

**Adaptation du sonar
de la Barbastelle *Barbastella barbastellus*
à la capture de papillons tympanés :
un cas de mimétisme acoustique trompeur ?**

Michel Barataud



Barbastelle en vol. Ph. : L. Arthur / Chauve qui peut
Contact : barataudmichel@aol.com





Résumé

Le régime alimentaire de la Barbastelle est presque exclusivement constitué de petits lépidoptères, dont beaucoup sont tympanés. Les autres espèces de chiroptères ayant adopté un régime similaire ont développé des adaptations acoustiques contre la stratégie de leurs proies, comme les fréquences «allotoniques» et une très faible intensité d'émissions.

La Barbastelle utilise plusieurs types de signaux sonar ou cris sociaux, qui sont liés à son milieu de vol ou son comportement. Parmi les émissions sonar pratiquées, la plus fréquente, appelée «alternance», reste remarquablement stable malgré les variations du contexte environnemental, ce qui est contraire au modèle théorique.

Les résultats présentés supportent l'hypothèse que le sonar de la Barbastelle, alternant des signaux décalés en fréquence et en intensité, est parfaitement adapté à un retardement maximal de la réaction de fuite d'une proie tympanée. Le principe serait celui d'un mimétisme acoustique masquant les signaux de chasse active de *B. barbastellus* dans un environnement sonore considéré par ses proies comme inoffensif.

Cette adaptation semble très efficace puisque la Barbastelle présente le régime alimentaire le plus spécialisé parmi les chiroptères européens.



Introduction

La Barbastelle *Barbastella barbastellus* est une espèce dont les émissions acoustiques présentent une grande variabilité (Barataud, 1996 & 2002 ; Letard, 1999 ; Tupinier, 1996). Cette variabilité est loin d'être un cas unique chez les espèces européennes (Ahlén, 1981 ; Barataud, 2004 ; Schumm *et al.* 1991 ; Siemers & Schnitzler, 2000 ; Tupinier & Biraud, 1983-84). Par contre la Barbastelle est la seule espèce européenne à émettre une alternance de signaux FM décalés en fréquence, dans des circonstances de vol très variées.

En Europe *B. barbastellus* exerce l'essentiel de son activité de chasse le long des lisières verticales et horizontales (bordures de haies et de forêts, allées forestières, canopée) de la végétation arborée (Barataud, 1999 ; Sierro, 1997).

Sa technique de chasse est du type «poursuite aérienne».

Son régime alimentaire est sans doute le plus



Abstract

Barbastelle's diet consists almost exclusively of small moths, which are often tympanate. Other bat species with a similar diet have developed acoustic adaptations against their prey escape strategies, such as allotonic frequencies and whispering emissions.

Barbastelle emits several kinds of sonar signal which are linked to its flight environment or its behaviour. Amongst the sonar types used, the most frequent, so-called «alternation type», remains remarkably constant despite of the variation of the environmental conditions, a fact which is not congruent with the theoretical model.

This paper provides support for the hypothesis that Barbastelle sonar, with frequency and intensity alternation, is adapted to counteract the escape reaction of a tympanate prey. Basic principle would be acoustic mimicry, with Barbastelle's hunting calls resembling the inoffensive acoustic environment of their preys.

This adaptation appears successful because Barbastelle's diet is the most specialised amongst European bats.

spécialisé parmi les espèces européennes : les lépidoptères représentent selon les lieux d'étude 99 à 100 % d'occurrence, et 73 à 100 % du volume (Beck, 1995 ; Rydell *et al.*, 1996 ; Vaughan, 1997 ; Sierro & Arlettaz, 1997). Les petits lépidoptères, comprenant de nombreuses espèces tympanées, semblent particulièrement consommés par la Barbastelle (Sierro & Arlettaz, 1997).

Chacun des types acoustiques utilisés par la Barbastelle peut-il être mis en relation :

- avec le comportement de l'espèce ou d'un individu ;
- avec le type d'habitat fréquenté ;
- avec le type de proies capturées.

Dans la présente étude nous avons analysé chacun des types de signaux émis par cette espèce, en le corrélant aux circonstances et aux habitats correspondants, pour tenter de répondre aux questions ci-dessus.



Sommaire

MATÉRIEL ET MÉTHODE
RÉSULTATS
DISCUSSION
BIBLIOGRAPHIE

Tableau 1 : Valeurs moyennes mesurées sur les signaux alternés de *B. barbastellus*

| Type signal | nb signaux (séqu.) | Durée intervalles | | Durée signaux | | Fréquence initiale | | Fréquence terminale | | Largeur de bande | | FME | |
|---------------------------|--------------------|-------------------|--------|---------------|--------|--------------------|--------|---------------------|--------|------------------|--------|------|--------|
| | | Moy. | E-Type | Moy. | E-Type | Moy. | E-Type | Moy. | E-Type | Moy. | E-Type | Moy. | E-Type |
| Alternance, type A | 18 (7) | 82,6 | 40,2 | 3,2 | 0,9 | 37,5 | 1,8 | 27,6 | 1,1 | 9,8 | 2 | 34,5 | 1,5 |
| Alternance, type B | 17 (7) | 58,5 | 8,4 | 5,9 | 2,5 | 45,5 | 2,1 | 34,2 | 4 | 11,3 | 3,8 | 43,1 | 2,3 |

MATÉRIEL ET MÉTHODE

De nombreux individus de Barbastelle ont été étudiés dans des conditions normales de vol (chasse, transit) et dans plusieurs types d'habitats, du plus encombré au plus ouvert. Les individus étaient équipés de capsules lumineuses (Cyalume™) ou suivis après leur sortie du gîte lors de leurs activités de chasse crépusculaire. Le comportement de l'animal, son environnement et sa position par rapport aux obstacles les plus proches, étaient notés au moment précis de l'enregistrement des séquences sonores. Les séquences analysées proviennent principalement de France (Limousin, Auvergne, Franche-Comté, Corse, Alpes-Provence-Côte d'Azur, Languedoc-Roussillon, Poitou-Charentes, Centre, Rhône-Alpes, Midi-Pyrénées) ; quelques-unes proviennent de Suisse et de Slovénie.

Plusieurs centaines de séquences sonores de Barbastelle ont été récoltées depuis 1988, à l'aide de détecteurs Pettersson D980 et D1000X (expansion de temps x 10) et analysées auditivement ; un échantillon de plusieurs dizaines de signaux, révélateurs de la variabilité totale, a été analysé à l'aide du logiciel BatSound v3.31 (Pettersson Elektronik AB).

Les critères suivants ont été notés :

- intervalle : intervalle de temps entre le signal mesuré et le signal précédent (ms) ;
- durée : durée totale du signal (ms) ;
- fréquence initiale (FI) : fréquence la plus haute du signal, située au début de signal (kHz) ;
- fréquence terminale (FT) : fréquence la plus basse du signal, située en fin de signal (kHz) ;
- largeur de bande (LB) : différence entre la fréquence la plus haute et la plus basse signal (kHz) ;
- fréquence du maximum d'énergie (FME) : mesure de la densité spectrale sur la totalité du signal.

RÉSULTATS

DESCRIPTION DES DIFFÉRENTS TYPES DE SIGNAUX SONAR UTILISÉS PAR LA BARBASTELLE

Alternance : cette émission est constituée de 2 types de signaux, émis en alternance régulière (Fig. 1a)

- **Alt. Type A (Fig. 1b)** : signal court ($3,2 \pm 0,9$ ms), à bande de fréquences étroite (9,8

± 2 kHz) ; la fréquence terminale est de $27,6 \pm 1,1$ kHz avec un maximum d'énergie autour de $34,5 \pm 1,5$ kHz. L'intensité est moyenne (audible jusqu'à environ 30 m en hétérodyne) et l'amorce généralement explosive à l'écoute en expansion de temps.

- **Alt. Type B (Fig. 1c)** : signal de durée moyenne ($5,9 \pm 2,5$ ms), à bande de fréquence étroite ($11,3 \pm 3,8$ kHz) ; la fréquence terminale est de $34,2 \pm 4$ kHz avec un maximum d'énergie de $43,1 \pm 2,3$ kHz. L'amorce est généralement progressive. A l'écoute en expansion de temps, l'intensité est faible ; le type A est presque toujours plus intense que le type B, quelles que soient les circonstances de vol et la position de l'observateur par rapport à l'animal émetteur ; l'amplitude de cette différence ne peut s'expliquer uniquement par les fréquences du type B qui seraient plus atténuées que les fréquences du type A plus basses de 9 kHz. Souvent lorsque l'individu s'éloigne le type B est à peine audible alors que le type A l'est encore correctement.

Les intervalles de silence qui séparent les deux types ne sont pas équivalents : $58,5 \pm 8,4$ ms entre type A et type B, et $82,6 \pm 40,2$ ms entre type B et type A. Très rarement et sur une courte séquence, le type B n'est pas émis.

Le **tableau 1** donne les valeurs moyennes et leurs écarts-types pour les signaux concernés, dénommés type A et type B respectivement pour la FME basse (34,4 kHz en moyenne) et la FME haute (43,1 kHz en moyenne). Ces statistiques descriptives, montrent des différences marquées pour chacune des variables mesurées.

Approche terminale (Fig. 1d)

Signal de durée courte ($3,4 \pm 0,4$ ms), dérivé du type B de l'alternance. Sa bande de fréquence est moyenne ($27,9 \pm 5,8$ kHz) ; la fréquence terminale est de $27,2 \pm 2,8$ kHz et le maximum d'énergie de $36,4 \pm 3,3$ kHz. L'amorce est toujours progressive, ce qui constitue la seule différence appréciable à l'oreille avec les signaux du genre *Plecotus* en milieu encombré ; en effet les paramètres mesurables sont très proches, de même que la sonorité nasillarde (différente de celle du genre *Myotis*) qui est similaire ; cependant chez *Plecotus* l'amorce est toujours explosive.

Transition (Fig. 1e)

Ce type de signal est dérivé du type B de l'alternance, le passage de l'un à l'autre se faisant de manière progressive en quelques signaux. La durée est moyenne à longue (7 à 8 ms), la bande de fréquences est d'environ 26 kHz, la fréquence terminale d'environ 25 kHz pour un maximum d'énergie situé entre 30 et 35 kHz. L'amorce est progressive, aucun pic d'énergie n'est audible en expansion de temps.

Rencontre (Fig. 1f)

Ces signaux longs (6 à 9 ms) sont émis en séries avec une récurrence de 20 Hz ; une série complète peut durer jusqu'à 3 s, avec une nette accélération de la récurrence (entraînant un raccourcissement de la durée des signaux) durant la dernière seconde. La fréquence terminale est basse (18 kHz), la bande de fréquence reste moyenne (34 kHz), le maximum d'énergie étant sur 26 kHz. La répartition de l'énergie est très inégale : très faible sur les deux premiers tiers de la durée, elle augmente brusquement sur la fin. Les signaux de rencontre sont également dérivés du type B de l'alternance.

On constate donc une variabilité acoustique importante chez *B. barbastellus* ; cette variabilité n'est cependant pas étonnante, les autres espèces de chiroptères utilisant entre un et sept types acoustiques. Le type le plus fréquemment émis est l'alternance, qui est très caractéristique et sans recouvrement avec aucune autre espèce européenne ; à ce seul titre nous pouvons formuler l'hypothèse qu'il soit le résultat d'une spécialisation ; le fait que les trois autres types pratiqués dérivent de l'alternance (type B principalement) conforte le caractère fondamentalement spécifique de cette dernière.

CIRCONSTANCES D'ÉMISSION DES DIFFÉRENTS TYPES DE SIGNAUX**Alternance (types A et B)**

Cette combinaison de signaux est utilisée quasiment en permanence sur les différents milieux de chasse ou en transit, pour peu que l'axe de vol ne soit pas trop dense en obstacles. C'est ainsi que l'on peut la capter en milieu très ouvert (prairies, étangs, à plus de 20 m de la végétation arborée) mais aussi le long des haies arbustives ou arborées, en lisière de forêts, le long de routes ou pistes forestières à ciel ouvert, de chemins en sous-bois, et dans les futaies claires. Fait remarquable, la récurrence des signaux (18 à 20 Hz) reste quasiment la même selon que l'animal soit en milieu ouvert ou à moins de 5 m de la végétation.

Approche terminale

Ce type de signal est émis sur des séquences de durée courte (contournement d'un obstacle lors d'une émission en alternance) à moyenne (traversée d'un sous-bois dense). Il correspond toujours à une situation de proximité immédiate des obstacles.

Transition

Ce comportement acoustique n'est généralement observé que sur une durée très courte ; ces signaux sont utilisés entre la capture d'une proie et la reprise progressive des signaux alternés, ou en phase de pré-approche d'obstacles (à l'exclusion de l'approche de proies) entre 1 et 3 m de ces derniers.

Rencontre

Ce type de signal semble être un comportement acoustique rare, puisqu'il n'a été rencontré qu'à deux reprises (fin juillet et fin août) sur plusieurs centaines de séquences acoustiques de Barbastelle. Il correspond à une situation de convergence de deux individus en vol ; il semble ainsi présenter la double caractéristique de signal sonar (attesté par l'augmentation de la récurrence lorsque les animaux sont proches) et de signal social (puisque'il semble n'être émis que dans une situation de rencontre de deux individus).

En conclusion de cette description, nous constatons que les différents types de signaux émis par la Barbastelle sont liés à des situations et des comportements très précis, sauf l'alternance de signaux qui est pratiquée dans des circonstances comportementales (transit, chasse) et environnementales (milieux de sous-bois clair à milieux très ouverts) très diverses.

DISCUSSION**SIGNAUX ALTERNÉS : ÉMISSION BUCCALE OU NASALE ?**

La possibilité d'émettre des signaux par les narines est bien connue, chez les espèces européennes, pour les Rhinolophes, et également pour les Oreillards. Konstantinov & Makarov (1981) ont démontré qu'elle existait aussi chez la Barbastelle, ce que l'on peut mettre en lien avec la structure complexe de son mufle, formant une dépression bordée par des sillons et renflements aptes à focaliser les signaux.

Les émissions nasales ont souvent pour caractéristique un filtrage de l'intensité entre les différents composants du signal, estompant ou supprimant le fondamental, de même qu'un ou plusieurs harmoniques. Chez les Oreillards on observe même un filtrage différencié dans le temps et hétérogène d'un composant à l'autre. Or nous avons vu plus haut que les signaux d'approche de la Barbastelle étaient très proches (à l'exception de l'amorce) de ceux émis par les Oreillards en milieu encombré. La Fig. 1g montre un signal d'approche de *B. barbastellus*, où l'on observe la même caractéristique que chez les *Plecotus* : le maximum d'énergie du fondamental et celui de l'harmonique 1 ne sont pas alignés verticalement, générant un décalage temporel. Lorsqu'un signal est produit par la variation de pression au niveau des plis vocaux, l'intégralité des composants est générée à ce stade, puis le filtrage éventuel intervient lors du passage dans le résonateur, qui peut-être la

cavité buccale ou la cavité nasale ; la physiologie de la bouche évolue sous la contrainte de sa fonctionnalité principale (préhension et préparation des aliments avant ingestion), ce qui lui laisse peu de marge structurale pour des usages annexes ; ce n'est pas le cas de la cavité nasale, dont la simple fonctionnalité de permettre un flux d'air tolère l'existence d'une structure interne complexe apte à un filtrage sophistiqué. L'ensemble de ces éléments permet d'avancer l'hypothèse que les signaux d'approche sont émis par les narines. Or de nombreuses séquences sonores montrent que les signaux d'approche sont dérivés du type B de l'alternance : le passage de l'un à l'autre se fait de manière progressive avec de simples modifications de durée et de largeur de bande. Les signaux de type B sont rarement suffisamment intenses pour rendre l'harmonique visible ; mais sur l'une des deux séquences où le type B (de façon très inhabituelle) est plus intense que le type A, nous avons pu mettre en évidence le même phénomène (Fig. 1g).

Il est donc très probable que le type B soit émis par les narines, alors que le type A, par la structure de ses composants (Fig. 2a) et sa forte intensité, serait plutôt émis par la bouche. Cette différence pourrait expliquer la disparité d'intensité constatée entre les deux types, dont le déterminisme possible est abordé dans la section suivante.

COMPARAISON ENTRE SIGNAUX ALTERNÉS DE *B. BARBASTELLUS* ET *N. NOCTULA*

Les espèces du genre *Nyctalus* pratiquent aussi des émissions avec alternances de fréquences et de structures : *N. noctula* émet en alternance des signaux QFC sur 18-20 kHz, et des signaux FM aplanie sur 22-24 kHz (Fig. 2b, c). Mais cette alternance n'est jamais parfaitement régulière, elle change en fonction des variations de distance aux obstacles, et de l'intérêt porté par l'animal à son environnement. En effet, lorsque *N. noctula* est en transit ou en vol de chasse très élevé dans un milieu pauvre en proies, elle ne pratique que les signaux QFC (Fig. 2d), qui servent alors uniquement à un repérage à longue distance d'un objet éventuel. A l'opposé, lorsque *N. noctula* se rapproche à moins de dix mètres des arbres ou de bâtiments, elle émet alors seulement les signaux FM aplanie (Fig. 2e), en élargissant la largeur de bande et raccourcissant la durée au fur et à mesure de l'approche.

Son type d'émission est donc toujours dépendant de son comportement et de son milieu de vol, et l'alternance de signaux représente probablement dans son cas un compromis lié à deux impératifs lors de son vol de chasse très rapide en milieu aérien : repérer à longue distance les obstacles éventuels (QFC) et déterminer la position dans l'espace d'une proie éventuelle à moyenne distance (FM aplanie).

Or nous avons vu que chez *B. barbastellus*, le milieu de vol comme le comportement n'influaient significativement

ni sur la régularité de l'alternance des signaux, ni sur leur récurrence, ni sur leur structure (voir la faiblesse des écarts-types dans le tableau 1). Le déterminisme de ce type acoustique est donc en grande partie déconnecté des conditions de vol, et sa constance est certainement en liaison avec un autre élément de la biologie de la Barbastelle.

HYPOTHÈSE D'UN RAPPORT ENTRE LES SIGNAUX ALTERNÉS DE *B. BARBASTELLUS* ET SON RÉGIME ALIMENTAIRE

Pour tenter de trouver un lien entre les caractéristiques particulières du sonar de la Barbastelle et un élément de son écologie trophique, nous avons observé en détail ses séquences de capture de proies. Or il apparaît que la Barbastelle a pour caractéristique de passer directement de la phase acoustique de croisière à la phase de capture, sans réaliser de véritable phase d'approche (Fig. 3) ; ce phénomène est très inhabituel voire unique chez les chiroptères européens : la phase d'approche est supposée être un élément nécessaire à la localisation précise de la proie en début de poursuite pour optimiser les chances de capture.

Lors de l'approche de sa proie, la Barbastelle continue donc à émettre ses signaux alternés avec sa récurrence de croisière (18 à 20 Hz) jusqu'au dernier moment avant la poursuite finale. Cette utilisation, au moment de l'approche, d'une alternance régulière de deux types de signaux aux caractéristiques très différentes (en intensité, en structure et en fréquence), est susceptible de leurrer la proie tympanée ; cela reproduit en effet des conditions comparables à la présence de deux chiroptères situés à des distances différentes, avec une récurrence de leurs émissions respectives (9 à 10 Hz pour chacun des types) suffisamment faible pour ne pas déclencher le stimulus de fuite défensive chez la proie. Quelques rares phases de capture, par leur longueur extrême semblent indiquer que la tromperie n'est pas toujours parfaite ; mais cette hypothèse, s'il s'avère que les lépidoptères disposent d'un système neuronal capable d'une telle différenciation, pourrait expliquer la haute spécialisation alimentaire de ce chiroptère.

Pourquoi *B. barbastellus* utilise-t-elle ces fréquences précises de 35 et 43 kHz, avec d'aussi faibles variations ? Notre hypothèse est que cela n'est pas le fruit du hasard, mais le résultat d'une sélection visant à améliorer encore l'effet de leurre décrit ci-dessous.

Les lépidoptères ci-dessous sont environnés en permanence de signaux sonar à faible largeur de bande, et décalés en fréquence : partout en Europe on rencontre selon les secteurs géographiques une ou plusieurs paires d'espèces décalées en FME d'environ 10 kHz, calées sur des fréquences proches des signaux alternés de la Barbastelle : *H. savii* / *P. pipistrellus*, *P. nathusii* / *P. pipistrellus* et *P. kuhli* / *P. pipistrellus*. Ce sont certainement ces espèces, par leur abondance et leur ubiquité, qui ont constitué la pression sélective principale pour faire évoluer un mécanisme anti-prédation chez

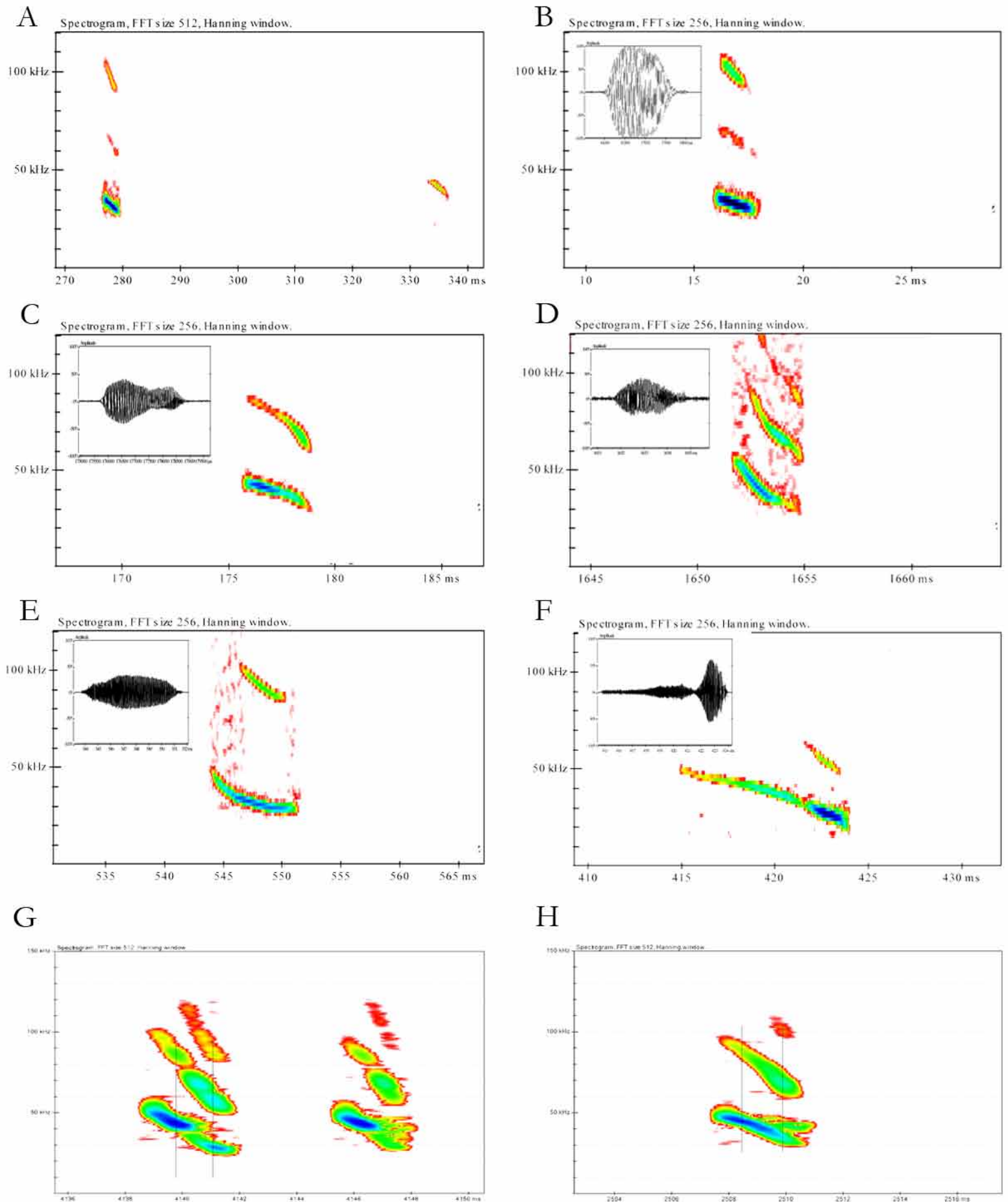


Figure 1 : différents types de signaux sonar utilisés par la Barbastelle.

les papillons nocturnes. La FME des types A et B de la Barbastelle aurait ainsi pu être secondairement sélectionnée en relation avec cet environnement ultrasonore des Pipistrelles, noyant les émissions du prédateur spécialisé dans un bruit de fond familier pour les lépidoptères tympanés ; ce bruit de fond est considéré par ces derniers comme inoffensif jusqu'à ce qu'un type fréquentiel de signal augmente en récurrence (indicateur d'une phase d'approche, donc d'un danger immédiat), phénomène par ailleurs que la Barbastelle évite jusqu'au dernier moment grâce au maintien de l'alternance à un rythme de croisière.

Selon notre hypothèse, la stratégie acoustique de la Barbastelle pour optimiser la capture de ses proies tympanées, relève d'un phénomène de leurre basé partiellement sur du « mimétisme acoustique », rappelant les mimétismes morphologiques, chromatiques ou comportementaux utilisés par de nombreux prédateurs chassant à vue. Ce concept nous semble novateur chez les chiroptères.

Parmi les différents types acoustiques de la Barbastelle décrits ici, l'alternance de signaux a déjà été étudiée par Ahlén (1981) et Denzinger *et al.* (2001) ; ces derniers auteurs ont également mis en évidence le signal dénommé ici « approche terminale ». Konstantinov & Makarov (1981) ont étudié le sonar à partir d'animaux tenus en main.

Sur un plan descriptif, les résultats obtenus dans la présente étude sur les signaux alternés, sont conformes à ceux de Ahlén (1981) et Denzinger *et al.* (2001). Cependant l'interprétation que développe ce dernier auteur est seulement basée sur l'utilité des caractéristiques cumulées des deux types, pour une meilleure perception des proies sur fond d'obstacles. Ils expliquent en partie la différence d'intensité entre les deux types, par des possibles mouvements verticaux de la tête de l'animal, le type A étant émis plus vers le sol que le type B.

Nous avons eu l'occasion de contacter des Barbastelles chassant en contrebas de l'observateur, ou venant parfaitement dans l'axe du détecteur, et les différences d'intensité entre les deux types étaient comparables à celles obtenues dans d'autres positions ; nous avons également récolté trois séquences (sur plusieurs centaines) d'un animal nous survolant, et dont le type B était plus intense que le type A, ce qui semblerait plaider pour un ajustement volontaire de l'intensité de la part de l'individu selon les circonstances. Il est hautement probable que des mouvements verticaux de la tête jouent un rôle (Seibert, comm. pers.), mais il doit s'avérer mineur par rapport aux différences observées ; nos observations soutiennent l'existence d'un écart d'intensité à la source même de l'émission, dont nous avons vu qu'il pouvait s'expliquer par des exutoires de phonation différenciés.

La Barbastelle est considérée en Europe comme une espèce de lisière (Ahlén, 1981 ; Sierro, 1997 ; Barataud, 1999). Elle fréquente principalement les bordures de forêts, les routes et chemins forestiers, et la lisière

horizontale au-dessus de la canopée. D'autres espèces de chiroptères (*Pipistrellus spp.*, *Eptesicus spp.*, *Miniopterus schreibersi...*) chassent dans des conditions similaires, sans pour autant présenter un schéma acoustique aussi particulier.

Toutes les études de régime alimentaire de la Barbastelle (Beck, 1995 ; Rydell *et al.*, 1996 ; Sierro, 1997 ; Sierro & Arlettaz, 1997) notent l'importance majeure des lépidoptères (99 à 100 % d'occurrence ; 73 à 100 % du volume) et notamment des petites espèces d'envergure inférieure à 30mm (Sierro, 1997). De nombreuses familles de lépidoptères nocturnes (*Arctiidae*, *Noctuidae*, *Pyrallidae*, *Geometridae*, *Notodontidae*, *Sphingidae*, *Lymantridae* par exemple) et de neuroptères (*Chrysopidae*) ont développé, notamment chez les petites espèces, des organes tympanés, et parfois même des organes émetteurs en réponse à la prédation des chiroptères. Chez ces derniers la capacité d'émettre des sons est associée à la présence de glandes thoraciques au goût répulsif ; ainsi une chauve-souris associerait rapidement le mauvais goût d'une proie au signal perçu avant la capture, et ne tenterait plus de les poursuivre. Nous avons cependant pu constater que certaines espèces spécialisées (*Plecotus auritus* par ex.), contournaient cette stratégie en ne consommant que l'abdomen de ce type de proies, qui est par ailleurs la partie la plus nutritive (Barataud, 1990).

Chez les espèces tympanées non émettrices, l'audition d'une séquence de chiroptère en chasse entraîne un comportement de fuite chez la proie, qui affiche un taux de survie aux attaques en moyenne 40 % supérieur à celui d'insectes rendus sourds (Roeder, 1967).

Chez les chiroptères consommant régulièrement ce type de proies on constate des adaptations visant à diminuer la perception de leurs signaux sonar par les insectes.

C'est ainsi que le genre *Rhinolophus* (Fenton & Fullard, 1979), et *Tadarida teniotis* (Rydell & Arlettaz, 1994) utilisent le principe des fréquences décalées (allotonic frequencies), en émettant respectivement au-dessus et en dessous des seuils de sensibilité auditive des insectes tympanés. La sensibilité auditive des papillons est généralement comprise entre 20 et 50 kHz (Pavey & Burwell, 1998). Chez des espèces relativement grandes comme *Noctua pronuba* et *Agrotis segetum*, la sensibilité maximale se situe entre 15 et 25 kHz, ce qui représente une excellente adaptation aux fréquences émises par les chiroptères de grande taille (*Nyctalus*, *Eptesicus*) qui sont plus susceptibles d'être leurs prédateurs (Waters & Jones, 1996). La Barbastelle émet dans la gamme de fréquences audibles par ses proies. Son adaptation est donc basée sur d'autres principes que celui des fréquences décalées. Les espèces du genre *Plecotus* émettent à des intensités très faibles, ou chassent à vue au crépuscule (Barataud, 1990). Selon Waters & Jones (1996), la réduction de l'intensité est un moyen très efficace pour un chiroptère, de contourner la stratégie des proies tympanées, ces dernières réagissant à un seuil minimal correspondant à une distance critique proie-prédateur. Des signaux de 2 ms, d'une intensité

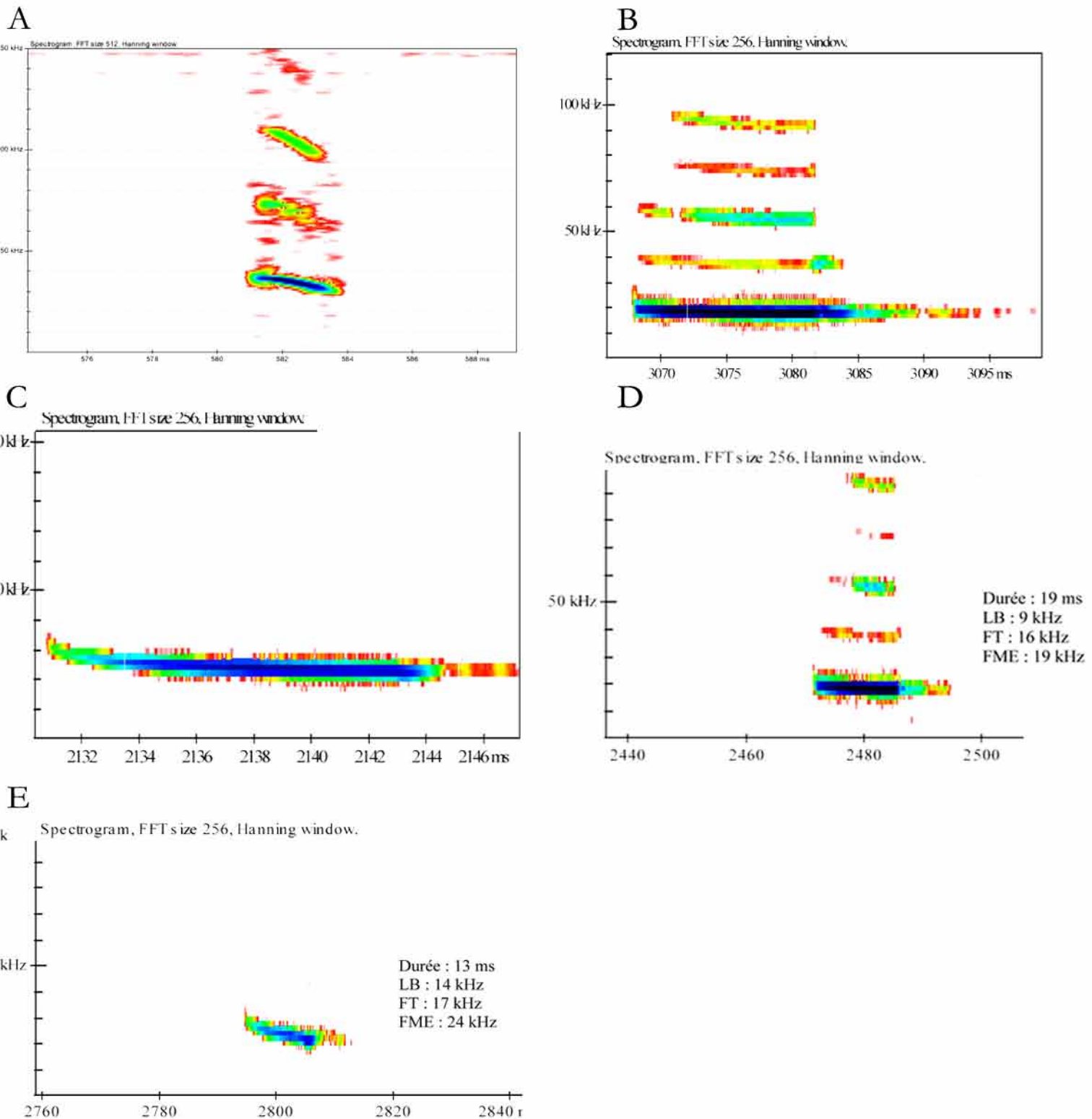


Figure 2 : A : Barbastelle, émission de type A. B-C : Alternance chez la Noctule commune. D : Noctule commune, milieu très ouvert, simple détection absence ou présence d'obstacles. 1 E Noctule commune, milieu semi-ouvert, entre 10 et 30 m des obstacles, recherche active de proies ou d'obstacles.

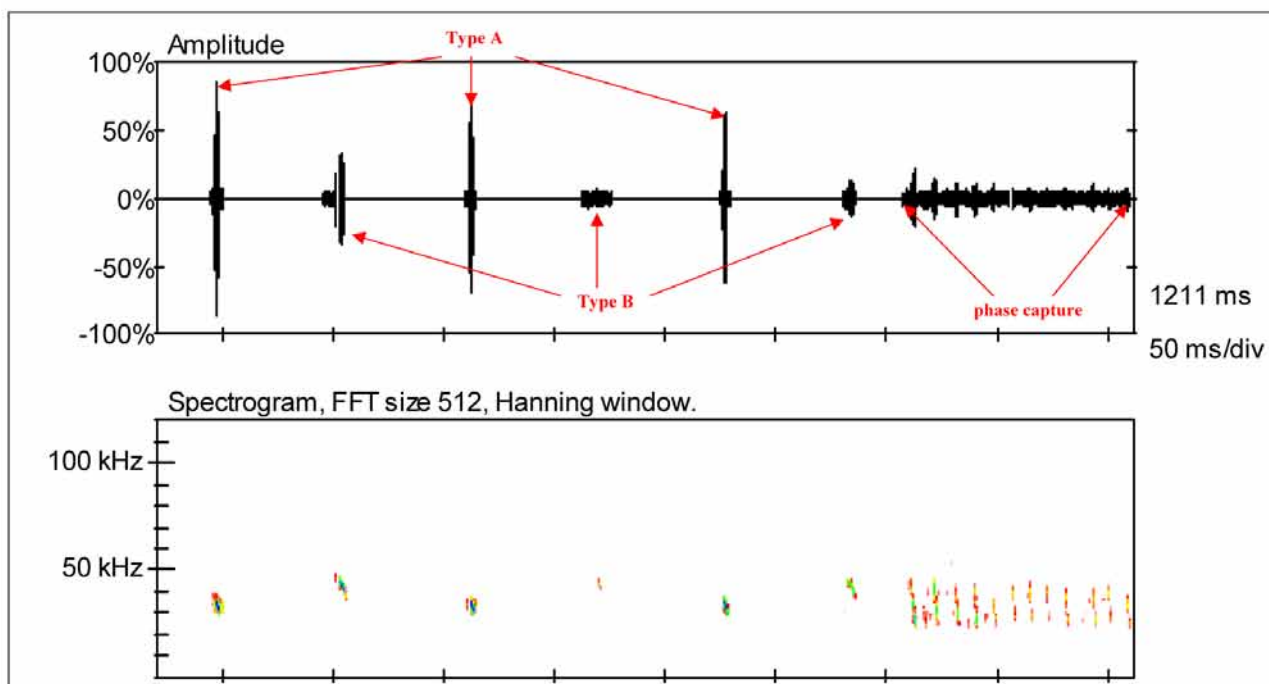


Figure 3 : *B. barbastellus* : séquence de capture de proie ; transition directe phase de croisière (alternance) - phase de capture, sans la phase d'approche.

inférieure à 50 dB, ne seraient repéré qu'à 10-15 cm par un papillon (Fullard & Fenton, 1980). Or la Barbastelle utilise deux types de signaux, l'un faible mais l'autre à l'intensité bien plus forte. Ses émissions acoustiques ne correspondent donc qu'imparfaitement à cette stratégie.

Fullard & Fenton (1980) signalent aussi que la diminution de la durée du signal du chiroptère atténue la capacité d'analyse de l'information qu'il contient, par la proie tympanée. Les signaux de la Barbastelle sont courts, surtout le type A qui par ailleurs est le plus intense, donc le plus susceptible de déclencher une réaction de l'insecte. Ce facteur joue certainement un rôle dans le cryptage du sonar à destination des proies, mais explique difficilement à lui seul la haute spécialisation alimentaire du prédateur.

Enfin, l'augmentation progressive de la récurrence des signaux, typique d'une phase d'approche, est décrite par Roeder (1964) comme déclencheur de la réaction de fuite (ou d'émissions acoustiques défensives pour les papillons émetteurs) de la proie tympanée. C'est pendant cette phase d'approche que le papillon a le plus de chances d'échapper à son prédateur, lors de la phase de capture il est souvent trop tard (Waters, 1996). La récurrence d'une phase d'approche chez une espèce de lisière comme *Pipistrellus kuhli* est d'environ 30 à 70 Hz (Waters, 1996). Ainsi l'absence de séquence d'approche chez *B. barbastellus* lui permettrait de se rapprocher de sa proie jusqu'à un seuil critique pour cette dernière.

La présence de signaux de croisière différant par l'intensité, la structure et la fréquence, et régulièrement alternés, empêche certainement la mise en alerte du système nerveux de la proie, qui ne réagit pas à une récurrence de 9 Hz (correspondant à la prise en compte séparée de chacun des deux types) de signaux fondus dans un environnement sonore omniprésent (celui des

Pipistrelles). Cette hypothèse sous-entend que le système sensoriel du papillon est suffisamment performant pour distinguer les différences entre les deux types alternés. Il est probable que parmi ces différences, l'intensité et la fréquence jouent un rôle majeur. L'ensemble des paramètres des deux signaux constituerait un compromis entre deux pressions de sélection : la discrétion vis-à-vis des proies préférentielles, et la fonction de localisation des éléments de son environnement de vol. Comme le soulignent Denzinger *et al.* (2001), le type A pourrait avant tout servir dans la détection des obstacles à moyenne distance (fréquence assez basse, bande étroite et intensité forte), et le type B dans la localisation spatiale de ces obstacles à plus courte distance (fréquence plus haute, bande légèrement plus large). Ainsi le type A constituerait un compromis entre la nécessité de sonder relativement loin (grâce à une forte intensité), et la contrainte de mettre en alerte le système sensoriel de la proie le plus tardivement possible (en raccourcissant la durée au maximum). De même le type B serait un compromis entre une intensité d'une part suffisante pour localiser les obstacles et proies suffisamment tôt, et d'autre part la plus faible possible pour accentuer au maximum l'écart avec le type A.

ADAPTATION DU PRÉDATEUR À LA POURSUITE DE SES PROIES

Quelques enregistrements de séquence de capture témoignent d'une réaction de la proie, à travers une longue durée de la phase de poursuite, et une récurrence très forte des signaux correspondants (le même phénomène est couramment observé chez *Miniopterus schreibersi*). Ainsi la Barbastelle n'a pas toujours la

possibilité de ménager un effet de surprise optimal, et se trouve entraînée dans une longue poursuite riche en crochets.

Ceci demande des capacités de vol particulières pour un chasseur en poursuite qui joue aussi sur la vitesse pour surprendre ses proies.

La forme de l'aile et la masse d'une chauve-souris vont être des éléments déterminants dans ses aptitudes de vol (Baagøe, 1987 ; Norberg, 1981 ; Vaughan, 1970). Une aile longue et étroite associée à une masse importante entraînent une charge alaire forte, qui oblige un chiroptère ou un oiseau à se déplacer à une vitesse minimale élevée pour éviter le décrochement et la chute ; ces espèces auront besoin d'espace libre pour évoluer, elles pourront changer rapidement de direction par des crochets brusques mais nécessitant un grand volume : elles sont dites « agiles ». À l'opposé une aile plus courte et large, associée à une faible masse, permettront à un chiroptère, grâce à une charge alaire très faible, de voler lentement sans décrocher, voire de faire du sur-place sans trop d'effort, et de louvoyer entre des obstacles nombreux dans un volume restreint : une telle espèce est dite « manoeuvrable ». Chez les chiroptères, c'est le 3^e doigt (D3) et l'avant-bras (AB) qui déterminent la longueur de l'aile, et le 5^e doigt (D5) sa largeur. On obtient donc en combinant ces mesures un indice alaire : $(AB+D3)/D5$, qui indique le degré de manoeuvrabilité d'une espèce (plus l'indice est faible, plus l'espèce est manoeuvrable). Ces mêmes mesures permettent de calculer la surface alaire en mm^2 : $((AB \times D5) + (D3 \times D5))/2 \times 2$, qui, combinée avec la masse (M) permet le calcul de la charge alaire en kg/m^2 : $(M/\text{surface alaire}) \times 1000$ (plus la charge est faible, plus l'espèce est manoeuvrable).

Nous avons mis en relation sur la Fig. 4 ces deux variables morphologiques pour quelques espèces, dont *B. barbastellus*. Nous avons positionné les valeurs de *Nyctalus noctula* (espèce agile par excellence) comme référence par rapport aux espèces les plus manoeuvrables qui sont en bas à gauche du graphique. Curieusement pour un chasseur en poursuite rapide, *B. barbastellus* se trouve aux côtés de *Plecotus auritus*, glaneur très manoeuvrable ; sa charge alaire est même légèrement moins élevée. *Myotis mystacinus* et *Pipistrellus pipistrellus*, deux autres chasseurs en poursuite respectivement de sous-bois et de lisière, ont des indices alaires plus forts, indiquant une manoeuvrabilité moindre. Il est probable que cette caractéristique inattendue ait évolué afin d'améliorer les performances de vol au moment de la poursuite de proies tympanées accélérant et complexifiant leur trajectoire pour échapper à leur prédateur.

Ainsi chez la Barbastelle, l'alternance de deux types de signaux, associée à l'absence de phase d'approche, s'avérerait être une adaptation très sophistiquée à la consommation de proies tympanées. Cette stratégie qualifiable de « mimétisme acoustique trompeur » permet un régime alimentaire hautement spécialisé, avec 70 à 100 % de lépidoptères de petite taille dont beaucoup sont tympanés.

BIBLIOGRAPHIE

- AHLEN I., 1981** - *Identification of Scandinavian Bats by their sounds*. Swed. Univ. Agric. Sc. - Dep. Wild. Ecol. Rapport 6, 58 pp.
- BAAGØE, H.J. 1987** - *The Scandinavian bat fauna: adaptive wing morphology and free flight in the field*. In Recent advances in the study of bats,
- FENTON, M.B., P. RACEY, J.M.V. RAYNER EDS.** - *Cambridge University Press*, p 57-74.
- BARATAUD M., 1990** - Éléments sur le comportement alimentaire des Oreillard brun et gris *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758) et *Plecotus austriacus* (Fischer, 1829). *Le Rhinolophe* 7 : 3-10.
- BARATAUD M., 1996** - *The inaudible world & the world of bats: acoustic identification of French bats*. 2 CDs + booklet 47 pp. Sittelle publisher, Mens (France).
- BARATAUD M., 1999** - Structures d'habitats utilisés par la Barbastelle en activité de chasse. Premiers résultats. p. 111-116. In ROUE, S.Y. & M. BARATAUD (coord.). Habitats et activité de chasse des chiroptères menacés en Europe : synthèse des connaissances actuelles en vue d'une gestion conservatrice. *Le Rhinolophe*, Vol. Spéc. n°2 . 137 pp.
- BARATAUD M., 2002** - *Acoustic method for European bat identification*. CD + booklet 14 pp. Sittelle publisher, Mens (France).
- BARATAUD, M. 2004** - Acoustic variability and identification possibilities in 7 species of the genus *Myotis*. In Barataud & coll. 5th European Bat Detector Workshop. Tronçais, August 2002. *Le Rhinolophe* 17 : 43-62.
- BECK A., 1995** - Fecal analyses of European bat species. *Myotis* 32-33 : 109-119.
- DENZINGER A., SIEMERS B. N., SCHAUB A., SCHNITZLER H.-U., 2001** - Echolocation by the barbastelle bat, *Barbastella barbastellus*. *J. Comp. Physiol. A*. 187 : 521-528.
- FENTON M.B. & FULLARD, J.H., 1979** - The influence of moth hearing on bat echolocation strategies. *J. Comp. Physiol.* 132A : 177-186.
- FULLARD J.H. & FENTON M.B., 1980** - *Echolocation signal design as a potential counter-countermeasure against moth audition*. p. 899-900. In *Animal Sonar Systems*. Busnel & Fish ed. 428 pp.
- KONSTANTINOV A.I. & MAKAROV A.K., 1981** - Bioacoustic characteristics of the echolocation system of the European wide-eared bat *Barbastella barbastellus*. *Biophysics* 26 : 1112-1118.
- LETARD D., 1999** - *Variabilité des signaux acoustiques de la Barbastelle Barbastella barbastellus (Schreber, 1774): analyse physique et interprétation écologique*. Thèse école nationale vétérinaire de Lyon. 104 p.
- NORBERG, U.M. 1981** - Flight, morphology in the ecological niche of some birds and bats. In *Vertebrate Locomotion*, ed. M.H. Day. p 173-197. *Symposia of the Zoological Society of London* 48. London Academic Press.
- PAVEY C.R. & BURWELL C.J., 1998** - Bat predation on eared moths : a test of the allotonic frequency hypothesis. *Oikos* 81 : 143-151.
- ROEDER K. D., 1964** - Aspects of noctuid tympanic nerve response having significance in the avoidance of bats. *J. insect Physiol.* 10 : 529-546.
- ROEDER K. D., 1967** - *Nerve cells and insect behaviour*. 2nd edn. Cambridge, Massachusetts : Harvard University Press.
- RYDELL J. & ARLETTAZ, R., 1994** - Low frequency echolocation enables the bat *Tadarida teniotis* to feed on tympanate insects. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 257 : 175-178.
- RYDELL J., NATUSCHKE G., THEILER A. & ZINGG, P.E., 1996** - Food habits of the Barbastelle bat *Barbastella barbastellus*. *Ecography* 19 : 62-66.
- SCHUMM A., KRULL D. & NEUWEILER G., 1991** - Echolocation in the notch-eared bat, *Myotis emarginatus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28 : 255-261.
- SIEMERS B. M. & SCHNITZLER H. U., 2000** - Natterer's bat (*Myotis nattereri* Kuhl, 1818) hawks for prey close to vegetation using echolocation signals with very broad bandwidth. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47 : 400-412.
- SIERRO A., 1997** - Sélection de l'habitat et spécialisation trophique chez la Barbastelle. *Arvicola* 9(1) : 11-14.
- SIERRO A. & ARLETTAZ R., 1997** - *Barbastelles bats (Barbastella spp.) specialize in the predation of moths : implications for foraging tactics and conservation*. *Acta ecologica* 18(2) : 91-106.
- TUPINIER Y., 1996** - *European bats. Their world of sound. Sittelle et Soc. Linnéenne de Lyon*. France. 132 pp.
- TUPINIER Y. & BIRAUD Y., 1983-1984** - Variabilité des signaux de croisière de *Myotis daubentoni* (Kuhl, 1819) (*Chiroptera : Vespertilionidae*). *Myotis* 21-22 : 78-81.
- VAUGHAN, T.A. 1970** - Flight patterns and aerodynamics. In *Biology of bats*, Vol. 1 ed. W.A. Wimsatt. New-York ; *Academic Press*. 195-216.
- VAUGHAN N., 1997** - The diets of British bats. *Mammal Rev.* 27(2) : 77-94.
- WATERS D.A., 1996** - The peripheral auditory characteristics of noctuid moths : information encoding and endogenous noise. *J. Exp. Biol.* 199 : 857-868.
- WATERS D.A. & JONES G., 1996** - The peripheral auditory characteristics of noctuid moths: responses to search-phase echolocation calls of bats. *J. Exp. Biol.* 199 : 847-856.