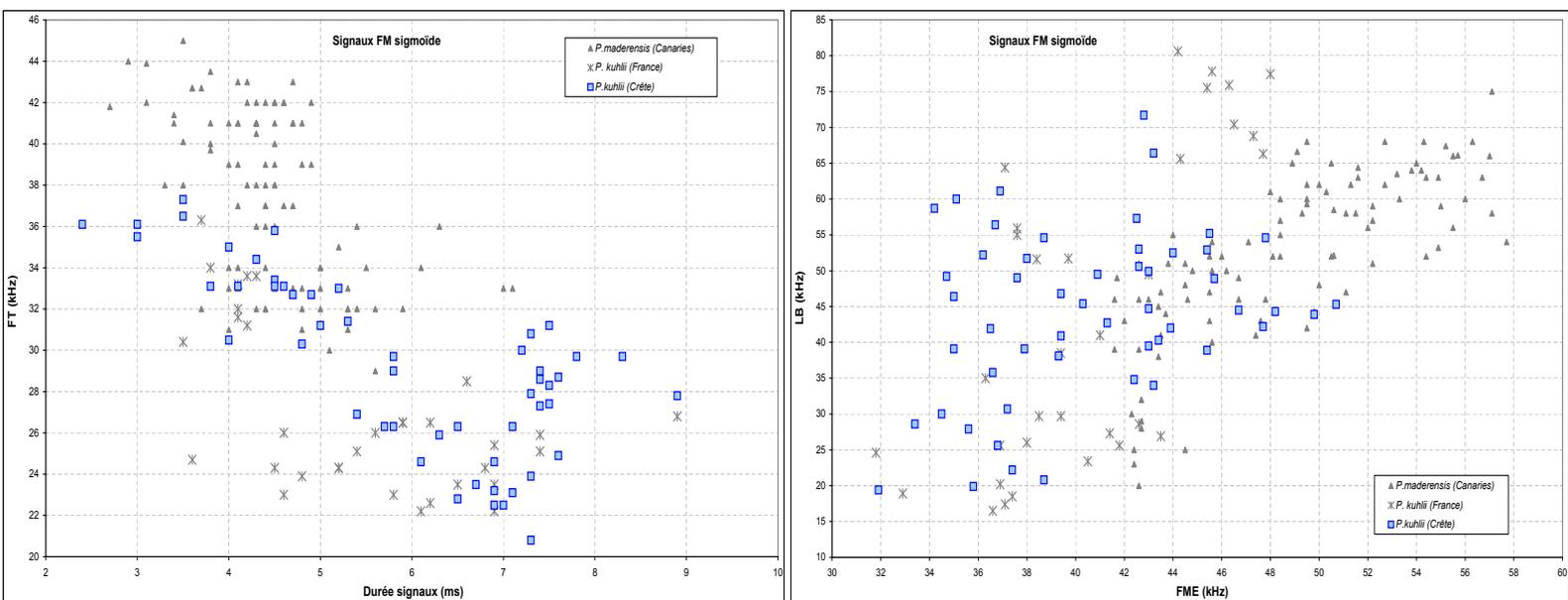


Figure 9 (à gauche) et 10 (à droite). Graphiques bivariés (Fig. 6 : X = durée des signaux ; Y = fréquence terminale. Fig. 7 : X = fréquence du maximum d'énergie ; Y = largeur de bande) montrant les distributions comparées des valeurs mesurées sur les signaux FM sigmoïde de *P. kuhlii* en Crète, en France (d'après BARATAUD, 2020) et de *P. maderensis* aux Canaries (d'après BARATAUD *et al.*, 2020).

Sons à télécharger (format wave standart, expansion de temps x 10) :

1_P-kuhlii_FMapl&sig+trille_2019-10-01_20h10'29_J-D-Vrignault

2_P-kuhlii_FMsig&capt_2019-10-01_22h48'35_J-D-Vrignault

3_P-kuhlii_FMsig+trille&FMapl_2019-10-01_22h26'29_J-D-Vrignault

4_P-kuhlii_QFC&FMapl_FMsig+trille_2019-10-01_21h16'21_J-D-Vrignault

5_P-kuhlii_FMsig+cri-soc3types_2019-10-01_22h42'28_J-D-Vrignault

(avec trilles sociales), sans changement de rythme ; ce comportement peut correspondre à un balisage territorial, ce que semblent indiquer le rythme sonar lent et irrégulier typique d'une localisation passive d'obstacles, et l'égrènement assez régulier des trilles (**Séquence 4**).

La variabilité des cris sociaux est forte. La **séquence 5** illustre trois types d'émissions produites à faible intervalle par un même individu : une trille assez lente à deux accents (assez proche – bien que plus aiguë – de celles rencontrées en Europe occidentale) ; un cri simple FM descendante ; une trille rapide à quatre accents, qui est la plus fréquemment notée dans nos enregistrements.

Conclusion

La Pipistrelle de Kuhl montre une grande plasticité acoustique sur l'ensemble de son aire de répartition. Le cas de la Crête conforte l'hypothèse qu'un isolement insulaire entraînerait chez cette espèce la pratique de signaux sonar de structure FM sigmoïde, ces derniers étant un dérivé de la structure typique pratiquée partout : la FM aplanie avec courte FM terminale (ou FM-QFC-FM).

Sur le continent, ces signaux FM sigmoïde existent aussi, mais ils sont connus uniquement dans un contexte exclusif d'interactions sociales (une utilisation secondaire pour la localisation spatiale est probable, mais aucun cas de phase

d'approche en FM sigmoïde débouchant sur une phase de capture n'est recensé).

En milieu insulaire, l'utilisation de la FM sigmoïde en mode sonar pour l'activité de chasse est peut-être facilitée par la faible représentativité voire l'absence des espèces spécialistes exclusives de la FM (genres *Myotis* et *Plecotus*). La structure FM est mieux adaptée à la localisation spatiale en milieu encombrés. Cette extension de niche acoustique chez *P. kuhlii* (facilitée par la plasticité structurelle de ses émissions acoustiques, et par une forte dynamique de ses populations, augmentant la compétition intraspécifique) pourrait témoigner d'une extension des types d'habitats et/ou des comportements de chasse. Une étude étendue aux autres îles éloignées des continents, présentes dans l'aire de répartition de *P. kuhlii*, pourrait apporter des éléments éclairants.

Remerciements

Nous remercions vivement Panagiotis Georgiakakis (<https://www.researchgate.net/profile/Panagiotis-Georgiakakis/research>), et Artemis Kafkaletou Diez (<https://www.researchgate.net/search.Search.html?type=publication&query=Artemis%20Kafkaletou%20Diez>), de l'université de Crête, pour la transmission de leurs thèses de doctorat et leurs commentaires sur la méthodologie employée dans leurs études. Merci à Christian Maliverney (<https://christian.maliverney.fr/>) et Pascal Bellion pour leurs photos de *P. kuhlii*.

Bibliographie

BARATAUD, J., Y. BAS & M. BARATAUD. 2020. Comportement acoustique des chiroptères de Tenerife (archipel des Canaries). *Plume de Naturalistes* 4 : 1-26. <http://www.plume-de-naturalistes.fr/index.php/numeros/articles-et-essais/>

BARATAUD, M. 2020. *Ecologie acoustique des chiroptères d'Europe. Identification des espèces, études de leurs habitats et comportements de chasse.* 4e édition augmentée. Biotope, Mèze ; Muséum national d'histoire naturelle, Paris (collection Inventaires et biodiversité), 360 p. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=13

BELLION, L. 2019. « Kuhl-de-sac » ? Des signaux atypiques de type sonar-social chez *Pipistrellus kuhlii*. *Plume de Naturalistes* 3 : 163-166. <http://www.plume-de-naturalistes.fr/index.php/numeros/articles-et-essais/>

BENDA, P., P. GEORGIAKAKIS, C. DIETZ, V. HANÁK, K. GALANAKI, V. MARKANTONATOU, A. CHUDÁRKOVÁ, P. HULVA & I. HORÁČEK. 2009. Bats (Mammalia: Chiroptera) of the Eastern Mediterranean and Middle East. Part 7. The bat fauna of Crete, Greece. *Acta Soc. Zool. Bohem.* 72: 105–190.

GEORGIAKAKIS, P., 2009. Geographical and Elevational Distribution, Acoustic Identification and Ecology of Cretan Bats. PhD Dissertation. University of Crete.

GEORGIAKAKIS, P. & D. RUSSO. 2012. The Distinctive Structure of Social Calls by Hanák's Dwarf Bat *Pipistrellus hanaki*. *Acta chiropterologica* 14(1): 167-174.

GEORGIAKAKIS, P., VASILAKOPOULOS, M. MYLONAS & D. RUSSO. 2010. Bat species

richness and activity over an elevation gradient in Mediterranean shrublands of Crete. *Hystrix, Italian Journal of Mammalogy* (n.s.) 21(1): 43-56.

HANÁK, V., P. BENDA, M. RUEDI, I. HORÁČEK & T.S. SOFIANIDOU. 2001. Bats (Mammalia: Chiroptera) of the Eastern Mediterranean. Part 2. New records and review of distribution of bats in Greece. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 65: 279–346.

KAFKALETOU DIEZ A.G.G. 2017. Geographical variation in the echolocation calls of bats in Greece. Master (MSc) Thesis. University of Crete. 212 p.

MIDDLETON, N., A. FROUD & K. FRENCH. 2014. Social calls of the bats of Britain and Ireland. Pelagic Publishing, Exeter. 176 p.

MONTMOLLIN DE, B. & G.A. IATROU. 1995. Connaissance et conservation de la flore de l'île de Crète. *Ecologia mediterranea* XXI(1/2) : 173-184. https://www.persee.fr/doc/ecmed_0153-8756_1995_num_21_1_1765

PAPADATOU, E, R.K. BUTLIN & J.D. ALTRINGHAM. 2008. Identification of bat species in Greece from their echolocation calls. *Acta chiropterologica* 10(1): 127-143.

RUSSO, D. & G. JONES. 1999. The social calls of Kuhl's pipistrelles *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1819): structure and variation (Chiroptera: Vespertilionidae). *J. Zool. London* 249: 476-481.

RUSSO, D., S. TEIXEIRA, L. CISTRONE, J. JESUS, D. TEIXEIRA, T. FREITAS & G. JONES. 2009. Social calls are subject to stabilizing selection in insular bats. *Journal of Biogeography* 36, 2212–2221.



Pipistrellus kuhlii
© Christian MALVERNEY



© Marie-Madeleine BOURLEYRE

Pour citer cet article :

VRIGNAULT, J-D. & BARATAUD, M. 2021.

Comportement acoustique de
Pipistrellus kuhlii sur l'île de Crète
(Grèce) ; utilisation de la FM sigmoïde
en action de chasse.

Plume de Naturalistes 5 : 129-138.

ISSN 2607-0510

Pour télécharger tous les articles
de *Plume de Naturalistes* :
www.plume-de-naturalistes.fr