

JON RUSS



LES CHAUVES-SOURIS

— PAR LE SON —

Identifier toutes les espèces de France et d'Europe



DELACHAUX
ET NIESTLÉ

Sous la direction de

Jon Russ

Les chauves-souris par le son

Identifier toutes les espèces de France et d'Europe

Traduit de l'anglais par Yann Gager



Édition originale

Titre original : *Bat Calls of Britain and Europe: A Guide to Species Identification*

Copyright © 2021 Jon Russ and Francisco Amorim, Leonardo Ancillotto, Maggie Andrews, Peter Andrews, Kate Barlow, Yves Bas, Arjan Boonman, Martijn Boonman, Philip Briggs, Erika Dahlberg, Johan Eklöf, Péter Estók, Gaetano Fichera, Jeremy Froidevaux, Joanna Furmankiewicz, Panagiotis Georgiakakis, Clara Gonzalez Hernandez, Julia Hafner, Daniela Hamidović, Amelia Hodnett, Pedro Horta, Artemis Kafkaletou-Diez, Andreas Kiefer, Erik Korsten, Alex Lefevre, Mauro Mucedda, Stephanie Murphy, Jorge M. Palmeirim, Eleni Papadatou, Ricardo Pérez-Rodríguez, Ermanno Pidincheda, Ana Rainho, Helena Raposeira, Orly Razgour, Hugo Rebelo, Dina Rnjak, Charlotte Roemer, Danilo Russo, Jens Rydell, Horst Schauer-Weissahn, Grace Smarsh, Claude Steck, Sérgio Teixeira, Marc Van De Sijpe, Carola van den Tempel.

Cette traduction est publiée avec l'accord de Pelagic Publishing (www.pelagicpublishing.com)

Édition française

© Delachaux et Niestlé SA, Paris, 2023

Dépôt légal : septembre 2023

ISBN : 978-2-603-02963-3

Couverture : Léa Larrieu

Mise en pages : Léa Larrieu

Correction : Sabine Kuentz

Direction éditoriale : Michel Larrieu

Responsable éditoriale : Sophie Postollec

Édition : Jeanne Cochin

Assistanat éditorial : Bleuenn Becaert

Achévé d'imprimer en août 2023 sur les presses de Drukarnia Interak en Pologne.

Photographies de couverture :

h : © Franz Christoph Robiller / imageBROKER / Biosphoto

b : © Frank Deschandol et Philippe Sabine / Biosphoto

Photographie de 4^e de couverture :

© Mario Cea Sanchez / Biosphoto

CHARTRE DELACHAUX ET NIESTLÉ

- L'éditeur nature de référence depuis 1882.
- Le fonds éditorial le plus complet en langue française avec plus de 450 ouvrages consacrés à la nature et à l'environnement.
- Des auteurs scientifiques et naturalistes reconnus.
- Les meilleurs illustrateurs naturalistes, pour la précision et le réalisme.
- Des ouvrages spécifiquement adaptés à l'utilisation sur le terrain.
- Des contenus actualisés régulièrement pour relayer les avancées scientifiques les plus récentes.
- Une démarche éco-responsable pour la conception et la fabrication de nos ouvrages.
- Une approche pédagogique qui sensibilise les plus jeunes à l'écologie.
- Une réflexion qui éclaire les grands débats sur l'environnement (biodiversité, changement climatique, écosystèmes).
- Une implication aux côtés de tous ceux qui œuvrent en faveur de la protection de l'environnement et de la conservation de la biodiversité.

● RETROUVEZ-NOUS SUR WWW.DELACHAUXETNIESTLE.COM ET SUR FACEBOOK

Cet ouvrage ne peut être reproduit, même partiellement et sous quelque forme que ce soit (photocopie, décalque, microfilm, duplicateur ou tout autre procédé analogique ou numérique), sans une autorisation écrite de l'éditeur.

Tous droits d'adaptation, de reproduction et de traduction réservés pour tous pays.

Sommaire

<i>Préface et remerciements</i>	VI
1. Introduction	1
2. Les bases du son : propriétés, acquisition, représentation et description	4
2.1 Propriétés du son	4
2.2 Acquisition du signal	9
2.3 Représentation et description du son	11
3. Écholocalisation	19
3.1 L'évolution de l'écholocalisation chez les chauves-souris	19
3.2 Types d'écholocalisation existants	22
3.3 Types d'écholocalisation des chauves-souris européennes et leur fonction	23
3.4 La fonction de la durée du cri	25
3.5 Pourquoi des fréquences d'écholocalisation spécifiques ?	26
3.6 La fonction des cris FM	29
3.7 FM à harmoniques multiples	31
3.8 Flexibilité de l'écholocalisation	31
3.9 Une stratégie viable pour identifier les cris sonar des chauves-souris	35
4. Introduction à la communication acoustique chez les chauves-souris	40
4.1 Contraintes technologiques et biais de l'observateur	40
4.2 Comprendre et décrire les répertoires acoustiques des chauves-souris	41
4.3 Types courants de cris de communication	42
4.4 Pressions sélectives et contraintes sur les signaux de communication	49
4.5 Pression environnementale	51
4.6 Contraintes énergétiques	54
4.7 Variabilité et stabilité du signal	54
4.8 Conclusion	57
5. Matériel technique	58
5.1 Historique de la recherche sur les détecteurs à ultrasons	58
5.2 Détecteurs de chauves-souris	62
5.3 Microphones, gammes de fréquences et plages de détection	69
5.4 Enregistrement du son	71
5.5 Identification automatique des cris de chauves-souris	76
5.6 Enregistrement passif	81
6. Analyse des cris	83
6.1 Les logiciels d'analyse sonore	83
6.2 Les logiciels de reconnaissance automatique	84
6.3 Utiliser un logiciel d'analyse sonore	84
6.4 Mesurer les paramètres de cri	87
6.5 L'analyse zero-crossing	93
6.6 Problèmes d'analyse courants	95

7. Guide des cris d'écholocation	100
8. Les espèces de chauves-souris	131
8.1 Petit rhinolophe	133
8.2 Grand rhinolophe	147
8.3 Rhinolophe euryale	161
8.4 Rhinolophe de Mehely	166
8.5 Rhinolophe de Blasius	170
8.6 Murin de Daubenton	174
8.7 Murin des marais	183
8.8 Murin de Capaccini	194
8.9 Murin de Brandt	202
8.10 Murin à moustaches	209
8.11 Murin de David	216
8.12 Murin d'Alcathoe	221
8.13 Murin à oreilles échancrées	227
8.14 Murin de Natterer	234
8.15 Murin cryptique	242
8.16 Murin d'Escalera	246
8.17 Murin de Bechstein	251
8.18 Grand murin	259
8.19 Petit murin	266
8.20 Murin du Maghreb	274
8.21 Noctule commune	278
8.22 Grande noctule	287
8.23 Noctule de Leisler	294
8.24 Noctule des Açores	305
8.25 Sérotine commune	312
8.26 Sérotine isabelle	321
8.27 Sérotine d'Anatolie	327
8.28 Sérotine de Nilsson	331
8.29 Vespertilion bicolore	336
8.30 Pipistrelle commune	343
8.31 Pipistrelle pygmée	352
8.32 Pipistrelle de Libye	360
8.33 Pipistrelle de Nathusius	366
8.34 Pipistrelle de Kuhl	374
8.35 Pipistrelle de Madère	381
8.36 Vespère de Savi	391
8.37 Barbastelle d'Europe	396
8.38 Oreillard roux	403
8.39 Oreillard montagnard	410
8.40 Oreillard sarde	414
8.41 Oreillard gris	417
8.42 Oreillard des Balkans	424
8.43 Minioptère de Schreibers	428
8.44 Molosse de Cestoni	435
<i>Références et lectures complémentaires</i>	442
<i>Index</i>	462

Aidez-nous !

Un livre de cette nature ne peut être parfait, et il y aura forcément des omissions et des erreurs – mais, espérons-le, seulement un petit nombre. L'éditeur est ouvert à tous les commentaires et serait reconnaissant pour tout enregistrement de vocalisations de chauves-souris ou toute autre information qui pourrait être utilisée pour mettre à jour les futures éditions. Les informations permettant de distinguer des espèces similaires, les cris sociaux (y compris leur fonction) et les variations géographiques chez les populations sympatriques et allopatriques sont particulièrement intéressantes (e-mail : batcalls@ridgewayecology.co.uk).

À propos de l'auteur-directeur d'ouvrage

Jon Russ a commencé à s'intéresser aux chauves-souris en 1994, alors qu'il effectuait des recherches sur les cris sociaux des pipistrelles dans le cadre d'un diplôme de zoologie à l'université d'Aberdeen (Écosse). Il a ensuite obtenu un doctorat à l'université Queen's de Belfast (Irlande du Nord), où il a étudié la composition des communautés, les associations d'habitats et les cris d'écholocation des chauves-souris d'Irlande du Nord. Ensuite, il a été impliqué dans un grand nombre de projets liés aux chauves-souris, qui l'ont conduit des pluies glaciales du nord-est de l'Écosse aux douces nuits d'Irlande, en passant par les forêts humides de Madagascar, de Thaïlande et du Myanmar. Jon est le directeur de Ridgeway Ecology, un bureau d'études spécialisé dans les chauves-souris. Pendant plusieurs années, il a travaillé pour le Bat Conservation Trust, en coordonnant le projet iBats au Royaume-Uni et en Europe de l'Est. Il a écrit de nombreux articles dans des revues scientifiques. Ses autres publications incluent le livre de référence *British Bat Calls : A Guide to Species Identification*, publié par Pelagic Publishing. Après plus de vingt-cinq ans de recherches et de protection des chauves-souris, il continue à être fasciné par ces mammifères remarquables.

La bibliothèque sonore

Les fichiers sonores utilisés pour créer les sonagrammes présentés au chapitre 8 sont fournis dans une bibliothèque de sons téléchargeable. Elle est disponible via le lien suivant :

<https://pelagicpublishing.com/pages/batcalls-sound-library>

Les cris ont été rééchantillonnés à partir de leur forme originale en fichiers mono avec une fréquence d'échantillonnage de 384 kHz et une taille binaire de 16 bits. Ils sont disponibles au format wav. Chaque nom de fichier comprend le numéro de la figure, l'auteur, l'espèce, le pays où elle a été enregistrée et quelques précisions sur l'enregistrement.

Les sonagrammes peuvent être lus grâce au logiciel Syrinx, disponible via le site du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris :

<https://www.vigienature.fr/fr/page/documentations-logiciel>

Préface et remerciements

Quelques années après le succès surprenant de *British Bat Calls*, publié en 2012, Nigel Massen de Pelagic Publishing m'a suggéré de compiler une version européenne du livre. Ma réaction immédiate a été très positive : je me disais qu'il serait facile d'intégrer les autres espèces et que je pourrais probablement boucler le tout en six mois. Cependant, il est vite apparu que j'étais un peu naïf, et que l'intégration de 22 espèces supplémentaires (plus quatre qui ont été ajoutées à la liste pendant la rédaction de ce livre) dépassait largement le cadre de mon expérience et de mon temps disponible. Après avoir mis l'idée au placard pendant environ un an, j'ai eu tout à coup l'idée d'identifier les personnes qui enregistrent et sont en contact avec les espèces pour lesquelles mes connaissances étaient limitées ou inexistantes et de leur demander d'écrire les chapitres à ma place. En assumant le rôle d'auteur-directeur d'ouvrage, j'ai commencé à chercher des chercheurs et des passionnés de toute l'Europe prêts à donner de leur temps pour participer au projet. Cela n'a pas pris autant de temps que prévu et j'ai rapidement eu une liste de contributeurs. À partir de là, le livre a commencé à prendre forme. Bien que j'aie parfois eu l'impression de manœuvrer un gros pétrolier dans un petit port, je pense que l'effort de tous les participants en valait la peine. J'espère que le résultat sera utile aux bénévoles comme aux professionnels.

Ce livre n'aurait donc pas été possible sans les efforts de tous ces auteurs, qui ont donné leur temps précieux et leur expertise. J'ai été submergé par leur générosité et je ne saurais les remercier suffisamment. Ils sont cités dans les différents chapitres et sections sur les espèces, mais tous méritent d'être mentionnés ici. Je suis extrêmement reconnaissant à Arjan Boonman pour le chapitre 3 (Écholocation), Grace Smarsh pour le chapitre 4 (Introduction à la communication acoustique chez les chauves-souris), Philip Briggs, Arjan Boonman, Martijn Boonman, Jeremy Froidevaux et Kate Barlow pour le chapitre 5 (Matériel technique), Kate Barlow et Philip Briggs pour le chapitre 6 (Analyse des cris) et Yves Bas, Charlotte Roemer, Arjan Boonman, Alex Lefevre et Marc Van De Sijpe pour le chapitre 7 (Guide des cris d'écholocation). Les fiches espèces du chapitre 8 ont été rédigées par Francisco Amorim, Leonardo Ancillotto, Maggie Andrews, Peter Andrews, Arjan Boonman, Erika Dahlberg, Johan Eklöf, Péter Estók, Gaetano Fichera, Joanna Furmankiewicz, Panagiotis Georgiakakis, Clara Gonzalez Hernandez, Julia Hafner, Daniela Hamidović, Amelia Hodnett, Pedro Horta, Artemis Kafkaletou-Diez, Andreas Kiefer, Erik Korsten, Alex Lefevre, Mauro Mucedda, Stephanie Murphy, Jorge M. Palmeirim, Eleni Papadatou, Ricardo Pérez-Rodríguez, Ermanno Pidinchiedda, Ana Rainho, Helena Raposeira, Orly Razgour, Hugo Rebelo, Dina Rnjak, Danilo Russo, Jens Rydell, Horst Schauer-Weissahn, Claude Steck, Sérgio Teixeira, Marc Van De Sijpe, Carola van den Tempel et moi-même.

Je tiens à remercier (une nouvelle fois) Marc Van De Sijpe et Alex Lefevre. Non seulement ils ont contribué largement aux fiches espèces, ainsi qu'à la rédaction du guide d'écholocation, mais ils m'ont également fourni sans hésitation et généreusement des centaines de cris d'écholocation et de cris sociaux, qui ont grandement enrichi le livre. Ils étaient toujours disponibles pour m'aider lorsque j'avais des difficultés avec une espèce particulière, et s'ils n'avaient pas de cris eux-mêmes, ils trouvaient quelqu'un qui en avait. Leur connaissance des espèces de chauves-souris européennes a été miraculeuse pour moi, et le livre n'aurait pas été aussi riche sans leur contribution. Arjan Boonman m'a énormément aidé dès le début avec ses grandes connaissances techniques – et il m'a mis en contact avec Grace Smarsh, qui a significativement amélioré le chapitre sur la communication acoustique dans *British Bat Calls*. De nombreuses personnes ont eu la gentillesse de fournir des cris d'écholocation et des cris

sociaux : Daniel Fernández Alonso, Francisco Amorin, Leonardo Ancillotto, Maggie Andrews, Paulo Barros, Yves Bas, Yannick Beucher, Kirsten Bohn, Arjan Boonman, Martyn Cooke, Erika Dahlberg, Jonathan Demaret, Christian Dietz, Simon Dutilleul, Bengt Edqvist, Péter Estók, Rich Flight, Joanna Furmankiewicz, Panagiotis Georgiakakis, Julia Hafner, Daniela Hamidović, Amelia Hodnett, Colleen Hope, Sally-Ann Hurry, Iain Hysom, David King, Erik Korsten, Karl Kugelschafter, Karri Kuitunen, David Lee, Alex Lefevre, Harry Lehto, Risto Lindstedt, Jochen Lueg, Kari Miettinen, Mauro Mucedda, Stephanie Murphy, Ian Nixon, Eleni Papadatou, *Plecotus* (Estudos Ambientais, Unip), Sébastien Puechmaille, Ana Rainho, Helena Raposeira, Phil Riddett, Ricardo Pérez-Rodríguez, Danilo Russo, Jens Rydell, Horst Schauer-Weissahn, Tricia Scott, Grace Smarsh, Graeme Smart, Michael Smotherman, Claude Steck, Congnan Sun, Sérgio Teixeira, Marc Van De Sijpe, Carola van den Tempel, Anton Vlaschenko, Liat Wicks, Tina Wiffen et Bernadette Wimmer.

Plusieurs personnes ont fourni des photographies : Leonardo Ancillotto, Martyn Cooke, Klaus Ehle, Péter Estók, Panagiotis Georgiakakis, René Janssen, José Jesus, Boris Krstinić, Harry J. Lehto, Mauro Mucedda, Dragan Fixa Pelić, Ana Rainho, Angel Ruiz Elizalde, Jens Rydell, James Shipman, Sérgio Teixeira et Daniel Whitby. René Janssen mérite une mention spéciale pour le nombre considérable de superbes images de chauves-souris qu'il a généreusement offertes à ce projet, notamment la superbe photographie d'un Oreillard roux *Plecotus auritus*. De nombreuses photographies, comme celle d'un Murin de Daubenton *Myotis daubentonii*, ont été fournies par Jens Rydell (qui, en 1995, m'a appris les bases de l'écholocation des chauves-souris en traçant des sonagrammes dans la boue avec un bâton dans le parc Seaton à Aberdeen, et qui m'a fait découvrir le monde merveilleux des cris sociaux des pipistrelles). Ce fut un choc pour nous tous lorsque Jens est décédé soudainement en avril 2021. Il a exercé une grande influence sur les spécialistes des chauves-souris du monde entier pendant des décennies et laisse derrière lui un héritage indélébile de connaissances, de photos et de souvenirs. Il manquera cruellement à tous ses amis et collègues. Je suis reconnaissant à Tom McOwat d'avoir produit les magnifiques illustrations des formes d'ailes et d'oreilles des chauves-souris et de leurs habitats dans le tableau 3.3. Je suis extrêmement redevable à Nigel Massen de Pelagic Publishing, qui a soutenu ce projet tout au long de ses quatre années de développement. Je tiens également à remercier Hugh Brazier, le correcteur de la version originale, pour son attention aux détails et sa capacité à dégager le sens d'un jargon technique écrit dans des styles différents. Comme toujours, je tiens à remercier tout particulièrement Paul Racey, qui a non seulement suscité mon intérêt pour les chauves-souris, mais m'a également permis de poursuivre une carrière qui s'est avérée si enrichissante. Sans son enthousiasme et son soutien au début, je ne serais pas dans la position privilégiée qui est la mienne aujourd'hui.

Je souhaite également remercier les personnes suivantes, qui m'ont aidé de diverses manières au cours du long processus de création de ce livre : Sébastien Puechmaille, sans l'aide duquel le chapitre sur *Myotis crypticus* aurait été dépourvu de sonorités ; Kati Suominen, pour les informations sur *Myotis brandtii* en Finlande ; Vicent Sancho, Toni Alcocer et Jasja Dekker, qui m'ont aidé à déterminer les périodes d'émergence de *Myotis emarginatus* ; Szilárd Bücs, pour m'avoir donné l'occasion d'enregistrer une grande variété d'espèces de chauves-souris lors d'une brève visite en Roumanie ; Yves Bas et Charlotte Roemer, pour leur aide considérable dans la section d'identification des espèces ; Panagiotis Georgiakakis, pour son aide concernant plusieurs espèces ; et les personnes suivantes, qui m'ont apporté leur aide, leurs encouragements et leurs commentaires tout au long du projet : Andy Allsopp, Martyn Cooke, Chris Corben, Christian Dietz, Hazel Garnell, Dave Russ, Steve Russ, Tricia Scott, Jackie Underhill et Alison Warren. Je tiens enfin à remercier Eimear pour tout l'amour et le soutien qu'elle m'a apporté pendant la rédaction de ce livre, que je dédie à nos deux merveilleuses filles, Ellen et Anna, ainsi qu'à mon cher ami et collègue passionné de faune sauvage, Darren Bradley.

Jon Russ



Oreillard roux *Plecotus auritus* photographié par René Janssen.

Les logiciels Batsound v4.4 (Pettersson Elektronik AB, Uppsala, Suède) et Avisoft SASLab v5.2 ont été utilisés pour construire les sonagrammes, oscillogrammes et spectres de puissance présentés dans cet ouvrage.

1 Introduction

Jon Russ

En 1793, Lazzaro Spallanzani, un biologiste, physiologiste et prêtre catholique italien, a démontré que les chauves-souris étaient capables d'éviter les obstacles sans l'aide de la vision. Il a tendu des fils fins auxquels étaient attachées de petites cloches à travers une pièce complètement obscure et a observé que les chauves-souris étaient capables de naviguer aisément entre elles sans que les cloches sonnent. Le fait d'aveugler les chauves-souris n'a pas non plus altéré leur capacité à les éviter.

Dans le même temps, un zoologiste suisse, Charles Jurine, a révélé que le fait de boucher l'une des oreilles d'une chauve-souris nuisait à sa capacité à naviguer, une découverte que Spallanzani a ensuite poursuivie. Une série d'expériences consistant à boucher leurs oreilles ou leur museau a conduit Spallanzani à conclure que si les chauves-souris n'avaient pas besoin de leurs yeux, toute interférence affectant leur audition était désastreuse, les faisant entrer en collision avec des objets qu'elles pouvaient normalement éviter et les empêchant de chasser leurs proies. Il a conclu que « l'oreille de la chauve-souris sert plus efficacement [que l'œil] à voir, ou du moins à mesurer la distance ». À l'époque, les conclusions de Spallanzani ont été accueillies par ses pairs avec dérision et scepticisme, car les chauves-souris étaient considérées comme incapables de produire le moindre son et ces résultats défiaient donc toute logique.

Dans les années 1930, près de cent cinquante ans après les travaux de Spallanzani, Donald R. Griffin, alors étudiant à l'université de Harvard, s'intéressa au « problème des chauves-souris ». Les nouvelles avancées technologiques lui permirent d'utiliser un « récepteur sonique », conçu et fabriqué par George Washington Pierce, professeur de physique à Harvard. Cet appareil capturait les sons à haute fréquence qui se trouvaient au-delà de la portée de l'audition humaine et réduisait leur hauteur à un niveau audible. Pour la première fois, il fut montré que les chauves-souris émettent de courts et forts clics ultrasoniques.

Avec un autre étudiant, Robert Galambos, qui était un expert en physiologie auditive, Griffin conçut une série d'expériences supplémentaires qui montrèrent que les chauves-souris évitaient les obstacles en entendant les échos de leurs cris ultrasoniques. D'autres expériences révélèrent que les chauves-souris étaient capables d'adapter la structure de leurs cris pour rechercher et capturer des proies et éviter les collisions. Griffin baptisa ce comportement d'orientation acoustique « écholocalisation ».

Le système d'écholocalisation des chauves-souris est très sophistiqué. En émettant de courtes impulsions sonores à haute fréquence par leur bouche ou leur nez, les chauves-souris peuvent utiliser les informations contenues dans les échos renvoyés par un objet solide pour construire une « image sonore » de leur environnement. Non seulement elles sont capables d'identifier la taille, la position et la vitesse des objets dans un espace tridimensionnel, mais elles sont également capables de différencier les formes et les textures de surface. Et, comme il n'existe pas de forme de cri unique qui soit optimale pour tous les usages, les chauves-souris ont développé un grand nombre de types de cris. Cette diversité de cris d'écholocalisation reflète probablement des adaptations à la grande variété de niches écologiques occupées par les

différentes espèces de chauves-souris. Par exemple, en Europe, la Noctule commune *Nyctalus noctula*, qui chasse principalement en altitude dans les parcs, les pâturages et les forêts en milieu dégagé, a tendance à produire des cris extrêmement puissants, à basse fréquence, d'une durée relativement longue, avec une faible largeur de bande et une faible récurrence. À l'inverse, le Murin de Bechstein *Myotis bechsteinii*, qui chasse souvent très près de la végétation forestière ou à l'intérieur de celle-ci en milieu très encombré, produit habituellement des cris relativement peu puissants, à très large bande, de courte durée et avec une récurrence élevée. Ainsi, les cris des différentes espèces de chauves-souris sont façonnés par les habitats dans lesquels elles chassent habituellement, et les différents types de cris qui en résultent peuvent souvent être utilisés pour identifier les espèces sur le terrain. Cependant, la forme des cris d'écholocalisation n'est pas fixe pour une espèce et montre un certain degré de plasticité en fonction de l'habitat dans lequel un individu se trouve. De plus, bien que l'habitat soit un facteur important déterminant la « forme » des cris d'écholocalisation des chauves-souris, ils peuvent également varier en fonction du sexe, de l'âge et de la taille du corps, de la localisation géographique et de la présence de congénères. Enfin, les espèces qui occupent des niches similaires peuvent utiliser des types de cris d'écholocalisation similaires, et il existe souvent un chevauchement important des cris entre les espèces. Une compréhension de ces différents niveaux de variation, à la fois au sein et entre les individus et les espèces, est essentielle à l'utilisation réussie des cris d'écholocalisation pour l'identification des espèces de chauves-souris.

Les cris sociaux produits par les chauves-souris sont souvent plus complexes sur le plan structurel que les cris d'écholocalisation utilisés pour l'orientation. Les cris sociaux sont utilisés pour communiquer avec d'autres chauves-souris (y compris d'autres espèces). Pour de nombreuses espèces, ils consistent en une grande variété de trilles et d'harmoniques, comparables à bien des égards au chant des oiseaux. Les cris sociaux peuvent avoir plusieurs fonctions. Certains sont utilisés pour défendre des nuages d'insectes contre d'autres chauves-souris ou pour maintenir des limites territoriales. D'autres servent à attirer un partenaire ou, dans le cas des cris de détresse, à déclencher une réaction de harcèlement. Les cris d'isolement émis par les jeunes chauves-souris, qui permettent à leur mère de les identifier, sont peut-être les plus étonnants. Par exemple, à Bracken Cave, au Texas, des millions de Molosse du Brésil *Tadarida brasiliensis* se regroupent dans une grande colonie de mise bas. Après que les mères ont donné naissance aux petits, les murs de la grotte se couvrent de jeunes chauves-souris serrées les unes contre les autres. Chacune de ces jeunes chauves-souris a un cri individuel qui diffère d'une certaine manière de celui de toutes les autres jeunes chauves-souris. Ces variations permettent à la mère de retour à la grotte de retrouver sa progéniture.

Depuis la découverte de Griffin, plusieurs techniques ont été développées pour nous permettre d'écouter les vocalisations ultrasoniques des chauves-souris. Ces techniques vont des détecteurs hétérodynes relativement bon marché, qui convertissent une gamme étroite de fréquences en un signal audible sur le terrain, à l'enregistrement « en temps réel de tout le spectre », qui est devenu possible grâce au développement de convertisseurs analogiques-numériques à grande vitesse intégrés ou connectés à des ordinateurs ou à des enregistreurs à carte mémoire. Ces appareils de haute technologie utilisent un taux d'échantillonnage suffisamment élevé pour permettre la capture numérique des ultrasons et le traitement et l'analyse ultérieurs des enregistrements. Depuis 2010 environ, les amateurs de chauves-souris et les chercheurs profitent des fonctionnalités des smartphones. Ces appareils peuvent être utilisés comme dispositifs d'enregistrement lorsqu'ils sont connectés à un détecteur de chauves-souris qui convertit les ultrasons dans la gamme audible, et avec le développement de petits microphones ultrasoniques USB peu coûteux, l'enregistrement des ultrasons en « temps réel » est maintenant possible. Les applications des smartphones peuvent même

intégrer des algorithmes de classification qui attribuent les cris aux espèces, ce qui permet une identification instantanée (avec des limites) des chauves-souris sur le terrain.

Donald Griffin a qualifié sa découverte de l'écholocalisation de « puits magique », duquel les scientifiques continuent d'extraire des connaissances. L'écholocalisation ouvre une fenêtre sur la vie des chauves-souris, nous donnant accès à un monde jusqu'alors inconnu. Elle est utilisée, par exemple, pour identifier les individus d'une espèce, localiser les gîtes, trouver les itinéraires de migration et les zones de chasse, étudier le comportement de chasse, établir la répartition des espèces et surveiller les variations annuelles des populations de chauves-souris. En outre, l'étude des cris sociaux des chauves-souris nous a permis d'étudier le vocabulaire de la communication des chauves-souris. Non seulement ces cris peuvent être utilisés pour identifier les espèces de chauves-souris et les individus, mais certains cris peuvent également être utilisés pour évaluer la territorialité des mâles et la sélection des partenaires par les femelles, ainsi que pour fournir une mesure du succès reproductif des mâles, tandis que d'autres peuvent nous donner un aperçu des interactions entre les femelles et leurs jeunes, de la concurrence alimentaire sur les sites de chasse et des niveaux de détresse. Cependant, bien que l'on ait déjà beaucoup appris sur les vocalisations des chauves-souris, il reste encore beaucoup à découvrir.

L'importance du son pour les chauves-souris ne doit pas être sous-estimée. Elles s'appuient sur le son pour localiser leur nourriture, se repérer dans l'obscurité, rechercher d'autres chauves-souris et communiquer avec elles. En utilisant des détecteurs d'ultrasons pour les écouter, nous pouvons étudier leur comportement sur le terrain sans déranger ni mettre en danger ces remarquables mammifères. Dans ce livre, nous fournissons un guide pour écouter, enregistrer et analyser l'écholocalisation et les cris sociaux des chauves-souris présentes en Europe afin d'identifier les espèces. Bien qu'il ne soit pas toujours possible de le faire de manière fiable, nous avons essayé de donner le plus d'informations possible sur la manière d'identifier les chauves-souris à partir de leurs cris, à l'aide des différents types de détecteurs.

2 Les bases du son : propriétés, acquisition, représentation et description

Jon Russ

2.1 Propriétés du son

Le son est une forme d'énergie qui se propage dans un milieu tel qu'un solide, un liquide ou un gaz. Il est produit lorsque le milieu est perturbé d'une manière ou d'une autre par une surface en mouvement, comme le cône d'un haut-parleur. Lorsque le cône avance, l'air situé immédiatement devant est comprimé, ce qui entraîne une légère augmentation de la pression de l'air. En se déplaçant ensuite vers l'arrière, en deçà de sa position de repos, le cône provoque une réduction de la pression de l'air (raréfaction). Le processus se poursuit de sorte qu'une onde de hautes et de basses pressions alternées rayonne à partir du cône du haut-parleur à la vitesse du son dans l'air (340 m/s) (Figure 2.1a). Ce processus peut également être considéré comme une onde se déplaçant dans l'air (Figure 2.1b).

La vitesse de déplacement des ondes dépend du milieu, et dans l'air elle dépend largement de la température de l'air, allant de 337 m/s à 10 °C à 350 m/s à 30 °C. La longueur d'onde (λ) est la longueur d'un cycle de l'onde (par exemple, d'un pic de basse pression suivant) et l'amplitude est la hauteur de l'onde, qui est liée à la quantité d'énergie que l'onde contient. Si la vitesse du son dans un milieu est rapide, la distance qu'une onde parcourt en s'éloignant du haut-parleur en une seconde est supérieure à celle couverte par une onde de même fréquence dans un milieu lent : ainsi, sa longueur d'onde est plus longue dans un milieu rapide que dans un milieu lent.

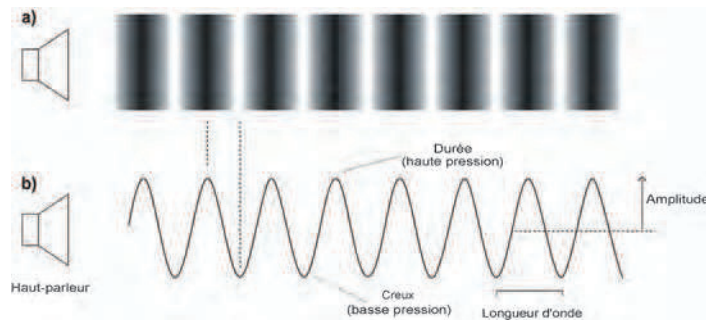


Figure 2.1 (a) Son se déplaçant dans l'air produit par la vibration d'un haut-parleur. Les bandes plus sombres représentent les zones de haute pression et les bandes claires les zones de basse pression. (b) Le même son représenté par une onde.

2.1.1 Amplitude

L'amplitude est la mesure de l'intensité, de la puissance, de la force ou du volume d'un signal. Elle est le plus souvent exprimée en niveau de pression acoustique (SPL), qui est mesuré en unités de décibels (dB). Le décibel est une unité logarithmique utilisée dans plusieurs disciplines scientifiques. En acoustique, il permet le plus souvent de comparer la pression acoustique, dans l'air, à la pression de référence de 20 micropascals (μPa) (Figure 2.2).

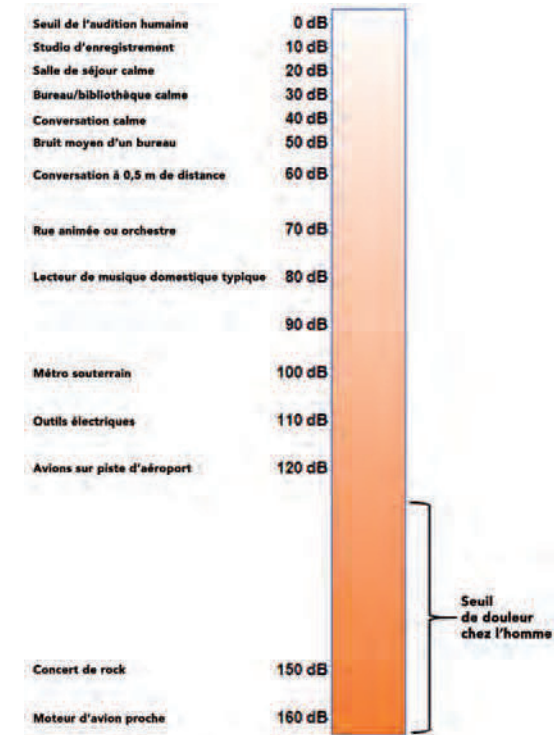


Figure 2.2 Diagramme de la gamme de décibels.

Une source, telle qu'une chauve-souris ou un haut-parleur, a une puissance, qui est une mesure de la quantité d'énergie produite par seconde (joules/seconde = watts). Nous pouvons mesurer le son lorsqu'il se propage dans l'air en tant qu'intensité (joules/seconde/m²). Si l'on additionne l'intensité sur une fenêtre temporelle (par exemple, sur un cri entier de chauve-souris), on obtient l'énergie totale (joules). L'intensité contient à la fois la vitesse des particules (vitesse des particules d'air due aux variations locales de pression) et la pression (newton/m² = pascal). La plupart des microphones ne mesurent que les variations de pression, qui sont ensuite converties en variations de tension.

L'amplitude de l'onde est liée à la quantité d'énergie contenue dans l'onde (Figure 2.3). En d'autres termes, l'énergie de l'onde est proportionnelle à l'amplitude (A) au carré (c'est-à-dire A^2). En ce qui concerne la voix humaine, c'est la différence entre une voix forte (forte amplitude) et une voix faible (faible amplitude). Pour produire une onde de plus grande amplitude, le cône du haut-parleur doit s'éloigner davantage du point de repos dans les deux directions (ce qui nécessite donc plus d'énergie pour déplacer le cône).

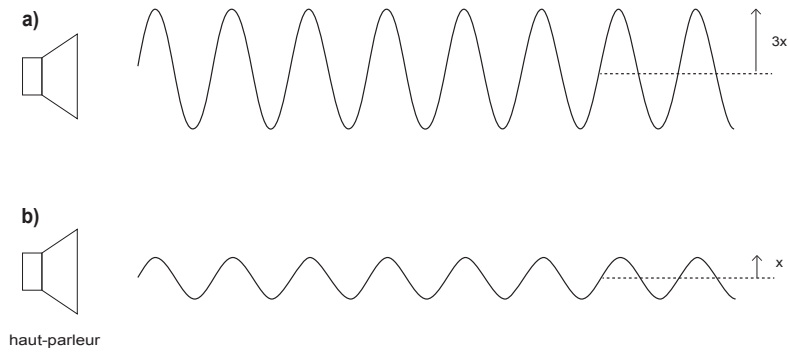


Figure 2.3 En supposant que la durée des ondes soit la même dans les deux cas, l'onde (a) a une amplitude 3 fois supérieure à celle de (b) et contient 9 fois plus d'énergie.

2.1.2 Fréquence

Si, au lieu de modifier la distance parcourue par le cône, nous augmentons la vitesse à laquelle il se déplace d'avant en arrière, diminuant ainsi la longueur d'onde, la fréquence de l'onde augmentera ; en d'autres termes, le nombre d'ondes (ou de zones de haute et de basse pression) produites par unité de temps augmentera (Figure 2.4).

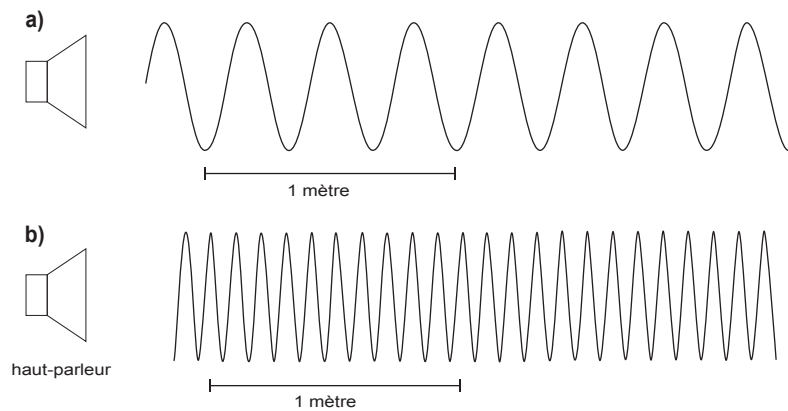


Figure 2.4 Deux ondes de fréquences différentes. La longueur d'onde de (a) est de 0,33 m (1/3 m) et la longueur d'onde de (b) est de 0,01 m (1/10 m). Par conséquent, (a) a une fréquence de 1 030 Hz (340/0,33) et (b) a une fréquence de 3 400 Hz (340/0,1).

Deux ondes de mêmes durée et amplitude mais de fréquences différentes contiendront la même quantité de pression (Figure 2.5). Cependant, étant donné que la pression est rétablie plus fréquemment par unité de temps pour les hautes fréquences que pour les basses fréquences, les particules atteignent localement des vitesses plus élevées et un travail plus important est effectué sur le milieu. Par conséquent, les pertes, par exemple de chaleur, ont tendance à être plus élevées aux hautes fréquences qu'aux basses fréquences.

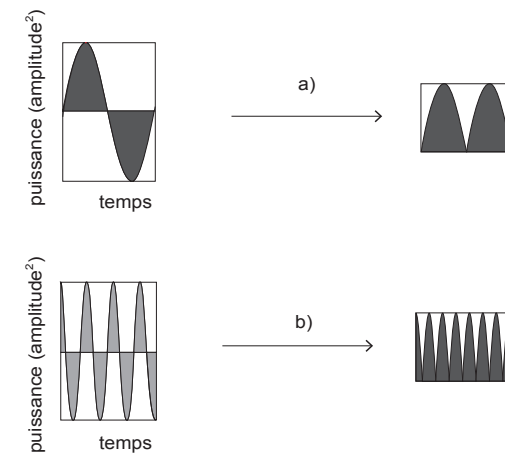


Figure 2.5 Les zones grisées de chaque onde représentent la pression contenue dans chaque onde : (a) contient la même quantité de pression que (b).

2.1.3 Atténuation

En réalité, au fur et à mesure que l'on s'éloigne du haut-parleur, l'amplitude d'une onde diminue car l'énergie se dissipe (Figure 2.6) – un processus appelé atténuation. L'augmentation de l'amplitude d'un son signifie que le son (les différences de pression) peut être détecté à de plus grandes distances. C'est la différence entre une voix basse et une voix forte. C'est pourquoi nous devons augmenter le volume de notre voix pour permettre à quelqu'un de nous entendre à l'autre bout d'une grande pièce. Les deux principaux mécanismes à l'origine de la perte d'énergie sonore sont la propagation sphérique et l'absorption.

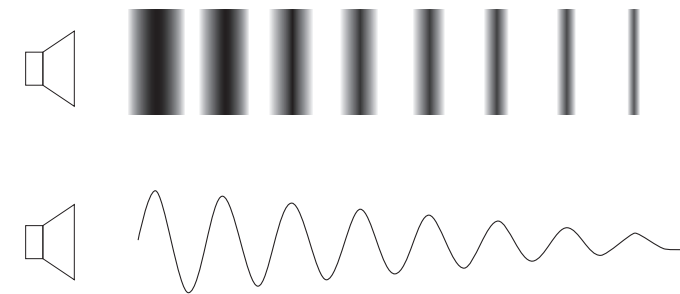


Figure 2.6 Atténuation. Plus la distance au haut-parleur est grande, plus l'amplitude (et donc l'énergie) de l'onde est faible.

La baisse d'intensité du son à mesure que celui-ci se propage à partir de sa source est due à la propagation sphérique. Si l'on imagine que le son se propage à partir d'une source sous la forme d'une sphère qui s'élargit au fur et à mesure qu'elle s'éloigne de cette source sonore, on peut voir qu'à mesure que la sphère s'élargit, sa surface doit augmenter. Par conséquent, le nombre de molécules sur lesquelles la quantité fixe de puissance doit se propager augmente. Cela signifie que la quantité d'énergie transférée à une seule molécule diminue à mesure que la sphère s'étend. La quantité de puissance par unité de surface diminue avec le carré de la distance de la source sonore. L'atténuation est généralement proportionnelle au carré de la fréquence du son. Les pertes sont également dues à l'absorption. Le son comprime et décompresse les molécules d'air dans des cycles répétitifs. L'air, comme tout autre milieu, est visqueux, ce qui signifie que si vous essayez de le comprimer, ses molécules se déplaceront plus rapidement, et sa

température augmentera (conformément à la loi des gaz idéaux). Le problème est que certaines des molécules rapides peuvent s'échapper vers des régions plus froides et ne contribuent alors plus à la décompression consécutive. Plus important encore, les molécules d'air ne rebondissent pas avec la même force que celle avec laquelle elles ont été comprimées (pertes par cisaillement/viscosité). Les deux types de « fuite de pression » entraînent des pertes linéairement croissantes (en dB) avec le carré de la fréquence sonore, et sont additionnés. En plus de cet effet principal, les molécules d'oxygène et d'azote de l'air peuvent également être mises en vibration de courte durée en raison de la fréquence sonore utilisée (processus de relaxation). Ces vibrations entraînent des modifications des « pertes linéaires » décrites ci-dessus. Dans la gamme de 20 à 100 kHz, ce sont principalement les molécules d'oxygène qui modifient légèrement la relation avec l'atténuation. La vapeur d'eau a un effet important sur la façon dont les molécules d'oxygène vibrent, ce qui augmente l'atténuation du son. L'atténuation est fortement réduite lorsque le taux d'humidité tombe en dessous de 15 %, ce qui peut arriver dans les climats désertiques plusieurs jours par an.

2.1.4 L'effet Doppler

Supposons que vous soyez face à un haut-parleur produisant une onde sonore de 10 hertz (c'est-à-dire 10 ondes par seconde). Les « pics » de l'onde vous atteindront à un rythme de 10 par seconde. Imaginez maintenant que vous vous déplacez à grande vitesse vers le haut-parleur. La vitesse à laquelle les ondes vous atteignent augmente. Bien que le haut-parleur produise toujours des ondes de 10 Hz, elles vous parviendront plus nombreuses par seconde, de sorte que, de votre point de vue, la fréquence semblera plus élevée. L'inverse est vrai si vous commencez à vous éloigner du haut-parleur. Les ondes vous parviendront à un rythme plus lent, de sorte que la fréquence semblera être plus faible. Cela ressemble à l'effet produit par la sirène d'une ambulance qui passe devant vous, alors que c'est l'ambulance qui se déplace tandis que vous êtes immobile. Lorsqu'elle se rapproche de vous, la fréquence que vous entendez est plus élevée car les ondes semblent « écrasées ». Lorsqu'elle est au même niveau que vous, vous entendez la véritable fréquence produite par la sirène. Puis, au fur et à mesure qu'elle s'éloigne, les ondes semblent plus espacées et la fréquence perçue diminue. Pour les chauves-souris, une Pipistrelle commune utilisant un signal pur de 46 kHz et volant à une vitesse moyenne de 3,9 m/s entraînerait un effet Doppler de 0,54 kHz (volant vers un observateur 46,54 kHz, s'éloignant d'un observateur 45,46 kHz), tandis qu'une Noctule de Leisler utilisant une fréquence pure de 24 kHz et volant à 7,9 m/s entraînerait un effet Doppler de 0,56 kHz (volant vers un observateur 24,56 kHz, s'éloignant d'un observateur 23,34 kHz). L'effet dépend de la vitesse de la chauve-souris et de la fréquence qu'elle émet, et peut être calculé par les équations suivantes :

$$fd = [(c + v)/c]f \text{ pour une chauve-souris volant vers un observateur}$$

$$fd = [(c - v)/c]f \text{ pour une chauve-souris s'éloignant d'un observateur}$$

où fd est le changement de fréquence Doppler (Hz), c la vitesse du son dans l'air (m/s), v la vitesse de la chauve-souris (m/s) et f la fréquence d'écholocation (Hz). Des exemples de cette variation pour les Pipistrelles communes et les Noctules de Leisler sont présentés dans la figure 2.7.

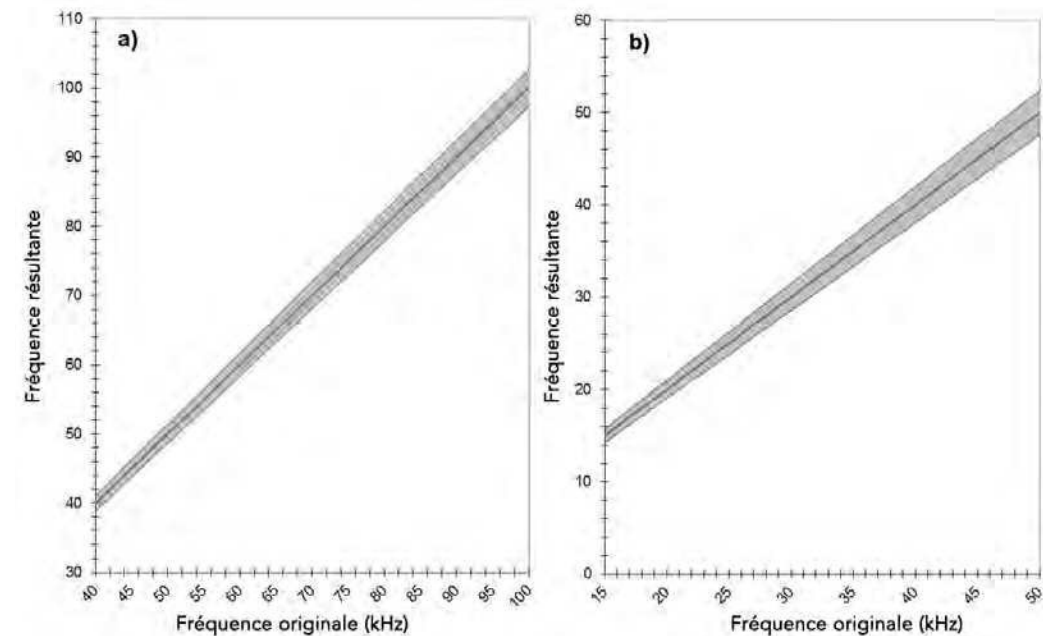


Figure 2.7 Variation de la fréquence enregistrée par rapport à la fréquence émise (originale) pour (a) une Pipistrelle commune et (b) une Noctule de Leisler volant à une vitesse moyenne de 4,4 m/s et 5,8 m/s respectivement. La ligne centrale représente une chauve-souris immobile, la ligne supérieure représente une chauve-souris volant vers un observateur à sa vitesse moyenne, et la ligne inférieure représente une chauve-souris s'éloignant de l'observateur à sa vitesse moyenne.

2.2 Acquisition du signal

Pour analyser n'importe quel type de son, le signal doit être converti d'un signal analogique (un signal continu variant dans le temps) en un signal numérique (qui représente le son sous la forme de valeurs d'amplitude discrètes à des moments régulièrement espacés dans le temps). Ce signal numérique peut ensuite être manipulé et analysé à l'aide d'un programme informatique. Toutefois, il existe deux paramètres importants lors de la numérisation du son qui peuvent affecter le signal « enregistré » pour cette conversion. Il s'agit de la fréquence d'échantillonnage et de la taille d'échantillonnage.

2.2.1 Taux d'échantillonnage

Le taux d'échantillonnage est le nombre de fois qu'un signal est « échantillonné » (ou qu'une donnée est enregistrée) sur une période. La figure 2.8 illustre les données échantillonnées à partir d'une onde. Le taux d'échantillonnage doit être suffisamment élevé pour qu'une image précise du son d'origine soit enregistrée. Les figures suivantes illustrent comment un taux d'échantillonnage inadéquat affecte la représentation du signal original. La figure 2.9 montre le même signal échantillonné à un taux inférieur à celui de la figure 2.8, mais toujours suffisamment élevé pour donner une représentation précise de l'original. Si nous regardons maintenant la figure 2.10 (qui contient une superposition du son original), nous pouvons voir que si le taux d'échantillonnage est trop faible, l'onde réelle est mal échantillonnée car les points pourraient correspondre à une onde différente avec une autre longueur d'onde, et donc à une autre fréquence.

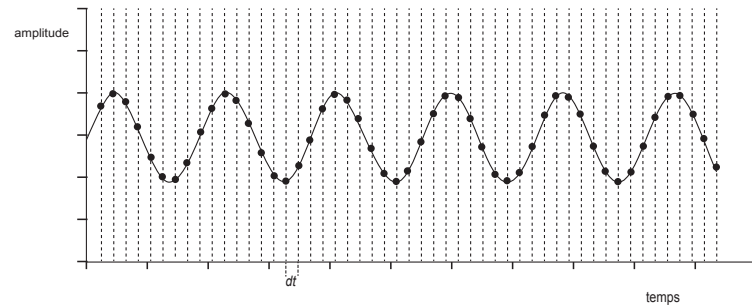


Figure 2.8 Échantillonnage pour créer une représentation numérique d'un signal en son pur. Chaque point représente un seul échantillon pris à des intervalles de temps régulièrement espacés, dt (lignes verticales).

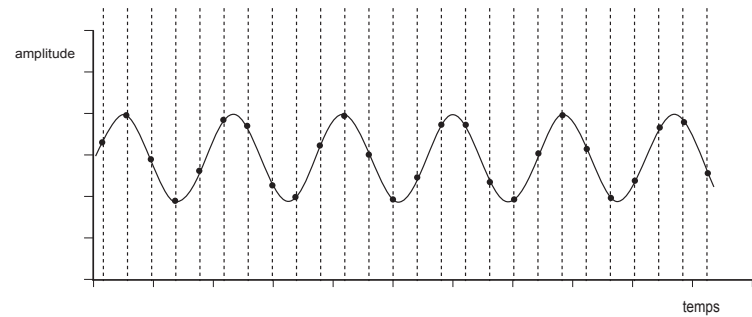


Figure 2.9 Le même signal original que dans la figure 2.8, mais avec un taux d'échantillonnage plus faible. Les données fournissent toujours une représentation précise du signal original.

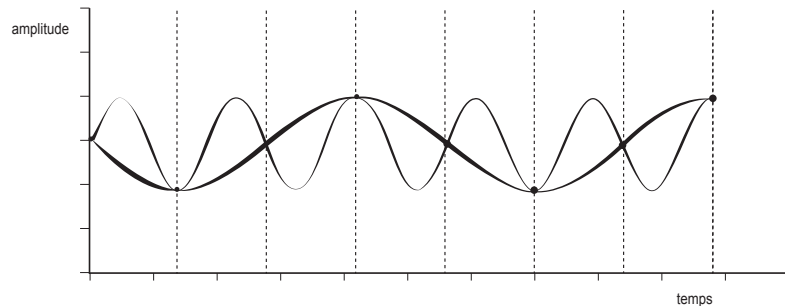


Figure 2.10 Le même signal original que celui de la figure 2.8, mais avec une réduction supplémentaire du taux d'échantillonnage, montrant la « surmodulation » résultant d'un taux d'échantillonnage inadéquat. La ligne fine représente le signal original et la ligne épaisse représente le signal « perçu » en raison de la surmodulation.

Cette erreur d'échantillonnage est connue sous le nom de surmodulation. Pour éviter ce problème, nous utilisons la règle simple selon laquelle le taux d'échantillonnage doit être plus de deux fois supérieur à la fréquence la plus élevée du signal original. Ainsi, lors de l'enregistrement des Petits rhinolophes, dont la fréquence maximale est d'environ 110 kHz, l'expansion de temps du détecteur de chauves-souris divise cette fréquence par un facteur de 10 (selon le type de détecteur), ce qui donne un signal dont la fréquence maximale est de 11 kHz (11 000 Hz). Pour obtenir un signal précis, il faut utiliser un taux d'échantillonnage deux fois plus élevé, c'est-à-dire 22 000 Hz. En fait, de nombreuses cartes son dans les ordinateurs sont fixées à des fréquences d'échantillonnage spécifiques (c'est-à-dire 11 025 Hz, 22 050 Hz

et 44 100 Hz). Dans ce cas, nous utiliserons le taux d'échantillonnage de 22 050 Hz, voire de 44 100 Hz, pour plus de sécurité. La plupart des cartes son ont des filtres antialiasing intégrés (c'est-à-dire des filtres qui coupent à la moitié de la fréquence d'échantillonnage). La qualité de ces filtres varie, mais ils sont généralement assez bons pour éviter les effets graves de la surmodulation.

2.2.2 Fréquence d'échantillonnage

La fréquence d'échantillonnage est le nombre réel de points d'amplitude auxquels le signal original peut être ajusté, et elle dépend également du type de carte son. Nous mesurons généralement cette taille en « bits ». Si une carte son est de 8 bits, elle peut mesurer 28 ou 256 points d'amplitude discrets, tandis qu'une carte de 16 bits peut mesurer 216 ou 65 536 points. Cependant, plus la fréquence d'échantillonnage est élevée, plus la mémoire nécessaire pour enregistrer le signal est importante. La figure 2.11 illustre une erreur causée par une fréquence d'échantillonnage faible. Seuls quatre niveaux d'amplitude discrets peuvent être mesurés. L'amplitude de l'onde originale doit donc être « forcée » dans l'un de ces niveaux.

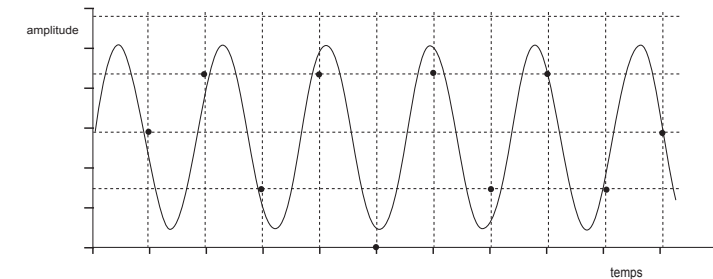


Figure 2.11 Erreur de numérisation produite par une fréquence d'échantillonnage trop faible. Une taille d'échantillonnage de 2 bits ne représente que quatre niveaux d'amplitude discrets auxquels le signal original doit être ajusté.

2.3 Représentation et description du son

2.3.1 Conversion des données numériques en un sonagramme

Tout signal acoustique peut être représenté sous l'une des deux formes suivantes : un graphique dans le domaine des fréquences, qui montre la part d'un signal située dans chaque bande de fréquence donnée sur une plage de fréquences, et un graphique dans le domaine temporel, qui montre comment un signal évolue dans le temps. Dans la figure 2.12a, un son pur de 20 kHz est représenté dans le domaine fréquentiel, et dans la figure 2.12b, le même signal est représenté dans le domaine temporel.

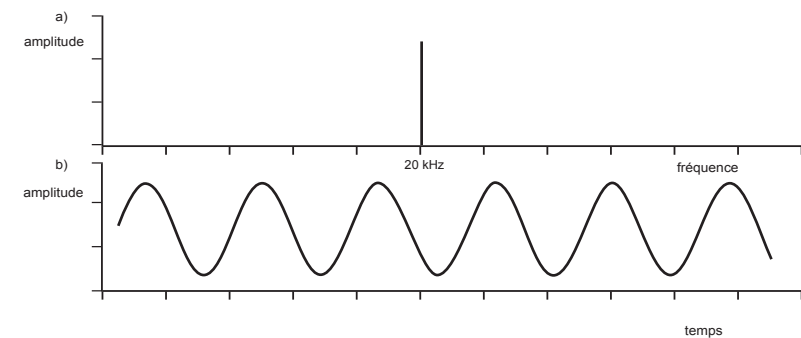


Figure 2.12 Le même signal en (a) représentation de fréquence et (b) représentation d'amplitude.

Pour combiner ces diagrammes et représenter les signaux acoustiques sous la forme d'une représentation de la fréquence, du temps et de l'amplitude (ou sonagramme, également appelé spectrogramme), nous utilisons une méthode mathématique appelée transformée de Fourier rapide (FFT en anglais) pour calculer la représentation du domaine fréquentiel à partir de celle du domaine temporel. En termes simples, il s'agit d'une formule mathématique qui convertit les données en données de fréquence. Si nous regardons à nouveau les points d'échantillonnage de la figure 2.8, qui sont basés sur des mesures de temps et d'amplitude, ce sont les points de données réels utilisés pour calculer les valeurs de fréquence. Si nous avons un son pur d'une seule fréquence comme celui-ci, nous pouvons simplement utiliser une seule analyse FFT pour calculer la fréquence de l'onde. Cependant, comme le contenu en fréquence des sons de chauve-souris varie dans le temps, nous devons calculer plusieurs FFT pour voir cette variation.

2.3.1.1 Analyse de Fourier à court terme : « fenêtres »

Tous les sons de chauves-souris comprennent plus d'une fréquence, nous utilisons donc une transformée de Fourier à court terme (STFT). Il s'agit en fait d'une série de « fenêtres » sur la forme d'onde dans lesquelles les données de fréquence (et d'amplitude) sont calculées. En assemblant ces fenêtres, on obtient une représentation complète du signal. La figure 2.13 montre l'une de ces fenêtres. La longueur de la fenêtre contient un certain nombre de points de données (ou échantillons), qui est généralement une puissance de 2 ($2^2 = 4$, $2^6 = 64$, $2^8 = 128$, $2^{10} = 256$, $2^{12} = 1024$, $2^{14} = 2048$, $2^{16} = 4096$, etc.).

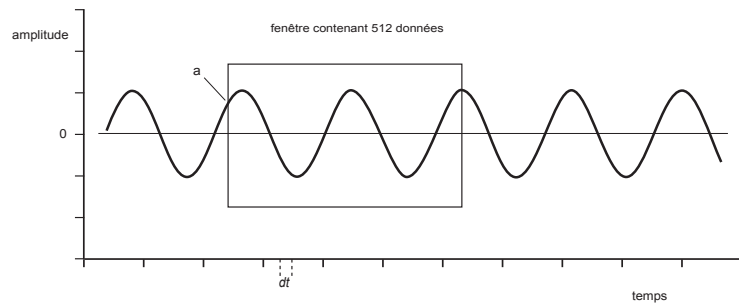


Figure 2.13 Exemple de « fenêtre » contenant un certain nombre de points de données. L'assemblage de ces fenêtres permet d'obtenir une représentation complète du signal.

2.3.1.2 Fonctions des fenêtres

Pour calculer une FFT précise pour chaque fenêtre, l'amplitude du premier et du dernier point de données doit être égale à zéro. Si ce n'est pas le cas, comme indiqué par (a) dans la Figure 2.13, le résultat est une série de fréquences de lobes secondaires montrées comme un élargissement de la fréquence originale (Figure 2.14). Ces fréquences résultent de la troncature de la forme d'onde, ce qui donne des « sauts » de pression instantanée. Ces sauts impliquent des changements extrêmement rapides de la pression, ce qui entraîne des fréquences élevées, qui ne sont présentes que pendant un temps unique et infiniment court.

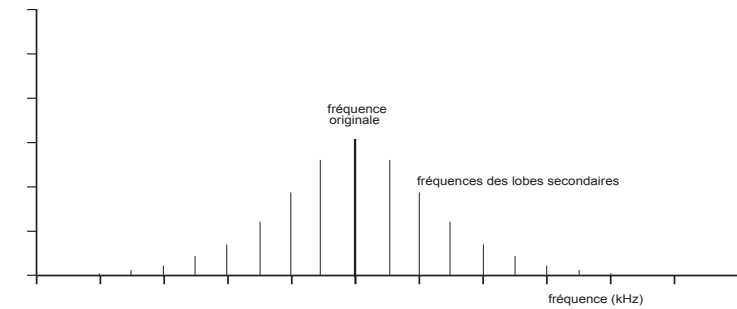


Figure 2.14 Fréquences des « lobes secondaires ».

Pour résoudre ce problème, nous utilisons une fonction de fenêtre. Il s'agit d'une forme d'onde qui est multipliée par la forme d'onde originale dans chaque fenêtre FFT. Comme vous pouvez le voir sur la figure 2.15, l'onde résultante (dans la fenêtre de Fourier) se réduit à zéro à chaque extrémité de la fenêtre, ce qui réduit considérablement les lobes secondaires (Figure 2.16). Il existe de nombreuses fonctions de fenêtres différentes (par exemple, Hanning, Hamming, Blackman, Bartlett), qui donnent toutes des résultats légèrement différents. Le point important est qu'elles produisent toutes une forme d'onde de fenêtre résultante qui va en diminuant jusqu'à zéro. L'exception est la fonction de fenêtre rectangulaire, qui donne en fait le même résultat que si elle n'existait pas du tout.

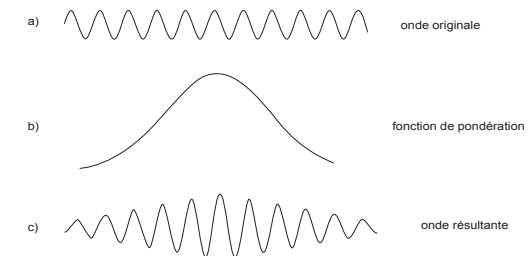


Figure 2.15 Résultat de la multiplication de l'onde originale à l'intérieur d'une « fenêtre » par une « fonction fenêtre ». L'onde résultante se réduit à zéro à chaque extrémité de la fenêtre.

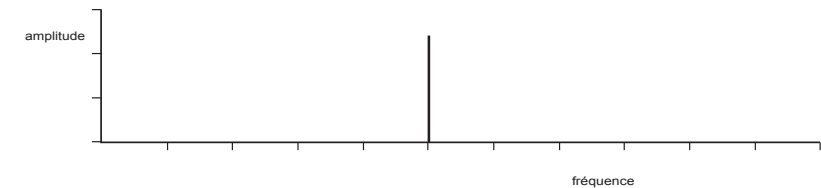


Figure 2.16 Onde sans présence de lobes secondaires.

Une fenêtre donne donc une représentation de l'onde en termes de temps et de fréquence, qui est reportée sur l'axe comme dans la section de la figure 2.17a. Notez le dégradé de couleurs, qui représente l'amplitude de l'onde. Lorsque toutes les fenêtres FFT séparées sont placées ensemble, elles nous donnent une représentation du son général en termes de fréquence, de temps et, dans une certaine mesure, d'amplitude (Figure 2.17b). Pour « lisser » le sonagramme, nous utilisons généralement une sorte de chevauchement entre ces sections distinctes, ou fenêtres, ce qui produit un diagramme plus « raffiné » (figure 2.17c).

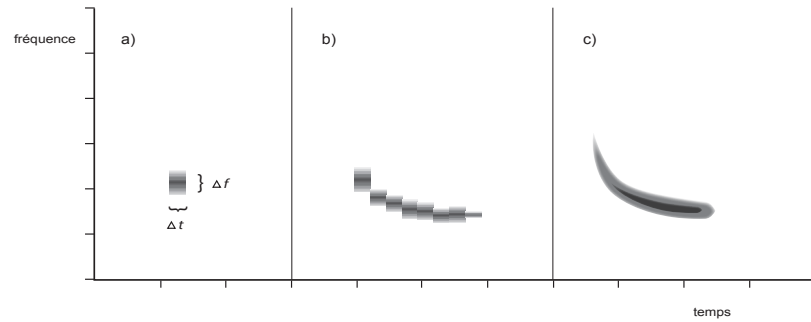


Figure 2.17 Addition de fenêtres FFT produisant un sonagramme, où (a) montre la représentation temporelle et fréquentielle d'une seule fenêtre, (b) montre la représentation temporelle et fréquentielle de plusieurs fenêtres ensemble et (c) montre les résultats du « lissage » du sonagramme par chevauchement des fenêtres.

2.3.1.3 Le compromis entre résolution temporelle et résolution fréquentielle

Idéalement, nous aimerions avoir à la fois une très bonne résolution temporelle et une très bonne résolution fréquentielle, mais ces deux éléments sont liés. Pour comprendre cela, il est utile de considérer le sonagramme de deux façons.

La première consiste à considérer l'image comme une série de « tranches » de fréquence. Cela revient à diviser le cri en une série de courts intervalles de temps successifs ou « trames ». Chaque trame communique des informations sur le spectre du signal à un moment donné. Pour afficher l'ensemble du spectre, toutes ces tranches ou trames sont représentées côte à côte, la fréquence étant disposée verticalement et l'amplitude étant représentée par des dégradés ou des couleurs différentes (Figure 2.18). La précision des données de fréquence dans ce cadre est liée au nombre de points d'échantillonnage (points d'amplitude) dans la fenêtre d'échantillonnage (par exemple, 1024, 2048, etc.). Ce modèle est connu sous le nom de « modèle de tranche spectrale ».

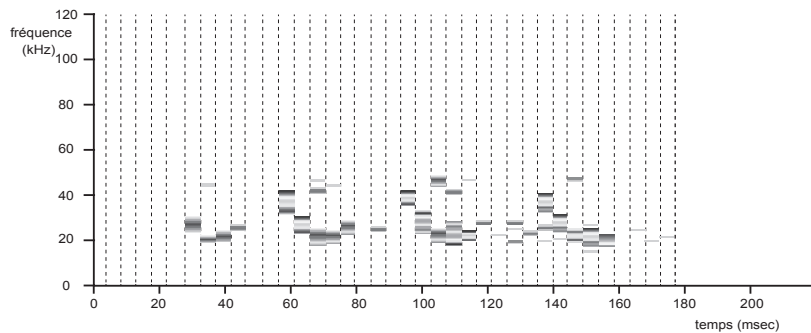


Figure 2.18 Modèle d'analyse par tranche spectrale.

Une autre solution consiste à considérer le spectre comme une banque de « filtres passe-bande » superposés qui filtrent toutes les fréquences à l'exception d'une petite plage (Figure 2.19).

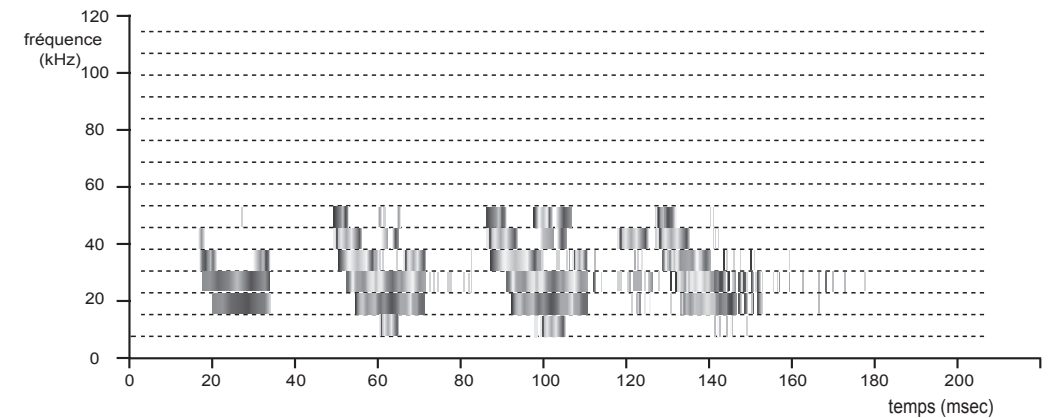


Figure 2.19 Modèle d'analyse du filtre passe-bande.

Si l'on rapproche ces deux points de vue, il apparaît que la longueur de la fenêtre et la largeur de bande du filtre sont inversement proportionnelles l'une à l'autre. Par conséquent, notre sonagramme idéal, avec une résolution fine à la fois en temps et en fréquence, est malheureusement impossible à atteindre. Bien qu'une longueur de fenêtre courte (par exemple, 128 points) permette d'obtenir un sonagramme avec une résolution temporelle plus fine, elle entraîne également des filtres à large bande et donc une mauvaise résolution fréquentielle.

2.3.2 Oscillogrammes, spectres de puissance et sonagrammes

Pour analyser les cris des chauves-souris, nous utilisons généralement trois représentations graphiques principales d'une onde sonore : un oscillogramme, qui affiche la pression acoustique (amplitude) en fonction du temps (Figure 2.20a), un spectre de puissance, qui affiche la pression acoustique (amplitude) en fonction de la fréquence (Figure 2.20b), et un sonagramme (également appelé spectrogramme), qui affiche la fréquence en fonction du temps, la pression acoustique (amplitude) étant représentée par l'intensité de la couleur (Figure 2.20c).

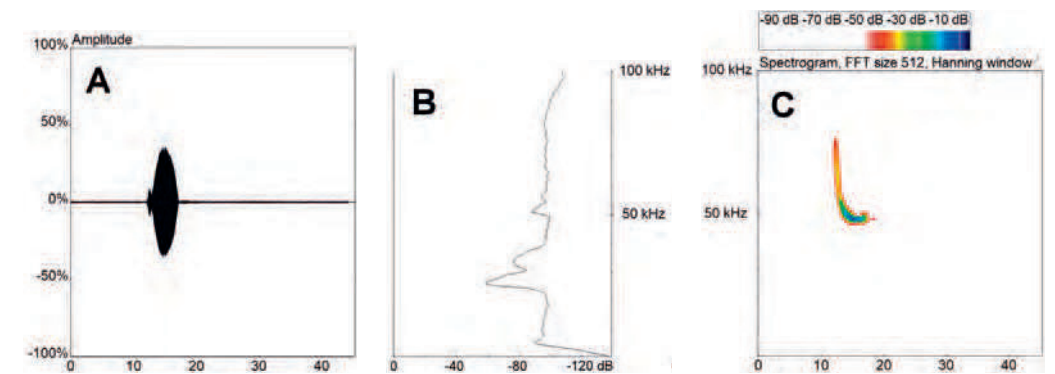


Figure 2.20 Cri d'écholocation unique représenté par (A) un oscillogramme, (B) un spectre de puissance et (C) un sonagramme.

2.3.3 Forme du cri

Comme nous l'avons vu dans la section 2.1, les ondes sonores peuvent varier en amplitude et en fréquence ; elles peuvent également varier en durée. Il est utile de considérer ces trois types de variation séparément, à la fois sous forme d'oscillogrammes et de sonagrammes. Par exemple, des impulsions sonores discrètes peuvent être de très grande ou de faible amplitude, ou leur amplitude peut varier dans le temps (Figure 2.21). De même, elles peuvent varier en durée (Figure 2.22) ou en fréquence (Figure 2.23).

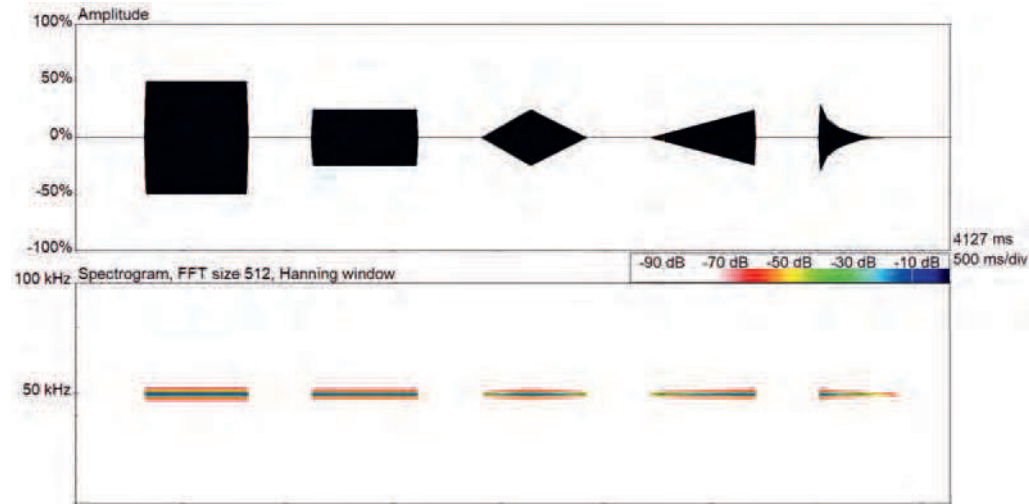


Figure 2.21 Signal de durée et de fréquence similaires mais d'amplitude variable, représenté sous la forme d'un oscillogramme (en haut) et d'un sonagramme (en bas) dans lequel les changements d'amplitude sont codés en couleur.

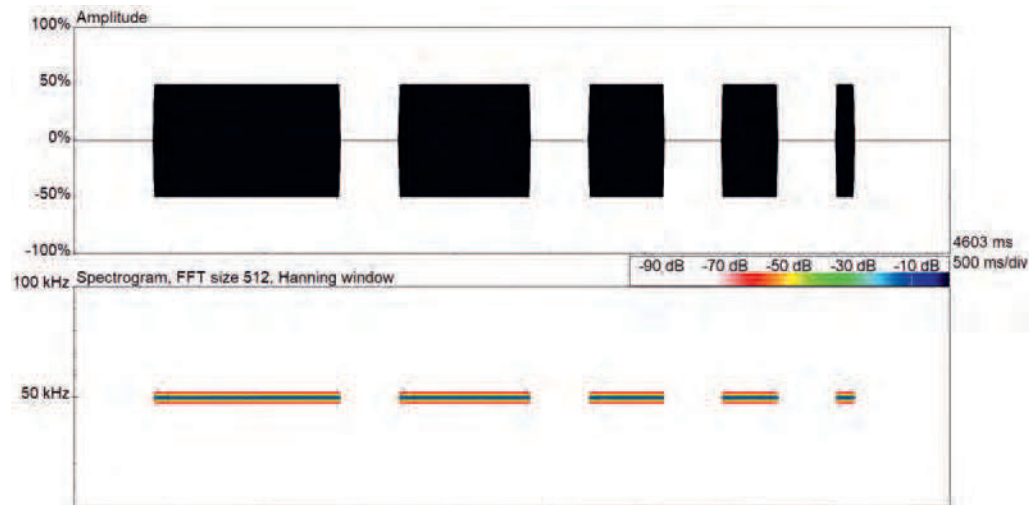


Figure 2.22 Signal d'amplitude et de fréquence similaires mais de durée variable.

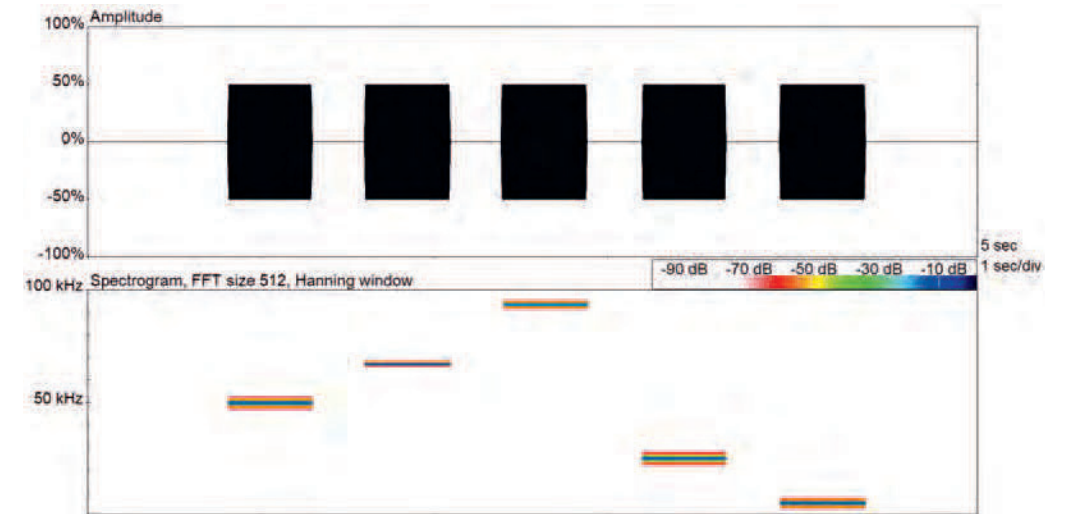


Figure 2.23 Signal de durée et d'amplitude similaires mais variant en fréquence.

Cependant, les chauves-souris combinent cette variation dans leurs cris d'écholocation pour créer différentes « formes de cris » (Figure 2.24).

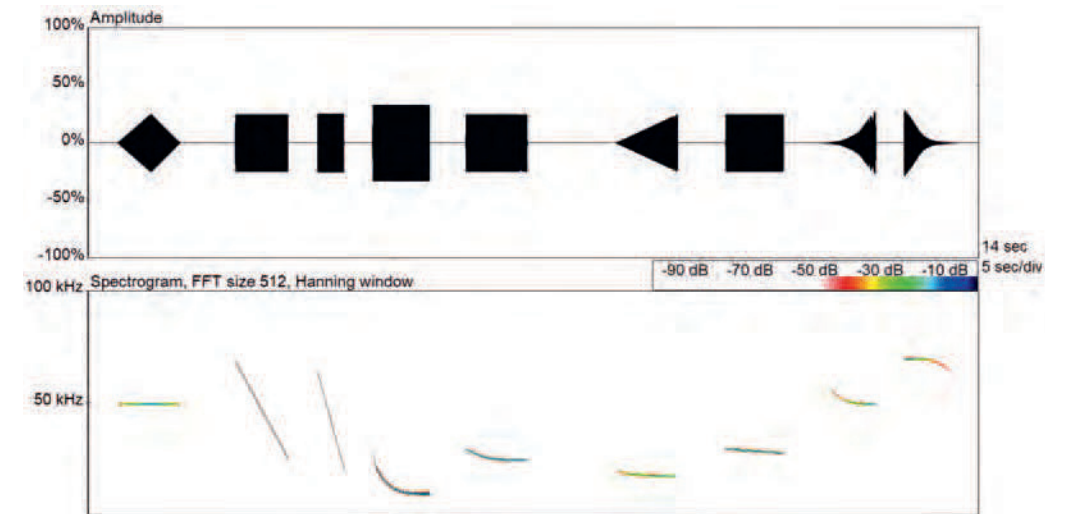


Figure 2.24 Exemple d'impulsions sonores discrètes, dont l'amplitude, la fréquence et la durée varient, affichées sous forme d'oscillogramme (en haut) et de sonagramme (en bas).

Ces formes de cris peuvent être décrites en fonction du degré de modulation de fréquence (FM), de fréquence constante (FC) et de composantes de fréquence quasi-constante (QFC) qu'elles contiennent (Figure 2.25). La fréquence quasi-constante est définie comme une largeur de bande inférieure à 5 kHz.

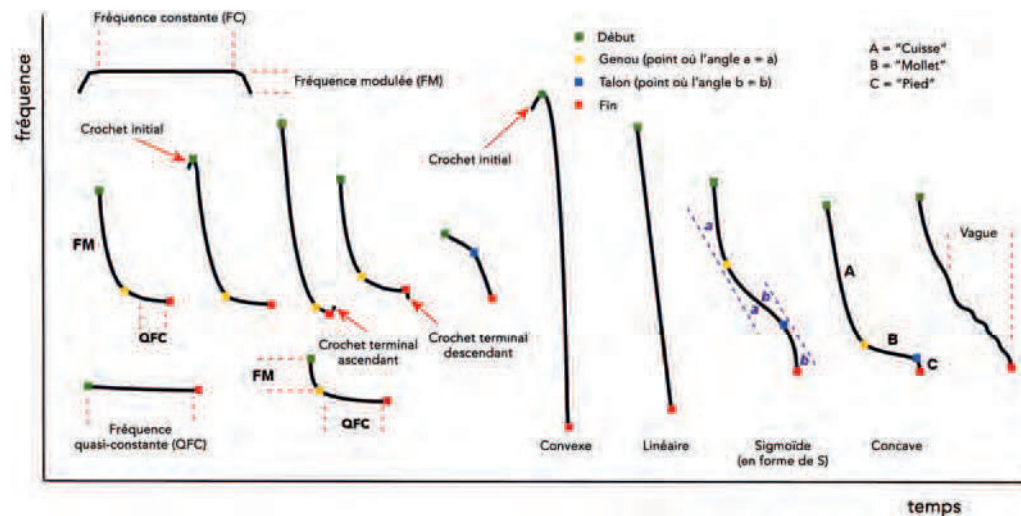


Figure 2.25 Vue stylisée des caractéristiques de l'écholocation qui constituent la « forme du cri ».

3 Écholocation

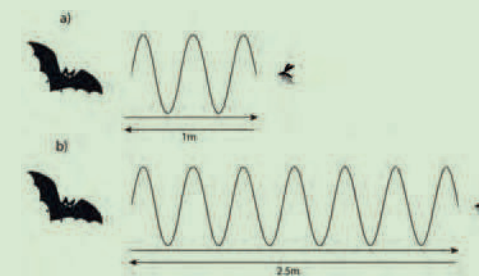
Arjan Boonman et Jon Russ

3.1 L'évolution de l'écholocation chez les chauves-souris

L'écholocation a été identifiée chez les chauves-souris, les baleines à dents, 24 espèces de martinets, le guacharo (oiseau des cavernes), les tenrecs, les rats, le loir pygmée de Chine et peut-être les musaraignes (Thomas et Jalili 2004, Brinkløv *et al.* 2013, Panyutina *et al.* 2017). Trois espèces de chauves-souris frugivores possèdent une capacité d'écholocation grossière (Boonman *et al.* 2014). L'écholocation grossière étant relativement simple à apprendre, même par les humains (Thaler *et al.* 2017), on suppose que cette forme d'écholocation a évolué et a été perdue de nombreuses fois chez de nombreuses espèces de chauves-souris frugivores, et peut-être chez d'autres mammifères.

Portée

Les chauves-souris écholocalisent en produisant et en projetant des sons ultrasoniques à partir de leur bouche ou de leur nez, puis en détectant les échos qui reviennent de tout objet solide à leur portée. Les chauves-souris produisent ces cris en succession rapide afin de recevoir une image régulièrement mise à jour de leur environnement. En d'autres termes, un seul cri fournit à la chauve-souris un instantané unique de son environnement, tandis qu'une série de cris fournit une série d'instantanés, de la même manière qu'une lumière stroboscopique nous fournit une série d'images décalées. Lorsque la fréquence du stroboscope (ou fréquence d'impulsion) augmente, les images séparées commencent à être perçues comme une image continue. Comme le son se déplace à une vitesse constante dans l'air, les chauves-souris peuvent mesurer la distance à laquelle se trouve un objet en déterminant la différence entre le moment où le cri a été émis et le moment où l'écho revient. Si un objet est éloigné, les ondes sonores mettront plus de temps à revenir vers la chauve-souris que pour un objet plus proche. Par exemple, dans la Figure, (a) mettra $2 \text{ m}/340 \text{ m/s} = 0.0058$ seconde, alors que (b) mettra $5 \text{ m}/340 \text{ m/s} = 0.0148$ seconde.



L'écholocation des oiseaux cavernicoles est beaucoup plus marquante et intentionnelle que les claquements d'ailes rudimentaires des chauves-souris frugivores ou que les claquements de dents des mammifères terrestres, ce qui rend plus probable sa présence plus constante au cours de l'évolution des oiseaux cavernicoles. Bien qu'il ait été démontré que les martinets écholocalisateurs sont capables d'éviter des tiges d'un diamètre de 6,3 mm (Griffin et Thompson 1982), leurs capacités exactes restent inconnues. Cependant, le principal handicap des oiseaux est qu'ils sont incapables d'entendre les ultrasons, ce qui n'a pu être obtenu que par une refonte évolutive radicale de leur système auditif (Necker 2000, Manley 2012). Par conséquent, les oiseaux sont toujours limités à l'utilisation de l'écholocation auditive au lieu de l'écholocation ultrasonique. Cette dernière est limitée par la mauvaise ou l'absence de focalisation du faisceau sonore, la mauvaise réflectivité sur les petits objets et la mauvaise information sur la structure des cibles, et l'écholocation aviaire peut donc également être classée comme « grossière ».

Les informations visuelles sont beaucoup plus denses que les informations acoustiques, et les engoulevants, les hiboux et les écureuils volants se débrouillent très bien sans utiliser l'écholocation. On peut donc se demander pourquoi les chauves-souris ont développé un sonar, d'autant plus que de nombreuses espèces de chauves-souris vivent dans les arbres ou dans les entrées de grottes et non dans les grottes profondes.

Des mesures et des simulations de l'acuité visuelle et de l'écholocation ont montré que l'écholocation peut fournir des capacités de détection et de suivi des insectes supérieures à celles offertes par la vision (Fenton *et al.* 1998, Altringham et Fenton 2003, Boonman *et al.* 2013). Les engoulevants et les gueules de grenouilles sont des oiseaux insectivores nocturnes, mais des études ont révélé que leur chasse est limitée aux nuits crépusculaires ou au clair de lune et à un régime alimentaire composé principalement d'insectes de taille moyenne à grande (Jetz *et al.* 2003, Taylor et Jackson 2003), des restrictions qui ne s'appliquent pas aux chauves-souris. L'accès sans restriction aux insectes nocturnes volants a ouvert une niche aux chauves-souris de l'équateur vers le nord jusqu'au cercle arctique, et vers le sud jusqu'à 55°S dans une grande variété d'habitats et d'altitudes. La biomasse des insectes nocturnes volants est considérable (Jackson et Fisher 1986, Gray 1993, King et Wrubleski 1998, Lynch *et al.* 2002). Les plus anciens fossiles connus de chauves-souris écholocalisatrices révèlent également que toutes étaient des mangeuses d'insectes (Simmons et Geisler 1998). Une gamme d'autres régimes alimentaires, y compris les fruits, ne sont apparus que plus tard chez les chauves-souris qui possédaient déjà un système avancé d'écholocation des insectes.

Aucun de ces faits n'exclut la possibilité que les grottes sombres aient joué un rôle dans l'évolution de l'écholocation. Les 25 espèces d'oiseaux (sur les 10 000 que compte la planète) qui pratiquent l'écholocation vivent toutes dans des grottes. L'écholocation chez les oiseaux n'est cependant présente que dans deux genres, dont les autres membres sans écholocation ne diffèrent pas sensiblement des écholocateurs. Aucun des oiseaux écholocateurs se nourrissant d'insectes n'utilise l'écholocation pour détecter ses proies. Il est clair que l'écholocation (dans les grottes) chez les oiseaux n'a pas provoqué un boom de la spéciation comme ce fut le cas chez les chauves-souris. C'est pourquoi on suppose que, étant donné la facilité avec laquelle les mammifères (contrairement aux oiseaux) peuvent émettre et détecter les ultrasons (une capacité qu'ils possédaient depuis des millions d'années avant l'évolution des chauves-souris), le boom de la spéciation chez les chauves-souris est lié à leur capacité supérieure à détecter et à suivre les insectes par ultrasons par rapport à la vision au crépuscule et dans l'obscurité (Boonman *et al.* 2013). Des études génétiques ont montré que l'écholocation par ultrasons (par opposition à l'écholocation grossière) a évolué indépendamment chez les chauves-souris au moins deux fois (Jones et Teeling 2006).

Tableau 3.1 Types de sonars de chauve-souris.

	Europe / Amériques / Les deux	Nombre d'espèces	Caractéristiques communes*
FC-Doppler	Rhinolophinae	87	Fréquences élevées, feuille nasale, pas de tragus, utilisation du 2 ^e harmonique
	Hipposiderinae <i>Pteronotus parnellii</i>	88 1	
Harmonique unique	Furipteridae	2	Filtrage limité du tractus vocal, émission orale, des harmoniques apparaissent au-dessous de 1,5 ms
	Vespertilionidae	196	
	Molossidae Noctilionidae Vespertilionidae	102 2 236	
Harmoniques multiples	Phyllostomidae	192	Sonores, les harmoniques apparaissent dans les impulsions courtes
	Nycteridae	16	
	Megadermatidae	5	
	Natalidae	10	
	Mystacinidae	2	
	Emballonuridae Mormoopidae Rhinopomatidae Thyropteridae Craseonycteridae Myzopodidae	52 10 4 3 1 2	

*Pas trouvées dans tous les groupes. FC, fréquence constante ; QFC, fréquence quasi constante ; FM, modulation de fréquence.

Tableau 3.2 Types de biosonars trouvés chez les chauves-souris européennes.

FC-Doppler		<i>Rhinolophus</i> – tous * <i>Asellia tridens</i> * <i>Hipposideros tephros</i>
Harmonique unique	FM	<i>Myotis</i>
	FM-QFC	<i>Tadarida teniotis</i> <i>Eptesicus</i> spp. <i>Nyctalus</i> spp. <i>Pipistrellus</i> spp. <i>Vespertilio murinus</i> <i>Miniopterus schreibersii</i> <i>Hypsugo savii</i>
Harmoniques multiples	FM	<i>Plecotus</i> spp. <i>Barbastella barbastellus</i>
	QFC (deuxième harmonique)	* <i>Rhinopoma cystops</i>
Clics non tonaux		<i>Rousettus aegyptiacus</i>

*rare

3.2 Types d'écholocation existants

L'écholocation dont il est question dans la suite de cet ouvrage est une « écholocation avancée », c'est-à-dire une écholocation qui a évolué initialement pour détecter les insectes et que nous appellerons simplement « écholocation ». Les chauves-souris frugivores du genre *Rousettus* font exception à cette règle : elles ont une écholocation précise utilisant des clics de 60 microsecondes bien contrôlés, mais leur écholocation n'a probablement jamais évolué pour détecter les insectes. Toutes les autres échocalisations aériennes sont des échocalisations tonales : ce ne sont pas des clics mais des signaux d'une durée de 300 microsecondes (μ s) à 100 millisecondes (ms) et donc constitués de nombreuses périodes dont le rythme ne change que progressivement dans le temps. Un regroupement utile des types d'échocalisation de chauves-souris dans le monde comprend (1) les chauves-souris FC-Doppler (deuxième harmonique), (2) les chauves-souris FM à harmonique unique et les chauves-souris FM-QFC à harmonique unique, et (3) les chauves-souris FM à harmoniques multiples et les chauves-souris QFC du deuxième harmonique. Des exemples d'espèces qui utilisent ces types d'échocalisation sont présentés dans le tableau 3.1.

Il devient immédiatement évident que ces types d'échocalisation n'ont pas évolué de manière uniforme sur la planète, ni même de manière uniforme par rapport à l'équateur. Alors que l'Amérique du Sud peut s'enorgueillir de ses nombreuses chauves-souris FM à harmoniques multiples, les jungles de l'Asie du Sud-Est abritent une énorme diversité de chauves-souris FC-Doppler. La faune européenne des chauves-souris présente presque exclusivement des chauves-souris FM à harmonique unique et FM-QFC, les espèces de *Plecotus* présentant des

caractéristiques d'échocalisation à FM multiples et les espèces de *Rhinolophus* étant des chauves-souris FC-Doppler.

Le tableau 3.1 fournit des informations intéressantes sur les types d'échocalisation qui ont évolué. Sur les 1 066 chauves-souris échocalisatrices (à l'exclusion de toutes les chauves-souris frugivores), 25 % utilisent principalement le deuxième harmonique pour échocaliser, et comme cette caractéristique est présente dans au moins six groupes différents de chauves-souris, ce type d'échocalisation, qui repose sur un filtrage spécialisé des formants (acoustiques), a donc probablement évolué indépendamment six fois. L'échocalisation utilisant des cris FM à large bande a fortement évolué chez *Myotis*, *Kerivoula* et *Murina* chez les *Vespertilionidae*, ce qui peut être dû à leur ascendance commune. Cependant, les *Furipteridae* d'Amérique du Sud ont également développé un système d'échocalisation par cri de manière indépendante. Les cris FM à large bande et à harmoniques multiples semblent avoir évolué au moins quatre fois indépendamment dans des groupes de chauves-souris très différents. Ce type d'échocalisation est très dominant dans les forêts tropicales d'Amérique du Sud, mais il est rare dans les forêts tropicales de l'Ancien Monde, où les chauves-souris adaptées aux milieux encombrés utilisent principalement les cris FM ou l'échocalisation Doppler. Dans un fouillis extrême, nous trouvons les petits *Hipposideridae* à haute fréquence qui occupent cette niche dans l'Ancien Monde.

Les types d'échocalisation en milieu semi-ouvert à ouvert représentent au moins 40 % de tous les échocaliseurs. Cependant, étant donné que toutes les espèces de *Myotis* sont regroupées comme FM (et que tous les *Myotis* ne sont pas également adaptés aux espaces encombrés), le groupe FM est quelque peu gonflé, tout comme le groupe FM à harmoniques multiples, où certains *Phyllostomidae* sont plus adaptés aux milieux semi-ouverts. En bref, les milieux ouverts et les milieux encombrés semblent avoir donné lieu à une diversification similaire. Jones et Teeling (2006) sont arrivés indépendamment à un regroupement similaire à celui présenté dans le tableau 3.1, et sont également parvenus aux mêmes conclusions sur l'évolution indépendante de nombreux types différents de systèmes d'échocalisation.

Les fréquences constantes les plus élevées peuvent être trouvées chez les *Hipposideridae*, suivis par les *Rhinolophidae*, et parmi les chauves-souris QFC, *Miniopterus pusillus* a des composantes QFC allant jusqu'à 75 kHz (*Rhynchonycteris naso*, 2^e harmonique principal à 100 kHz), mais la majeure partie des composantes QFC sont dans la gamme 23-45 kHz, avec *Otomops martiensseni* balayant jusqu'à 9 kHz. La fréquence d'échocalisation la plus élevée produite par les chauves-souris avec le larynx est de 250 kHz (*Kerivoula hardwickii*) au début d'une FM descendante rapide vers le bas. Les taux de balayage FM les plus élevés peuvent être trouvés chez les chauves-souris *Murina*. La grande majorité des impulsions sonar fonctionnelles des chauves-souris semblent être des FM descendantes et non des FM ascendantes.

En Europe et en Asie du Nord, le système d'échocalisation à harmoniques multiples est beaucoup plus rare qu'aux latitudes plus méridionales (Tableau 3.2), et il en va de même en Amérique du Nord. Le genre *Myotis* contient plusieurs espèces à large bande qui font défaut en Asie du Sud-Est, où *Kerivoula* semble remplir la niche à large bande. La fréquence la plus élevée émise en Europe est la fréquence de départ de *Myotis emarginatus* à 175 kHz, et la fréquence constante la plus élevée est de 114 kHz chez *Rhinolophus hipposideros* (sans tenir compte des *Hipposideridae*). La QFC la plus élevée est de 56-58 kHz, émise par *Miniopterus schreibersii* et *Pipistrellus pygmaeus*, et la QFC la plus basse est émise par *Tadarida teniotis*, balayant jusqu'à 9 kHz.

3.3 Types d'échocalisation des chauves-souris européennes et leur fonction

Bien que nous ne sachions pas exactement quels paramètres les échocaliseurs rudimentaires, tels que les chauves-souris frugivores qui battent des ailes ou les tenrecs (ou même les martiniets), mesurent, tous les échocaliseurs avancés mesurent le délai de propagation du son de la

tête de la chauve-souris à la cible et vice-versa. Ce délai dépend de la distance de la cible, ce qui est précisément ce qu'une chauve-souris veut mesurer. La température peut influencer la vitesse du son (par exemple, 331 m/s à 0 °C, 337 m/s à 10 °C, 343,5 m/s à 20 °C, 350 m/s à 30 °C) et donc le délai perçu par les chauves-souris, pour lequel elles peuvent vraisemblablement se recalibrer dans une certaine mesure. Dans le monde réel, les cibles reflètent beaucoup plus qu'un écho, et lorsqu'une chauve-souris veut se poser à l'entrée de son gîte, l'émission d'un cri génère une longue série d'échos qui se chevauchent (pêle-mêle d'échos ou « echo-jumble » en anglais). Les chercheurs ne s'accordent pas sur la nature des « images » que les chauves-souris peuvent extraire de ces pêle-mêle d'échos, mais il est certain que les chauves-souris entendent plus fréquemment des pêle-mêle d'échos que des échos uniques.

Les chauves-souris FC-Doppler (Rhinolophidae/Hipposideridae) mesurent également le retard par rapport aux cibles avec la petite composante FM finale de leurs cris. La composante à fréquence constante de leurs longs cris est utilisée pour détecter le mouvement des insectes. Les cris des rhinolophes contiennent des composantes à fréquence constante de très longue durée et leurs oreilles sont équipées d'un filtre réglé précisément sur cette fréquence particulière. La fréquence du cri varie selon les espèces. Lorsque la chauve-souris écholocalisatrice se dirige vers l'écho renvoyé par une proie ou un obstacle, la fréquence qu'elle entendra sera de plus en plus élevée. Ceci est le résultat du décalage Doppler. Cependant, si la fréquence de l'écho de retour est trop élevée, la chauve-souris risque de ne pas pouvoir l'entendre (car ses oreilles sont réglées sur une fréquence spécifique) et va donc contrecarrer ce problème en changeant continuellement la fréquence de ses cris. Un objet immobile, tel qu'un arbre, ne produit aucun changement dans le cri original et l'écho revient sous la forme d'un son pur. Les insectes volant rapidement ou les battements d'ailes des insectes provoquent des modulations de fréquence systématiques dans l'écho par ailleurs bruyant, ce qui attire immédiatement l'attention de la chauve-souris. Ce système permet aux chauves-souris Doppler de chasser dans des milieux très denses (« encombrés »). Le système de détection FC fonctionne même bien en vol, car la chauve-souris peut baisser sa fréquence d'émission lorsque la vitesse de vol augmente. De cette façon, le décalage Doppler auquel ces chauves-souris sont confrontées est compensé, et les échos tombent toujours dans la bande de fréquence étroite à laquelle elles sont très sensibles. Les chauves-souris qui chassent haut dans le ciel à la recherche d'insectes ne profiteraient pas d'un système FC-Doppler, car dans le ciel il n'y a pas d'objets parasites et les hautes fréquences nécessaires au système Doppler limiteraient leur portée de détection. C'est pourquoi certaines espèces de chauves-souris ont développé des cris FC avec des fréquences beaucoup plus basses. La raison de l'utilisation de longs cris est expliquée dans la section suivante. La raison pour laquelle la plupart des chauves-souris chassant en milieu aérien utilisent des cris quasi-FC (QFC) et non de véritables cris FC est que l'ajout d'une certaine largeur de bande augmente la probabilité de détecter des insectes lorsque plusieurs insectes sont réfléchis vers la chauve-souris (Boonman *et al.* 2019).

Si les chauves-souris veulent chasser à plus basse altitude, par exemple dans des milieux semi-ouverts, des fréquences très basses et de longs cris rendraient la chose impossible, elles ont donc tendance à utiliser des fréquences légèrement plus élevées et des cris plus courts contenant une plus grande largeur de bande. Il existe deux façons de générer une grande largeur de bande. La première consiste à balayer de nombreuses fréquences en un seul cri (cri FM). L'autre façon consiste à émettre un cri court qui ne balaye que peu de fréquences, mais à utiliser des cavités de résonance dans la tête pour amplifier sélectivement les harmoniques supérieures. Tous ces harmoniques réunis constituent alors une large bande. Ce système est appelé FM à harmoniques multiples, et il est employé en Europe par *Plecotus*.

Tout cela est logique, mais la question demeure de savoir pourquoi les chauves-souris FC-Doppler et les chauves-souris à large bande se rencontrent dans un habitat aussi dense. Si les chauves-souris FC sont supérieures dans les environnements denses, pourquoi n'y supplantent-elles pas les chauves-souris à large bande ? En examinant simplement les

informations dont disposent théoriquement les *Rhinolophus* avec leur largeur de bande limitée, nous pouvons conclure qu'ils ne sont probablement pas aussi aptes à évaluer la forme et la structure des objets (par exemple, la végétation) que *Myotis nattereri*, par exemple, avec sa grande largeur de bande. Une espèce de *Rhinolophus*, avec sa fréquence fixe, aura également une portée de détection optimale fixe. *Myotis nattereri* peut théoriquement détecter des cibles plus petites et détecte généralement des cibles d'une plus large gamme de tailles à partir d'une gamme variable de distances de détection. *Rhinolophus*, cependant, pourrait détecter plus rapidement un papillon de nuit volant juste devant la végétation, qui ne serait qu'un pêle-mêle d'échos pour un *Myotis*. Un *Myotis* ne détectera ce papillon sous le bon angle que lorsqu'il sera lui-même proche de la végétation, mais son imagerie peut lui permettre de glaner ce papillon dans la végétation après son atterrissage, alors que pour le *Rhinolophus*, il serait alors « invisible ». Il n'est donc pas surprenant que les petits Hipposideridae chassant près de la végétation (comme certains *Myotis* et *Kerivoula*) utilisent également des fréquences élevées, une large bande et des cris courts, ce qui rend le contenu informationnel de leurs signaux plus similaire à celui des chauves-souris à large bande. Ces adaptations peuvent expliquer pourquoi il est tellement plus difficile d'attraper les Hipposideridae que les Rhinolophidae dans les filets japonais. L'essentiel, cependant, est que dans le même habitat, les chauves-souris ayant des types de sonar différents perçoivent différemment les proies et chassent donc différemment. La section suivante fournit plus d'informations sur la physique derrière les différents paramètres des cris.

3.4 La fonction de la durée du cri

Les chauves-souris n'entendent pas grand-chose pendant l'émission d'un cri très puissant, car les muscles de l'oreille moyenne se contractent pour amortir l'audition de la chauve-souris afin de la protéger contre les dommages causés par l'émission forte. Par conséquent, lorsque le début du son s'éloigne de la chauve-souris, celle-ci est sourde à toute réflexion qui pourrait être créée par un insecte sur son chemin (Figure 3.1). Ce n'est que lorsque la totalité du cri a été émise que le système auditif est à nouveau prêt à recevoir d'éventuels échos. La durée du cri d'une chauve-souris définit donc une « zone aveugle » devant la chauve-souris. La zone aveugle d'une pipistrelle utilisant des cris de 4 ms correspond à un rayon de 70 cm à partir de la bouche, alors qu'un cri de 20 ms d'une noctule conduit à une zone aveugle de 3,5 m.

Une zone aveugle similaire existe lorsque la cible d'intérêt (par exemple, un insecte) vole à proximité de la végétation située derrière elle (Figure 3.1). Si l'insecte se trouve à 18 cm devant une haie, après une milliseconde de détection de son faible écho, l'écho extrêmement sonore de la haie noiera complètement l'écho de l'insecte. Pour détecter l'insecte sans difficulté, la chauve-souris doit soit raccourcir la durée de son cri à 1 ms, soit, si le cri est encore de 4 ms, attendre que l'insecte soit à 70 cm du fond.

Les longues durées de cris créent donc de larges zones aveugles et une zone de détection restreinte, mais les longs cris signifient que davantage d'énergie a été émise, ce qui donne de meilleures chances de détecter les échos faibles. Chez les chauves-souris QFC, les cris de longue durée (> 10 ms) sont généralement de basse fréquence. Comme les pertes de propagation des basses fréquences sont très faibles, les échos renvoyés de n'importe quel arbre ou haie sont forts et noieront tout écho d'insecte. C'est pour cette raison que les chauves-souris à basse fréquence et à longue durée de cris ont tendance à chasser dans des milieux complètement ouverts, à une hauteur élevée au-dessus du sol, où les échos de la végétation deviennent moins problématiques. Les chauves-souris QFC qui chassent plus près des obstacles ont tendance à avoir des fréquences un peu plus élevées et des durées de cris plus courtes, ce qui leur permet de chasser les insectes avec succès. Néanmoins, lorsqu'elles chassent des insectes volants, ces chauves-souris tentent de diriger leur faisceau sonar loin de la végétation, dans des zones relativement ouvertes. Pour les rhinolophes, la situation est très différente, car ils écoutent les échos lors de chaque émission, en utilisant des cris très longs (40 ms), mais pour toutes les chauves-souris non-FC-Doppler, le principe reste le même.

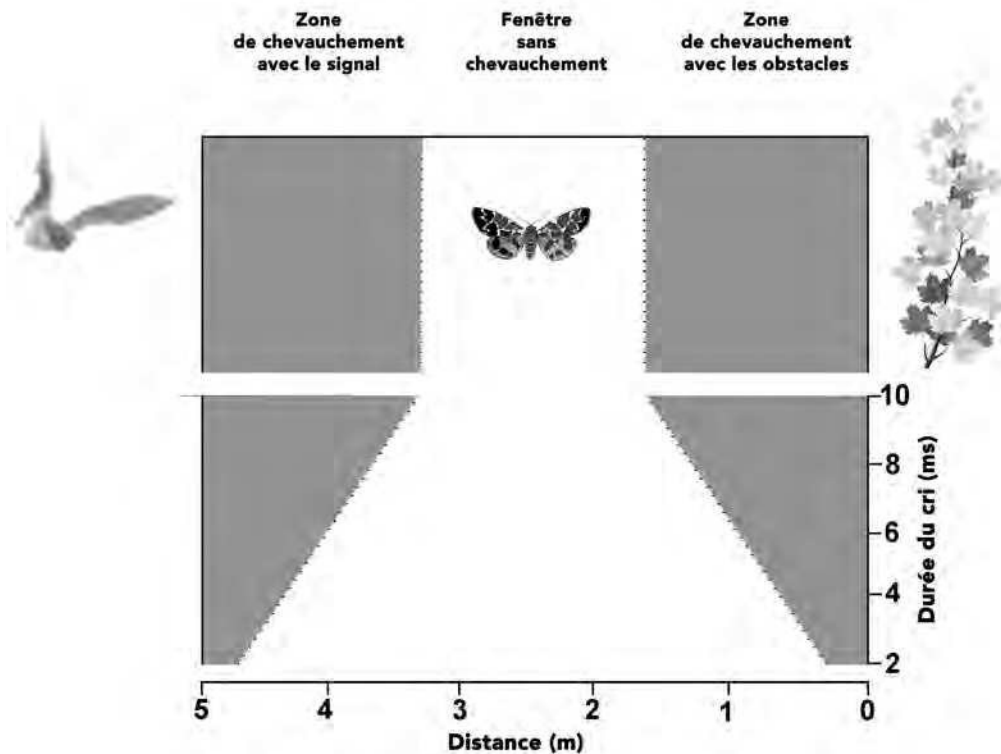


Figure 3.1 Une chauve-souris opérant avec les durées de cris représentées sur l'axe des ordonnées serait confrontée à une zone aveugle dépendant de la durée du cri devant elle, ainsi que devant les obstacles. La zone blanche intermédiaire est la zone dans laquelle les chauves-souris peuvent détecter leurs proies sans problème (d'après Denzinger et Schnitzler, 2013).

Pour les cris qui ont une large bande (cris FM), la zone aveugle devant la végétation peut être moins problématique que pour une chauve-souris QFC. Dans les cris FM, la durée du signal joue un rôle important dans les performances de discrimination de la chauve-souris.

3.5 Pourquoi des fréquences d'écholocation spécifiques ?

Les gens demandent souvent : « Puis-je identifier une espèce de chauve-souris par sa fréquence d'écholocation ? » La réponse courte est qu'en effet, de nombreuses chauves-souris utilisent des composantes QFC ou FC qui sont spécifiques à l'espèce, et même chez les chauves-souris qui n'utilisent que des balayages à large bande, les fréquences contenues dans ce balayage sont considérées comme typiques d'une espèce. La raison pour laquelle une chauve-souris utilise un signal de largeur de bande restreinte (QFC ou même FC) est que cela améliore le rapport signal/bruit, ce qui permet à la chauve-souris de détecter plus facilement l'écho le plus faible d'un insecte. Mais cela n'explique toujours pas pourquoi cette fréquence est typiquement de 20 kHz chez l'espèce A, alors qu'elle est de 40 kHz chez l'espèce B.

Nous avons affirmé précédemment que la principale raison de l'évolution de l'écholocation était la capacité de détecter les insectes. En suivant cette logique, nous pouvons calculer la puissance de l'écho d'insectes modèles (par exemple, des sphères et des disques), prendre en compte l'atténuation atmosphérique, et combiner toutes les équations disponibles pour calculer les distances maximales de détection d'objets d'une certaine taille, en fonction de la

fréquence de la chauve-souris. Ces calculs révèlent que la fréquence importe davantage pour les cibles de taille moyenne à grande (diamètre > 4 mm). En outre, la fréquence exacte utilisée par la chauve-souris commence à faire une différence en dessous de 30 kHz. Ainsi, lorsqu'une chauve-souris cherche à trouver des papillons de nuit sur de grandes distances en utilisant de basses fréquences, sa distance de détection pour ce papillon dépendra essentiellement de la fréquence. Plus le papillon est gros, plus la fréquence doit être basse pour optimiser la détection. Cependant, la chauve-souris peut vouloir ne pas se concentrer uniquement sur les proies d'une certaine taille, il n'y a donc toujours aucune raison de supposer qu'une chauve-souris à basse fréquence doit utiliser exactement une fréquence fixe.

Pour les chauves-souris utilisant des fréquences supérieures à 30-40 kHz et mangeant des proies plus petites (un énorme coléoptère peut même ne pas entrer dans sa bouche), la fréquence exacte utilisée n'a qu'un effet marginal sur la portée de détection de ces insectes, à moins que la chauve-souris ne « chuchote » vraiment – mais, comme nous le savons, la plupart des chauves-souris écholocalisent extrêmement fort (> 120 dB SPL). Au vu de ces éléments, devons-nous rejeter l'idée que la fréquence d'écholocation est liée à la détection des proies ? Non. Les chauves-souris qui souhaitent détecter de grandes proies sur de longues distances utilisent des fréquences même inférieures à 20 kHz, en fonction de la taille des insectes cibles. Les chauves-souris qui ne peuvent de toute façon pas manger des proies aussi grosses s'en tiennent à des fréquences plus élevées, où la fréquence exacte utilisée importe moins mais donne des échos plus forts de proies plus petites, tant que ces proies doivent être détectées à courte distance (< 2 m).

Cependant, si la fréquence exacte qu'une chauve-souris utilise n'est pas liée à la taille de la proie, alors pourquoi une pipistrelle utiliserait-elle 43 kHz avec une variation de peut-être 1-2 kHz au maximum ? Une sérotine QFC est restreinte aux fréquences de 27-28 kHz, donc si ce n'est pas par le régime alimentaire, comment pouvons-nous expliquer la spécificité de fréquence que nous trouvons chez les chauves-souris QFC ? L'explication la plus probable est un certain degré d'accord du système auditif sur la fréquence QFC qui a évolué chez cette espèce. Chez *Eptesicus fuscus*, une augmentation de l'accord en fréquence a été trouvée à partir de la cochlée, du noyau cochléaire jusqu'aux neurones du colliculus inférieur (Poon *et al.* 1990, Pinheiro *et al.* 1991, Haplea *et al.* 1993, Macias *et al.* 2006). La QFC d'espèces de chauves-souris telles que les pipistrelles est plus accordé que celui des Molossidae, de sorte que le degré d'accord neuronal (et peut-être cochléaire) du système auditif peut dépendre de l'espèce de chauve-souris.

Les chauves-souris ont également développé une ouverture buccale, ce qui crée une largeur de faisceau dépendant de la fréquence (Figures 3.2 et 3.3). Tout comme l'adaptation de la fréquence pour détecter les insectes, cela limitera la gamme de fréquences qu'une chauve-souris peut utiliser tout en étant capable de transmettre efficacement l'écholocation. Là encore, les restrictions de fréquence seront de l'ordre de quelques dizaines de kHz plutôt que de quelques kHz. Les chauves-souris peuvent produire des sons très puissants à une large gamme de fréquences, de sorte que les propriétés de résonance de la boîte vocale de la chauve-souris ne sont pas liées à la restriction de l'accord de fréquence de la chauve-souris. En résumé, la taille de la tête et la détection des proies régissent le choix d'une fréquence QFC préférée. Les espèces ont tendance à adhérer à cette fréquence plus précisément que prévu, car dans une large mesure, leur système auditif est fixe.



Figure 3.2 Résultat d'une tomographie de *Vespertilio murinus*. Gris transparent : extérieur/surface. Rouge : trajet de l'air des poumons aux narines et à la bouche. C'est un exemple d'appareil vocal non spécialisé qui ne possède pas de chambres de résonance. L'intérieur des fosses nasales (renflement rouge au-dessus de l'ouverture buccale) est un réseau extrêmement fin de tissus turbinaux et est donc utilisé pour sentir et non pour écholocaliser. L'air est pompé hors des poumons par le tube trachéal et les chambres trachéales, et est comprimé dans le larynx, où les plis vocaux produisent un son extrêmement puissant (130 dB SPL) qui est émis par la bouche. La forme du faisceau peut être régulée par la chauve-souris en faisant varier la largeur de son ouverture, ou bien sûr en modifiant la fréquence de son émission. La reconstitution de la tête et du conduit d'air provient du même individu, et leurs tailles relatives et leur emplacement sont fidèles à la réalité.

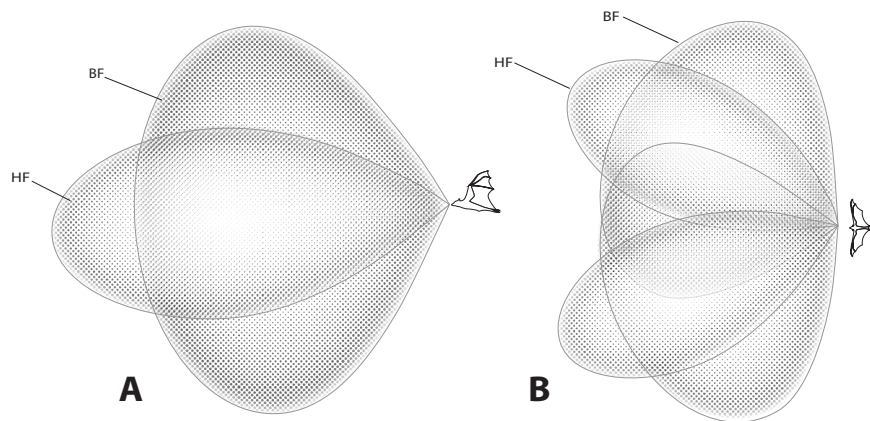


Figure 3.3 Lobes haute fréquence (HF) et basse fréquence (BF) : (a) vue latérale ; (b) vue aérienne. D'après Kuc (1994).

Nous avons expliqué l'étalement et la spécificité des fréquences QFC depuis leur plus basse fréquence de 12 kHz jusqu'à la plus haute de 55 kHz (en Europe). Cependant, nous n'avons pas expliqué pourquoi les chauves-souris FC-Doppler utilisent des fréquences allant jusqu'à 180 kHz (en Europe jusqu'à 112 kHz, Petit rhinolophe). Les chauves-souris FC-Doppler dépendent de la détection des décalages Doppler. Un cri d'une fréquence de 80 kHz peut détecter des différences de vitesse quatre fois plus petites qu'un cri de 20 kHz d'une durée identique. Les hautes fréquences et les longues durées sont les mieux adaptées à la détection de minuscules décalages de fréquence, ce qui explique très probablement pourquoi les chauves-souris utilisent

exactement ces cris. Les chauves-souris n'évitent pas le chevauchement avec les échos de retour, mais les utilisent activement pour compenser le décalage Doppler (Schuller 1977), ce qui est une autre raison pour laquelle elles utilisent couramment des durées de cris aussi longues (> 30 ms). Les hautes fréquences utilisées par les rhinolophes leur donnent une bonne capacité à détecter les petits insectes, tels que les moustiques, mais cela détériore leur capacité à détecter les insectes à longue distance. Plus la fréquence FC est élevée, plus les échos de fond (provenant de la végétation, par exemple) sont faibles, et plus cette écholocation est adaptée aux environnements denses, puisque les échos de fond deviennent moins forts. Certaines espèces de petits Hipposideridae utilisent des fréquences aussi élevées que 180 kHz et volent même dans une végétation très dense. Les chauves-souris FC-Doppler s'étant limitées à une recherche de nourriture à courte distance, la fréquence exacte utilisée par une espèce n'a que peu d'importance. Deuxièmement, lorsqu'on utilise des fréquences ultrasonores très élevées, un décalage de 15 kHz modifie à peine la longueur d'onde, contrairement à un décalage de 12 à 27 kHz, qui divise la longueur d'onde par plus de deux (le moteur réel de tous les effets physiques). Ces deux facteurs peuvent expliquer pourquoi, chez les chauves-souris FC-Doppler, nous observons un phénomène unique, avec des individus d'une espèce donnée ayant des fréquences fixes très spécifiques, mais avec de fortes variations de cette fréquence fixe sur l'aire géographique de l'espèce (A. Lin *et al.* 2015) et même entre les colonies (Chen *et al.* 2016). La plupart des études sur la variation géographique des cris de toute espèce de Vespertilionidae QFC n'ont pas été concluantes ou ont eu un résultat négatif (O'Farrell *et al.* 2000, Murray *et al.* 2001 ; Volker Runkel, communication personnelle). Seules les espèces de *Vespadelus* en Australie ont été signalées comme présentant une variation de fréquence géographique, et *Pipistrellus pipistrellus* en Europe peut présenter une forte variation individuelle qui n'est pas encore comprise. Dans la grande majorité des chauves-souris QFC, cependant, aucune indication de variations de fréquence QFC n'a jamais été détectée, même à travers des populations insulaires et de vastes étendues géographiques.

En bref, les rhinolophes utilisent des fréquences élevées parce qu'elles permettent d'effectuer des « tâches Doppler ». Tout comme les chauves-souris QFC, les chauves-souris FC ont une « fréquence neuronale fixe », qui est encore plus précise chez les chauves-souris FC que chez les chauves-souris QFC. Chez une espèce donnée, cependant, cette fréquence fixe peut différer selon les régions. Cela est probablement dû au fait que les répercussions en termes de taille de la bouche et de largeur du faisceau n'existent pas pour les chauves-souris FC-Doppler (elles utilisent l'émission nasale), et que les différences de fréquence régionales sont également négligeables en termes de détection des insectes.

3.6 La fonction des cris FM

Contrairement aux dauphins, qui obtiennent une large bande en utilisant des clics ultracourts, les chauves-souris FM abaissent progressivement la fréquence de manière contrôlée. Ce système de modulation de fréquence (FM) ou cris sonar permet aux chauves-souris de résoudre (entendre séparément) des cibles dont les échos se chevauchent fortement les uns avec les autres.

L'intérêt potentiel de l'utilisation d'une fréquence contrôlée est que même les cris longs (à haute énergie) peuvent être utilisés pour mesurer la distance avec une grande précision. Cela signifie que même sur plusieurs mètres, il est possible de mesurer de manière fiable la distance à des objets, ce qui pourrait échouer avec un faible clic. La largeur de bande peut également servir à caractériser la structure des objets. La plus petite distance résoluble entre les réflecteurs est inversement proportionnelle à la largeur de bande. Les chauves-souris qui utilisent une grande largeur de bande sont donc les plus aptes à résoudre les structures, et donc à « voir » les motifs. Deux échos peuvent toujours être résolus, même s'ils sont plus rapprochés que la limite de résolution, en raison des encoches spectrales/temporelles uniques qu'ils créent. Cependant, avec plus de deux échos, cette tâche devient ambiguë. Des méthodes ont été inventées pour