

Comportement acoustique des chiroptères de Tenerife (archipel des Canaries)

Par **Julien BARATAUD** (julien.barataud@gmail.com)
Yves BAS (yves.bas@gmail.com)
Michel BARATAUD (michel.barataud1@orange.fr)



Résumé

Des relevés acoustiques au détecteur d'ultrasons ont été réalisés en avril 2017 et février 2019 sur trois îles des Canaries, et plus particulièrement sur Tenerife ; 161 séquences sonores attribuables à sept taxons ont été analysées. *P. maderensis* est la plus contactée ; elle se caractérise par : 1) des fréquences plus élevées que *P. kuhlii* sur le continent ; 2) l'utilisation intensive de la structure FM sigmoïde dans tous les comportements de chasse ; 3) une extension de niche acoustique rendant peu probable l'existence d'une autre espèce de Pipistrelle sur Tenerife. *P. conf.kuhlii*, enregistrée sur Fuerteventura, est en recouvrement avec la niche acoustique de *P. maderensis*, cette similitude n'étayant pas l'hypothèse d'une séparation spécifique entre ces deux taxons dans les Canaries. *H. savii*, *T. teniotis* et *N. leisleri* se caractérisent par des fréquences plus élevées que celles relevées en Europe. *P. teneriffae*, comparé à *P. austriacus*, montre des caractéristiques accrues de spécialisation à la chasse des papillons tympanées en milieu ouvert. *B. barbastellus* utilise des FME plus basses qu'en Europe, ce qui,

examiné dans le contexte des niches acoustiques des Canaries, conforte la théorie d'un mimétisme acoustique utilisé comme leurre pour ses proies tympanées. Enfin, un examen des niches acoustiques des espèces présentes, suggère un scénario explicatif des différences entre signaux sonar aux Canaries et sur le continent.

Abstract

Acoustic surveys were conducted with ultrasound detectors in April 2017 and February 2019 on three of the Canary Islands, and more specifically on Tenerife; 161 sound sequences attributable to seven taxa were analyzed. *P. maderensis* is the most frequently contacted; this species is characterized by: 1) higher frequencies than *P. kuhlii* on the mainland; 2) the intensive use of the sigmoid FM structure in all hunting behaviors; 3) an acoustic niche extension making the

existence of another *Pipistrellus* species on Tenerife unlikely. *P. conf. kuhlii*, recorded on Fuerteventura, overlaps with the acoustic niche of *P. maderensis*; this similarity does not support the hypothesis of a specific separation between these two taxa in the Canary Islands. *H. savii*, *T. teniotis* and *N. leisleri* are characterized by higher frequencies than those found in Europe. *P. teneriffae*, compared to *P. austriacus*, exhibits increased specialization characteristics when hunting tympanate moths in an open environment. *B. barbastellus* is the only species studied to have a lower FME than in Europe, which, in the context of the acoustic niches of the Canaries, reinforces the theory of acoustic mimicry used as a decoy for its tympanate prey. Finally, an examination of the acoustic niches of the species present suggests a scenario explaining the differences between sonar signals in the Canaries and on the continent.



Figure 1.

Image satellite (Google Maps) de l'archipel des Canaries et de la côte marocaine.

Introduction

L'archipel atlantique des îles Canaries (Espagne) comprend sept îles s'étalant sur environ 500 km de longitude, et dont les deux plus occidentales, Lanzarote et Fuerteventura, sont situées à une centaine de kilomètres de la côte continentale marocaine (**Figure 1**). Tenerife est la plus orientale du groupe des quatre îles occidentales ; avec ses 2 034 km² c'est la plus grande île de l'archipel ; son volcan central, le Teide, culmine à 3 718 mètres d'altitude. Tenerife est également l'île la plus peuplée de la Macaronésie, avec 908 555 habitants. Son climat est de type subtropical méditerranéen ; on y rencontre une grande variété d'habitats, combinaison des variations d'altitude et d'exposition. La partie sud est semi désertique ; la partie nord plus humide accueille des laurisylves, forêts primaires de lauriers (FERNÁNDEZ-PALACIOS 2009) ; sur les pentes sud du volcan, jusqu'à plus de 2000 m, se développent des pinèdes sèches clairsemées parfois anciennes. Huit espèces de chiroptères sont répertoriées dans les Canaries, dont sept sont notées à Tenerife :

- *Pipistrellus maderensis* : décrite en 1878 ; espèce la plus abondante sur les quatre îles occidentales (Tenerife, Gomera, El Hierro, La Palma), de 0 à 2150 m d'altitude, dans une majorité d'habitats (FARJADO & BENZAL 2002 ; TRUJILLO & BARONE 1993) ;
- *Pipistrellus kuhlii* : citée depuis 1922 (IBÁÑEZ & FERNÁNDEZ 1922) ; présente de 15 à 350 m d'altitude ; notée selon TRUJILLO & BARONE (1993) uniquement sur les trois îles orientales : occasionnelle sur Grande Canarie et Lanzarote, et commune sur Fuerteventura ; selon FARJADO & BENZAL (2002) et PESTANO *et al.* (2003b), elle est aussi présente sur Tenerife,

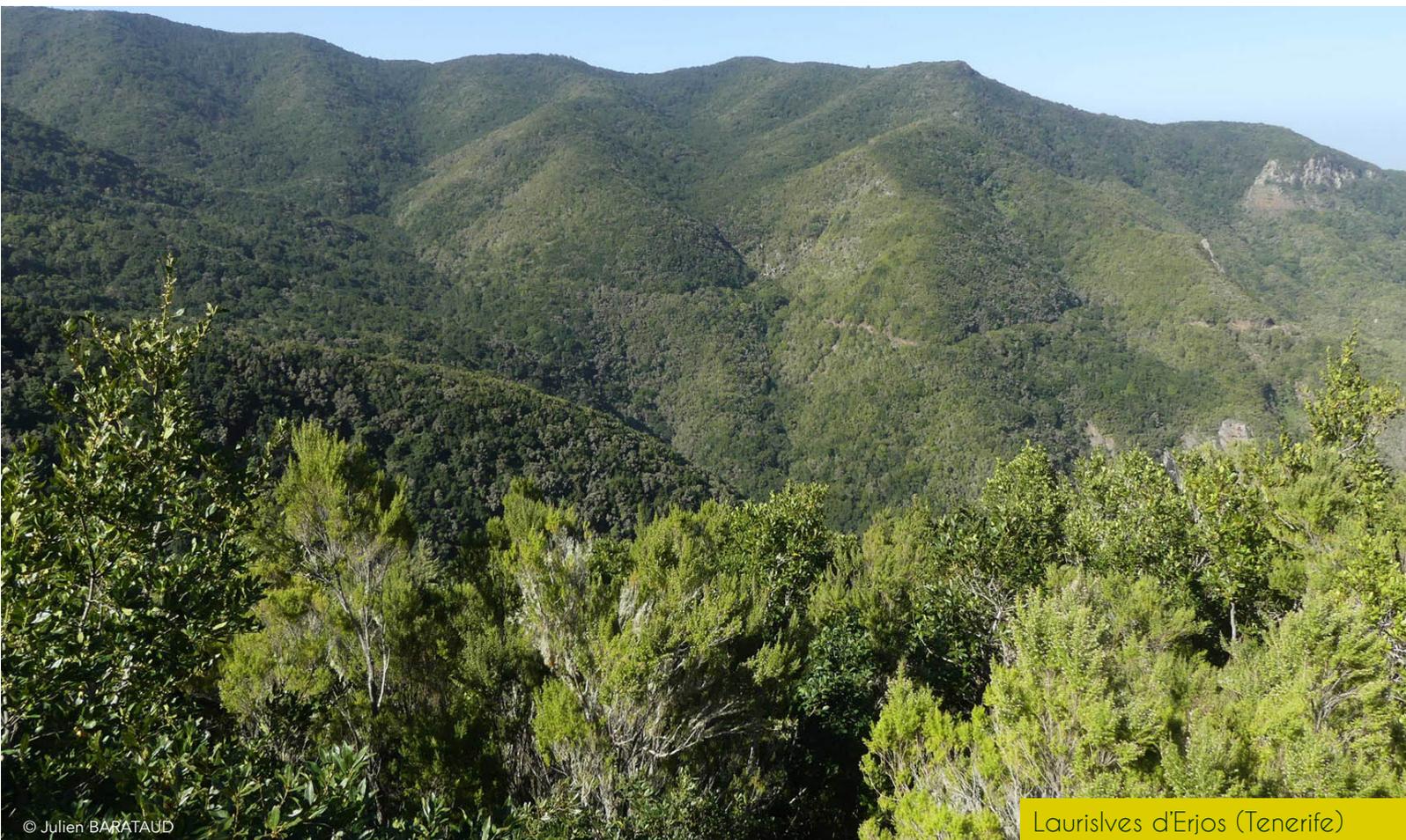
avec des individus capturés en 2001 dans les pinèdes de La Guancha, La Esperanza et Arico ;

- *Hypsugo savii* : découverte en 1859 (IBÁÑEZ & FERNÁNDEZ 1922) ; présente sur les cinq îles occidentales, de 0 à 2150 m d'altitude, dans les habitats rocheux (TRUJILLO & BARONE 1993), et également sur Fuerteventura où un seul individu a été trouvé en 1992 (FARJADO & BENZAL 2002) ;
- *Nyctalus leisleri* : découverte en 1980 sur Tenerife (TRUJILLO *et al.* 1988) ; présente sur Tenerife et La Palma, de 0 à 2150 m d'altitude, dans une majorité d'habitats (TRUJILLO & BARONE 1993) mais principalement dans les pinèdes (FARJADO & BENZAL 2002) ;
- *Plecotus teneriffae* : découverte en 1907 (IBÁÑEZ & FERNÁNDEZ 1922) ; présente sur Tenerife, El Hierro et La Palma, de 150 à 2300 m d'altitude, dans une majorité d'habitats (FARJADO & BENZAL 2002 ; TRUJILLO & BARONE 1993) ;
- *Barbastella barbastellus guanchae* : découverte en 1904 et décrite comme sous-espèce en 1987, présente sur Tenerife et La Gomera où elle est considérée comme rare (TRUJILLO *et al.* 2002) ; présente sur les versants nord de 20 à 1380 m d'altitude, des zones cultivées en lisière forestière jusqu'aux pinèdes et laurisylves ;
- *Tadarida teniotis* : découverte à El Hierro en 1978 (HUTTERER 1979) ; présente sur les cinq îles occidentales, de 0 à 2300 m d'altitude dans une majorité d'habitats (FARJADO & BENZAL 2002 ; TRUJILLO & BARONE 1993) ;
- *Eptesicus serotinus* est citée comme accidentelle, avec une seule mention en 1988 à Lanzarote (FARJADO & BENZAL 2002) ; les espèces présentes aux Canaries semblant d'origine nord africaine, il s'agirait sans doute d'*Eptesicus isabellinus*.

Le peuplement chiroptérologique des Canaries cumule deux intérêts écologiques majeurs : l'évolution biologique dans un contexte d'isolement insulaire, et la double influence géographique - européenne et africaine - dans l'origine des populations colonisatrices, en lien avec l'histoire récente des refuges glaciaires (SALGUEIRO *et al.* 2007). Des études sur les émissions sonar des espèces de Macaronésie ont eu lieu principalement à Madère (RUSSO *et al.* 2009, TEIXEIRA & JESUS 2009), les données sur les Canaries ne faisant l'objet, à notre connaissance, que de mentions générales sur les fréquences utilisées (FARJADO & BENZAL 2002, TRUJILLO & BARONE 1993). Or, l'éloignement important entre les trois archipels septentrionaux (450 km entre les Canaries et Madère, 850 km entre Madère et les Açores) limitant fortement la probabilité d'un flux de gènes, ajouté à la disparité de l'origine et de l'ancienneté de leurs peuplements initiaux, doivent théoriquement engendrer

des différences acoustiques, liées à l'empreinte phylogénétique comme à l'adaptation aux contextes locaux ; ces éventuelles différences peuvent apporter leur contribution à une meilleure compréhension de l'histoire naturelle des chiroptères de Macaronésie.

En avril 2017 (YB) et en février 2019 (JB), deux d'entre nous ont réalisé des relevés acoustiques au détecteur d'ultrasons sur trois îles de l'archipel des Canaries : Fuerteventura, Lanzarote et Tenerife, cette dernière cumulant la plus forte pression d'écoute et le plus grand nombre de séquences sonores. Sept des huit taxons décrits sur l'archipel ont été contactés ; nous présentons ici les résultats des analyses des séquences acoustiques, et formulons des hypothèses issues d'une double comparaison : interspécifique locale, et intraspécifique entre les valeurs constatées aux Canaries et celles mesurées sur les signaux sonar des populations européennes.



© Julien BARATAUD

Laurislves d'Erjos (Tenerife)

Matériel et méthode

Chaque espèce a été enregistrée dans des conditions correspondant à une activité de vol naturel.

La collecte des données a été réalisée grâce à deux modèles de détecteurs d'ultrasons : 1) enregistreur automatique SM2BAT+ de Wildlife Acoustics, utilisé du 2 au 4 avril sur Lanzarote, du 5 au 7 avril 2017 sur Fuerteventura et du 8 au 18 avril 2017 sur Tenerife, durant 16 nuits complètes (chacune d'une durée d'environ 11 h 30, cumulant ainsi 184 h d'écoute passive) ; 52 séquences (contenant une à deux espèces), jugées représentatives de la diversité des espèces et comportements, ont été sélectionnées pour l'analyse ; 2) enregistreur automatique **Passive Recorder** développé par Jean-Dominique Vrignaut ; utilisé sur Tenerife entre le 20 et le 25 février 2019, durant cinq nuits complètes et un début de soirée (61 heures

de temps d'écoute cumulé, 99 séquences contenant des signaux de chiroptères).

Tenerife a concentré ainsi l'essentiel de la pression d'écoute, répartie sur dix sites (**Figure 2**). Les habitats inventoriés vont de la côte océanique semi désertique aux forêts clairsemées de vieux pins à 2100 m d'altitude, en passant par les laurisylves, les ravins rocheux buissonnants et les landes à bruyères arborescentes (**Tableau 1**).

L'analyse des séquences sonores correspond à la méthode d'écologie acoustique (BARATAUD 2015).

Toutes les séquences collectées en hautes fréquences ont été transformées en expansion x 10, puis ont fait l'objet de deux types d'analyse : auditive et informatique. Analyse auditive.

Pour chaque signal, les critères pris en compte sont :

- la structure, c'est-à-dire les caractéristiques de l'évolution de la



fréquence en fonction du temps : quasi fréquence constante (QFC) pour les signaux dont la largeur de bande est inférieure à 5 kHz ; fréquence modulée (FM) pour les signaux dont la largeur de bande est supérieure à 5 kHz ; FM aplaniée (FM/QFC ou FM apl) pour les signaux combinant les deux structures précédentes ;

- le timbre (type de sonorité appréciable en expansion de temps x 10) : sifflé, nasillard ou miaulé ;

- la répartition de l'énergie au sein du signal (présence et emplacement d'un éventuel pic d'énergie audible).

Pour la séquence complète, une éventuelle variation de rythme (régularité et récurrence) est mise en relation avec une éventuelle variation de structure audible des signaux, et avec le comportement de l'individu (distance aux obstacles principalement) lorsqu'il a pu être observé visuellement.

Analyse informatique (logiciel BatSound, Pettersson Elektronik ABTM).

Pour chaque signal, les critères pris en compte sont : la durée totale du signal, la fréquence initiale (FI) et la fréquence terminale (FT) du fondamental, la largeur de la bande (LB) des fréquences balayées, la fréquence du maximum d'énergie (FME) du fondamental (plus l'harmonique 1 pour les signaux de *Plecotus*). Pour les signaux en fréquence modulée (FM), la durée, la LB et la FT sont mesurées sur spectrogramme (fenêtre FFT de 512 points, type Hanning). La FME est définie comme la fréquence concentrant le plus d'énergie d'après l'analyse de densité spectrale (fenêtre FFT de 512 points). Les mesures de FI des signaux QFC sont réalisées grâce à la densité spectrale avec une fenêtre FFT de densité spectrale de 256 points. L'atténuation atmosphérique agissant surtout sur les hautes fréquences, nous avons sélectionné les signaux les plus intenses possibles, afin d'obtenir des mesures précises de largeur de bande et

de durée.

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

Le contexte environnemental de vol, noté sur le terrain, est intégré à l'analyse des paramètres de structures, de fréquences et de récurrence, pour mieux interpréter les liens entre le comportement acoustique et le comportement de vol, à l'échelle ponctuelle de l'individu et plus générale des traits de l'espèce.

Résultats et discussion

Sept des huit taxons identifiés dans les Canaries étaient présents parmi les 161 séquences sonores collectées (**Tableau 1**) lors des deux sessions d'études en avril 2017 et en février 2019. Les trois sites de l'île de Lanzarote, et le site de La Caleta sur Tenerife sont les seuls, en dépit d'une pression d'écoute de trois nuits, à n'avoir fourni aucun enregistrement de chiroptères ; par ailleurs, une soirée sur les deux consacrées au site de La Mata à Fuerteventura s'est révélée vide de contacts. Il semble que ces contextes semi désertiques soient peu propices à l'activité de chasse des chiroptères.

Les mesures effectuées sur un échantillonnage de 378 signaux provenant des Canaries (**Tableau 2**) ont été comparées avec celles issues des travaux réalisés en Europe (BARATAUD 2015) selon une méthode identique. Nos enregistrements sur les îles Canaries ayant été réalisés en aveugle, c'est grâce à la bibliographie existante, et à une bonne connaissance des répertoires de signaux sonar utilisés par l'ensemble des espèces européennes, qu'ils ont pu être attribués, par analogie, à telle ou telle espèce.

Tableau 1.

Informations sur les localités inventoriées au détecteur d'ultrasons (sauf Boca Tauce sur Tenerife, où *T. teniotis* a été contacté à l'oreille nue) ; espèces contactées et nombre de séquences sonores collectées.

Iles	Sites	Habitat principal	Altitude (m)	Dates	Temps d'écoute	Espèces	N. seq.
Lanzarote	Arrecife ; barrage du Palomo ; Laguna de Janubio	semi désertique, bord de barrage	< 100	02-04 avril 2017	3 nuits	néant	0
Fuerteventura	Los Molinos	semi désertique, bord de barrage	130	05 avril 2017	1 nuit	<i>Pipistrellus conf. kuhlii</i>	8
	La Mata (Tuineje)	jardins, vergers	60	06-07 avril 2017	2 nuits	<i>Pipistrellus conf. kuhlii</i>	2
Tenerife	Los Cazadores (Fasnia)	ravin rocheux	930	08-09 avril 2017	2 nuits	<i>Tadarida teniotis</i>	3
						<i>Pipistrellus maderensis</i>	2
	Anaga	bruyères arborescentes	870	10-11 avril 2017	2 nuits	<i>Pipistrellus maderensis</i>	1
						<i>Barbastella barbastellus</i>	2
	Afur	ruisseau, falaises	210	12 avril 2017	1 nuit	<i>Hypsugo savii</i>	2
						<i>Pipistrellus maderensis</i>	1
	Rosa Vieja	ravin rocheux	1010	13 avril 2017	1 nuit	<i>Hypsugo savii</i>	2
						<i>Pipistrellus maderensis</i>	2
						<i>Tadarida teniotis</i>	2
	Herquio	ravin rocheux	490	14 avril 2017	1 nuit	<i>Barbastella barbastellus</i>	4
						<i>Hypsugo savii</i>	8
						<i>Pipistrellus maderensis</i>	7
						<i>Plecotus teneriffae</i>	1
	El Portillo	mare, pinède	2060	15-16 avril 2017	2 nuits	<i>Tadarida teniotis</i>	1
						<i>Hypsugo savii</i>	2
<i>Pipistrellus maderensis</i>						3	
<i>Plecotus teneriffae</i>						1	
El Palmar	jardins, vergers	600	18 avril 2017	1 nuit	<i>Pipistrellus maderensis</i>	1	
La Caleta	semi désertique	20	20-21 février 2019	3 nuits	néant	0	
Boca Tauce (contact auditif)	caldeira	2030	22 février 2019	0h30	<i>Tadarida teniotis</i>	1	
Las Lajas	pinède clairsemée	2100	22-23 février 2019	1 nuit + 1 soirée de 3h30	<i>Pipistrellus maderensis</i>	35	
					<i>Nyctalus leisleri</i>	6	
					<i>Plecotus teneriffae</i>	2	
Erjos	laurisylve	1000	25 février 2019	1 nuit	<i>Pipistrellus maderensis</i>	56	
Total	16				21 nuits	7	161

Tableau 2.

Valeurs moyennes et écart-types mesurées sur les signaux des sept espèces contactées aux Canaries, comparées avec les valeurs mesurées en Europe (d'après BARATAUD 2015).

Espèces	Structure ou type	Origine	n. signaux (séqu.)	Durée intervalles (ms)		Durée signaux (ms)		Fréquence initiale (kHz)		Fréquence terminale (kHz)		Largeur de bande (kHz)		Fréq. max. énergie fond. (kHz)		Fréq. max. énergie HI (kHz)	
				Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type
<i>P. maderensis</i>	QFC & FM aplanie	Tenerife	45 (14)	211,8	68,4	5,7	1,0	67,4	11,9	43,6	2,0	23,8	11,5	45,0	1,4		
<i>P. maderensis</i>	FM sigmoïde	Tenerife	85 (24)	158,2	79,0	4,6	0,7	88,3	14,2	36,8	4,1	51,6	11,6	48,4	4,7		
<i>P. conf. kuhlii</i>	FM apl. & sigm.	Fuerteventura	46 (7)	99,5	42,4	5,4	1,5	79,4	19,1	42,1	2,3	37,2	18,4	45,6	5,1		
<i>P. conf. kuhlii</i>	FM aplanie	Europe	125 (19)	131,1	63,4	6,5	2,3	64,7	20,5	37,0	2,5	27,7	20,4	39,7	3,1		
<i>H. savii</i>	QFC	Tenerife	18 (2)	193,8	47,6	11,2	1,4	38,4	2,1	36,8	1,2	1,6	1,2	37,6	1,7		
<i>H. savii</i>	QFC	Europe	32 (4)	282,6	97,1	12,5	2,3	33,5	2,1	32,1	1,3	1,5	1,1	32,4	1,1		
<i>H. savii</i>	FM aplanie	Tenerife	43 (5)	137,3	63,9	8,1	1,4	54,0	8,0	38,3	1,1	15,7	8,0	40,9	1,4		
<i>H. savii</i>	FM aplanie	Europe	49 (9)	156,8	61,0	7,7	1,9	53,9	9,6	33,8	1,8	20,1	9,2	35,1	1,8		
<i>N. leisleri</i>	type A	Tenerife	8 (4)	419,4	148,9	8,0	4,5	28,2	1,9	26,2	1,5	2,0	1,4	27,0	1,6		
<i>N. leisleri</i>	type A	Europe	73 (11)	333,6	123,3	12,1	3,3	25,9	2,1	23,9	1,7	2,0	1,0	24,5	1,7		
<i>N. leisleri</i>	type B	Tenerife	25 (3)	166,2	217,7	4,6	4,2	56,1	14,8	27,6	5,4	28,5	11,7	34,2	6,6		
<i>N. leisleri</i>	type B	Europe	50 (8)	212,9	106,0	9,1	2,5	43,1	7,6	25,7	1,4	17,4	6,9	26,9	1,8		
<i>N. leisleri</i>	social	Tenerife	2 (1)	732,0		16,7	1,8	20,0	0,2	14,8	0,8	5,2	1,0	16,6	0,4		
<i>N. leisleri</i>	social	Europe	29 (7)	1007,4	357,5	26,0	1,9	17,5	0,9	12,7	0,6	4,8	1,0	13,5	0,4		
<i>T. teniotis</i>	QFC	Tenerife	24 (2)	955,8	314,6	13,4	2,2	14,9	2,1	12,5	1,1	2,4	1,4	13,6	1,6		
<i>T. teniotis</i>	QFC	Europe	92 (27)	570,6	280,2	15,5	3,0	13,1	1,7	10,9	1,2	2,2	1,0	11,5	1,3		
<i>T. teniotis</i>	FM aplanie	Tenerife	4 (1)	1556,8	2216,9	10,5	2,7	21,8	1,1	14,5	1,0	7,2	1,1	15,6	0,9		
<i>T. teniotis</i>	FM aplanie	Europe	52 (8)	359,7	146,5	16,3	3,4	27,8	6,4	14,2	1,5	13,6	5,7	15,4	1,6		
<i>P. teneriffae</i>	FM > 6 ms	Tenerife	32 (4)	232,6	61,1	7,5	1,2	41,7	2,1	17,9	1,6	23,8	2,1	26,2	2,4	44,0	3,1
<i>P. austriacus</i>	FM > 6 ms	Europe	31 (6)	165,7	54,0	7,0	0,7	42,0	4,7	18,5	2,4	23,5	4,9	26,9	1,5	49,8	2,7
<i>B. barbastellus</i>	type A	Tenerife	32 (6)	160,8	42,8	3,6	0,6	37,3	1,3	25,1	1,2	12,1	1,9	32,6	0,8		
<i>B. barbastellus</i>	type A	Europe	17 (7)	82,6	40,2	3,2	0,9	37,5	1,8	27,6	1,1	9,8	2,0	34,5	1,5		
<i>B. barbastellus</i>	type B	Tenerife	14 (3)	67,4	5,6	8,5	1,4	44,1	0,9	33,0	1,7	11,1	2,3	41,2	1,9		
<i>B. barbastellus</i>	type B	Europe	17 (7)	58,5	8,4	5,9	2,5	45,5	2,1	34,2	4,0	11,3	3,8	43,1	2,3		

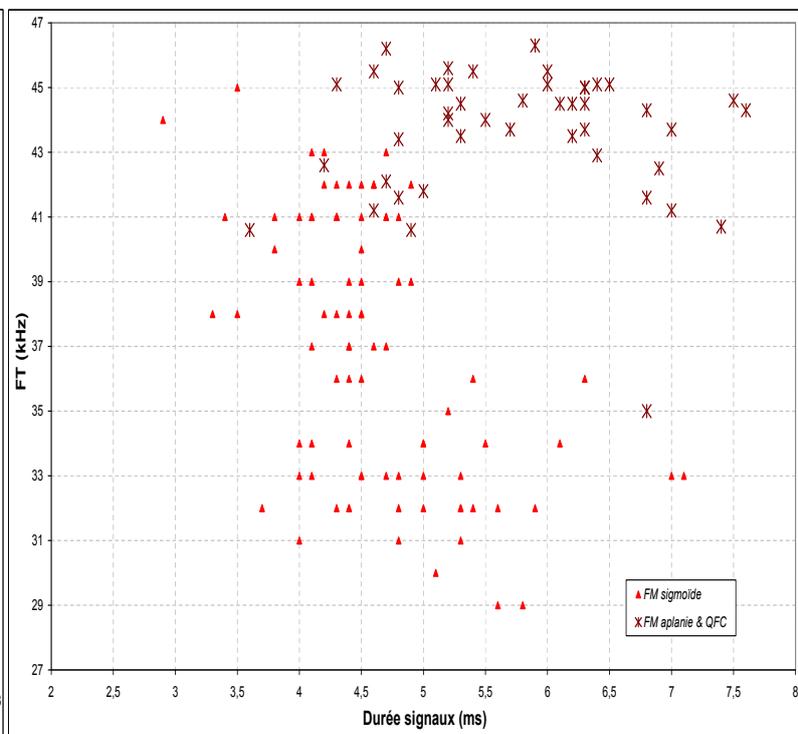
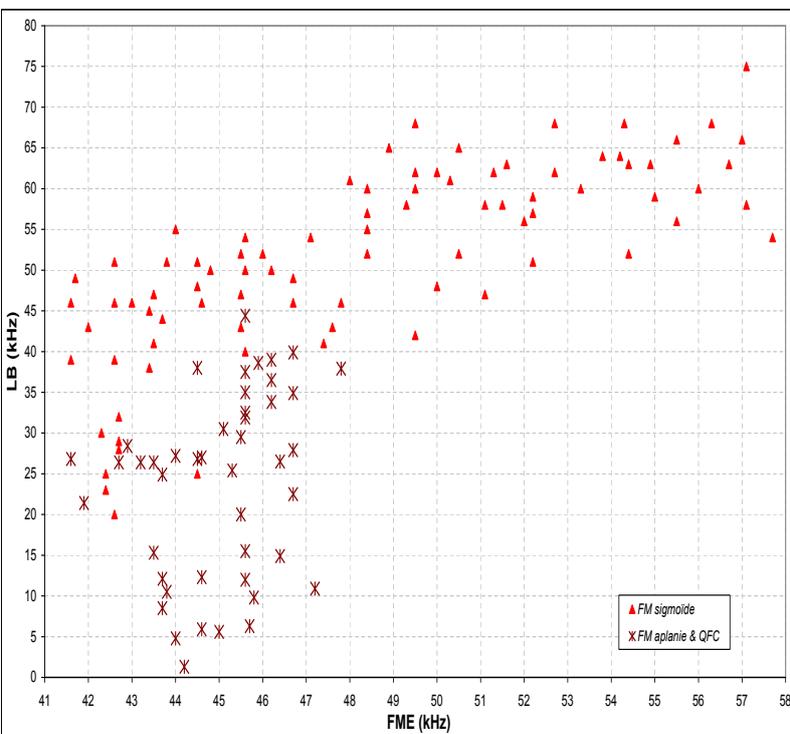
Pipistrellus maderensis

Sur Tenerife, 107 séquences attribuables au genre *Pipistrellus* ont été collectées ; toutes correspondent à *P. maderensis* (JESUS *et al.* 2009 ; RUSSO *et al.* 2009 ; TEIXEIRA & JESUS 2009). La présence de *P. kuhlii* ayant cependant été décrite sur cette île (FARJADO & BENZAL 2002 ; PESTANO *et al.* 2003b), nous avons ventilé nos mesures de signaux sur des graphiques (Figures 3 et 4), et constaté une distribution homogène des deux types de structure les plus rencontrés : FM aplaniée et FM sigmoïde (Figures 5 et 6).

Chacune des deux distributions forme un continuum cohérent, sans aucun hiatus suffisant pour expliquer la présence de deux taxons. L'étalement fréquentiel de chacune des deux structures, inhabituellement grand pour une seule espèce, ne remet pas en cause le caractère monospécifique. En effet, d'une part un individu, dans une seule séquence, peut balayer une bonne partie de cette

gamme fréquentielle (passant de la FM aplaniée à la FM sigmoïde) ; d'autre part chaque gamme fréquentielle est utilisée en cohérence avec le contexte de vol (les FME les plus hautes et les durées les plus courtes étant corrélées avec un rythme plus rapide, témoin d'un environnement plus dense). Ainsi ces graphiques affichent bien le répertoire presque exhaustif (les signaux QFC – LB inférieure à 5 kHz – sont rares dans les séquences collectées, sans doute à cause du milieu souvent forestier) d'une seule espèce. Cette dernière correspond à *P. maderensis* : la gamme de FME est concordante avec la bibliographie existante (Russo *et al.* 2009 donnent pour *P. maderensis* sur Madère des moyennes et écart-types très proches de ceux indiquées dans le Tableau 2 pour la structure FM aplaniée) ; par ailleurs cette espèce est très abondante sur Tenerife (FARJADO & BENZAL 2002 ; TRUJILLO & BARONE 1993).

Les fréquences sont plus élevées chez *P. maderensis* que chez *P. kuhlii* en



Figures 3 (à gauche) et 4 (à droite).

Graphiques bivariés (Fig. 3 : X = durée des signaux ; Y = fréquence terminale. Fig. 4 : X = fréquence du maximum d'énergie ; Y = largeur de bande) montrant la distribution des valeurs mesurées sur les signaux FM aplaniée et FM sigmoïde de *P. maderensis*.

Europe, alors que ces deux espèces sont considérées comme étroitement affiliées (PESTANO *et al.* 2003b) ; cette caractéristique est supposée être en lien avec la taille plus faible de *P. maderensis* (Russo *et al.* 2009), cette réduction pouvant être due à l'effet d'insularité qui génère des ressources trophiques plus limitées (KRZANOWSKI 1967) ; une FME plus élevée permet d'augmenter l'éventail de proies en accédant à des insectes plus petits (les longueurs d'ondes de *P. maderensis* et *P. kuhlii* sont respectivement de 7,4 et 8,5 mm ; Russo *et al.* 2009).

L'utilisation de la FM sigmoïde est aussi répertoriée chez *P. kuhlii* en Europe (BELLION 2019) ; mais chez cette dernière ce type de structure, dérivant certainement des signaux sonar FM/QFC/FM typiques de cette espèce, est rarement utilisé, et semble avoir une fonction partiellement sociale. Les séquences de *P. maderensis* collectées sur Tenerife en milieu forestier (clairsemé ou dense), sont en majorité des FM sigmoïdes, utilisées de façon clairement exclusive comme signaux sonar (phases de croisière et d'approche,

absence de signaux de communication sociale). Plusieurs séquences FM sigmoïdes témoignent, grâce à leur rythme lent (Figure 7), que cette structure n'est pas réservée aux phases d'approche (contrairement à ce que la théorie peut prédire : la FM étant mieux adaptée aux habitats encombrés d'obstacles) ; il s'agit donc bien d'une signature spécifique, unique chez une espèce européenne de type QFC et FM aplanie.

Ces distributions de signaux de *P. maderensis* sont comparées à celles des deux espèces de Pipistrelles européennes émettant dans des gammes de fréquences similaires (Figure 8). *P. maderensis* occupe une niche acoustique vaste, recouvrant partiellement celle de *P. kuhlii* et presque totalement celle de *P. pipistrellus* (*P. nathusii* venant s'insérer entre les deux dans une bonne partie de l'Europe). Cette extension, déjà constatée sur d'autres espèces en milieux insulaires où la diversité spécifique est faible (BARATAUD & GIOSSA 2013 ; BARATAUD *et al.* 2017), est typique d'une absence de concurrence d'autres espèces utilisant un même registre de

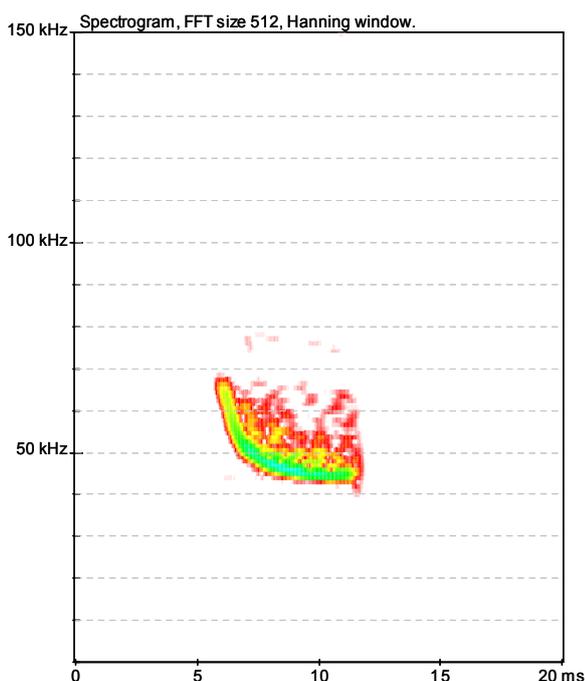


Figure 5.
Spectrogramme d'un signal de structure FM aplanie de *P. maderensis*.

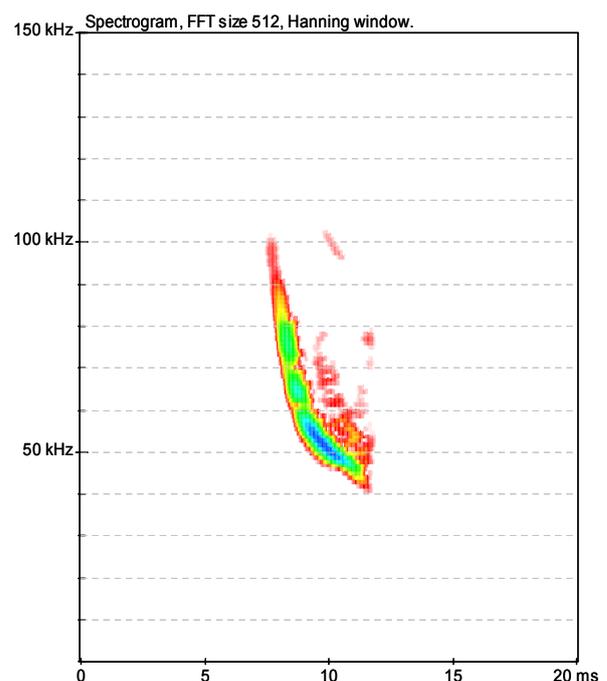


Figure 6.
Spectrogramme d'un signal de structure FM sigmoïde de *P. maderensis*.

structures de signaux sonar ; ainsi, la niche acoustique de *P. maderensis* ne laisse guère de place à une autre espèce de Pipistrelle, au moins sur Tenerife, surtout

si l'on considère que les fréquences juste en dessous sont occupées par *H. savii* (Figure 10). Ceci remet en cause la réalité de la présence de *P. kuhlii* sur Tenerife.

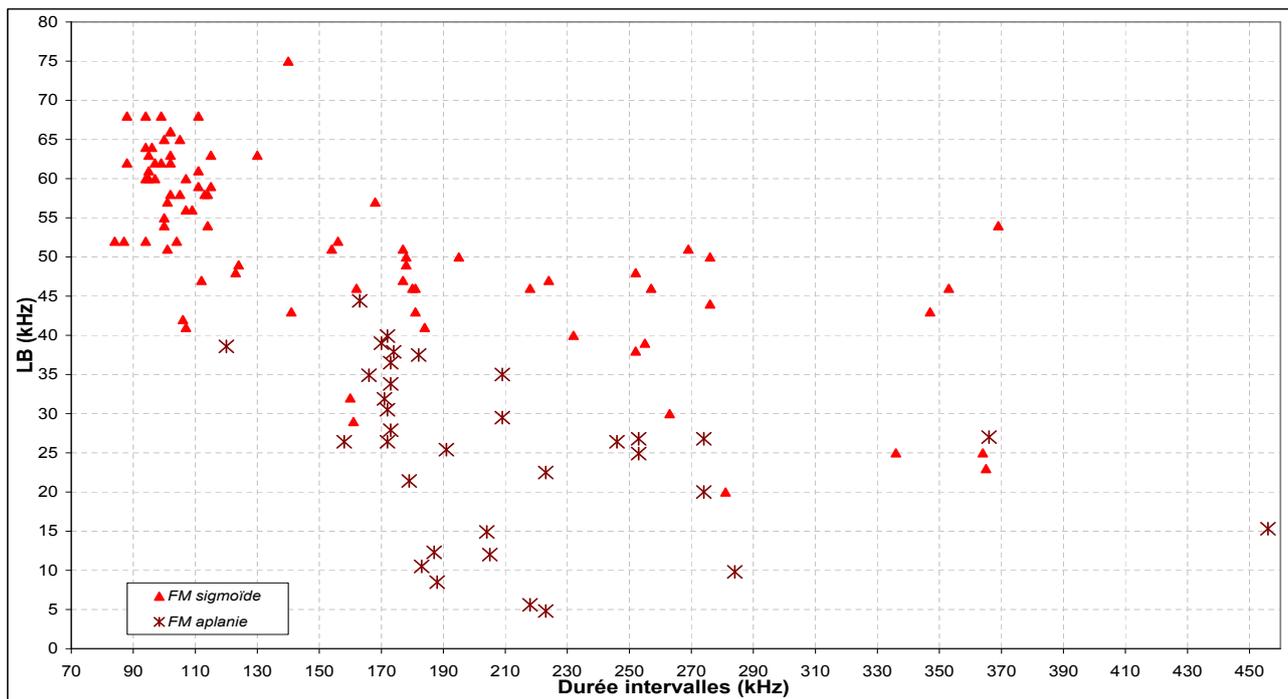


Figure 7.

Graphique bivarié (X = durée des intervalles ; Y = largeur de bande) montrant la distribution des valeurs mesurées sur les signaux FM aplanie et FM sigmoïde de *P. maderensis*. Une part importante des FM sigmoïdes dépasse des durées d'intervalles supérieures à 200 ms, témoignant de phases de croisière éloignées des obstacles environnants.

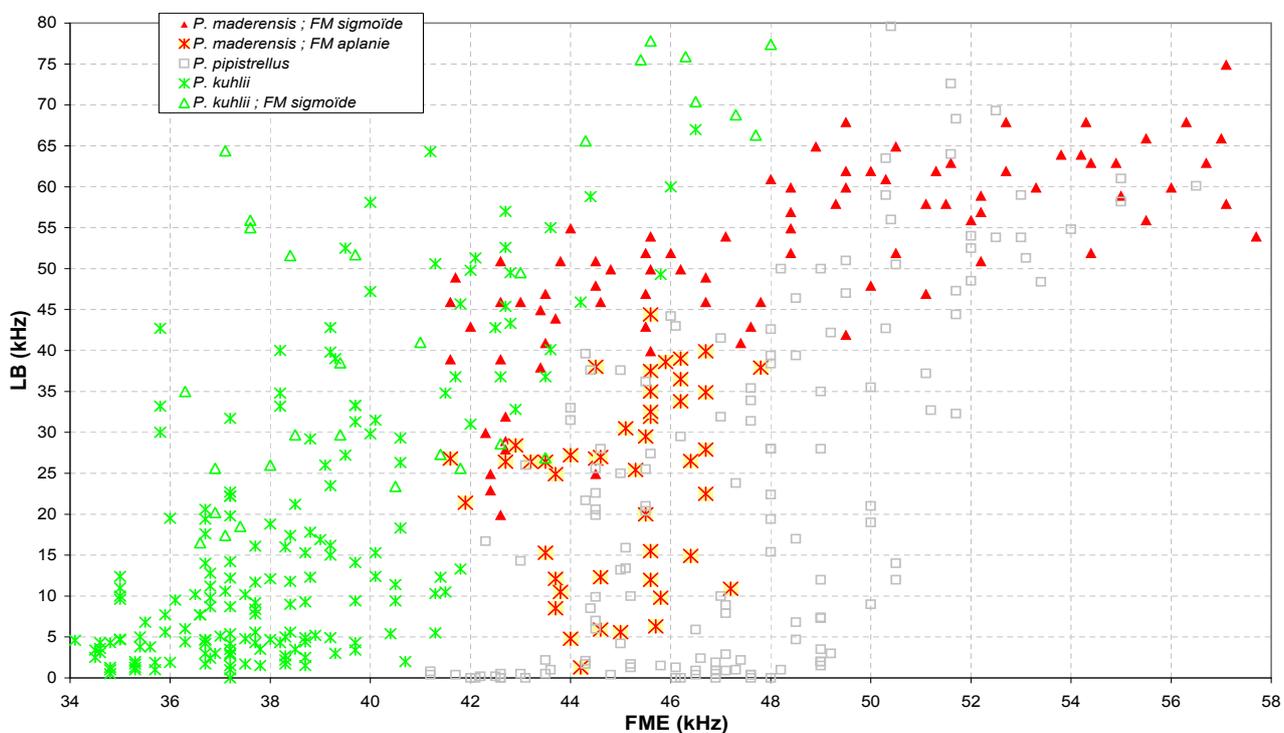


Figure 8.

Graphique bivarié (X = fréquence du maximum d'énergie ; Y = largeur de bande) montrant la distribution des valeurs mesurées sur les signaux de *P. maderensis* (Tenerife), comparées à celles de *P. kuhlii* et *P. pipistrellus* (France) d'après BARATAUD (2015).

Pipistrellus conf. kuhlii

P. conf. kuhlii est considérée comme la seule Pipistrelle présente sur Fuerteventura (FARJADO & BENZAL 2002). Nous avons donc analysé à part les séquences du genre *Pipistrellus* collectées sur cette île, pour les comparer à celles de *P. maderensis* sur Tenerife.

Les signaux recueillis sur les deux sites de Fuerteventura montrent une distribution largement en recouvrement avec celle de *P. maderensis* (Figures 9 et 10). Deux différences apparaissent cependant : *P. conf. kuhlii* ne semble pas utiliser les FM sigmoïdes à FT basse, et elle descend plus bas dans la gamme des FME, transgressant la niche d'*H. savii*. Ces caractéristiques n'ayant pas été notées sur Tenerife, deux possibilités sont envisageables : 1) il s'agit de critères distinctifs, propres à *P. conf. kuhlii*, et cette dernière est absente de Tenerife ; mais cette hypothèse est en contradiction avec les conclusions de PESTANO *et al.* (2003) sur la présence de *P. kuhlii* à Tenerife ; 2) il s'agit plus probablement, pour le second critère, d'une extension de niche acoustique en l'absence de compétition fréquentielle : le Vespère est très présent sur Tenerife mais très rare sur Fuerteventura (FARJADO & BENZAL 2002) où il n'exerce pas une pression suffisante sur les pipistrelles pour restreindre leur gamme de FME ; ces dernières étendent ainsi librement leur niche acoustique ; par ailleurs, les FME basses proviennent toujours de séquences où au moins deux congénères sont présents (les autres individus étant sur des valeurs plus élevées), ce qui est une autre circonstance typique d'élargissement de niche fréquentielle (BARATAUD 2015). Quant à la restriction de l'usage des FM sigmoïdes à basse FT, elle pourrait ne pas avoir été sélectionnée ou avoir disparue chez les individus de Fuerteventura, en lien avec l'exclusivité des milieux ouverts,

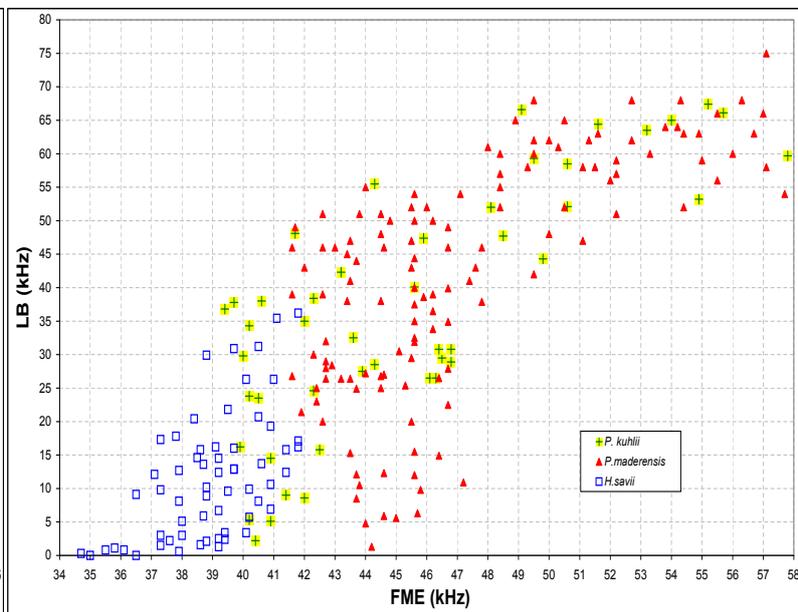
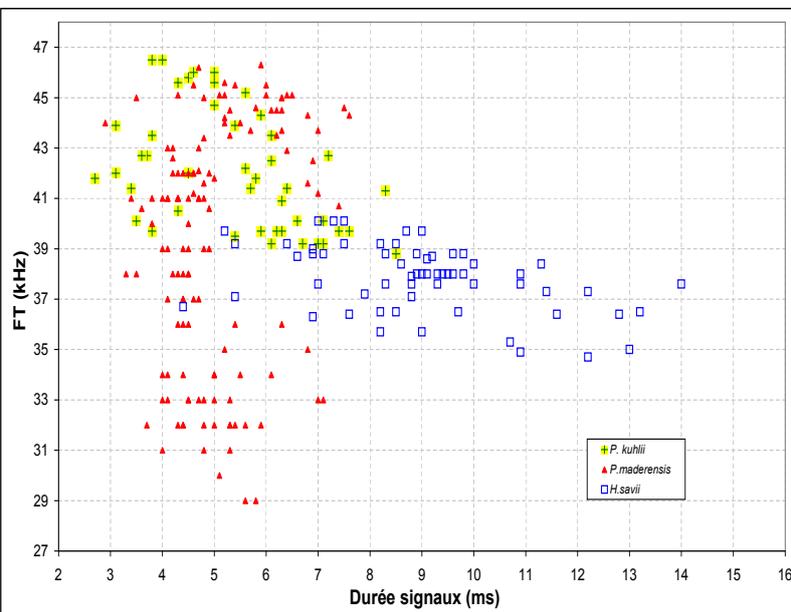
rendant inutilement dispendieux ce type de structure acoustique.

Les signaux sonar des deux taxons sont très similaires entre les deux îles. L'hypothèse que cela résulte d'une convergence évolutive est peu probable, car les habitats sont globalement différents entre Fuerteventura et Tenerife ; si les milieux plus ouverts de Fuerteventura peuvent expliquer en partie les FME plus basses (en plus de l'absence du Vespère), l'usage sur cette île de FM sigmoïdes à large bande et FME haute ne peut s'expliquer que par une signature génétique, partagée donc par les deux taxons. Il en résulte que sur le plan de l'écologie acoustique, l'existence de deux espèces distinctes de Pipistrelles sur Fuerteventura et Tenerife, n'est pas étayée. Par ailleurs, la sympatrie sur Tenerife de *P. maderensis* et *P. kuhlii* avancée par PESTANO *et al.* (2003), semble affaiblie par nos résultats, car l'hypothèse que deux espèces différentes utilisent, sur cette petite île, une même niche acoustique (donc les mêmes habitats et les mêmes ressources trophiques), est questionnable, particulièrement pour des espèces de structure FM aplaniée. Nos résultats plaident au contraire pour l'existence d'une seule espèce (pouvant receler une complexité d'historique des peuplements et de lignées maternelles et, par suite, de légères variations morphologiques).

PESTANO *et al.* (2003) ont constaté que sur les îles Canaries, *P. maderensis* et *P. kuhlii*, si elles diffèrent par leur ADN mitochondrial, ont des profondes similitudes morphologiques, et que les *P. maderensis* des Canaries sont plus reliées aux *P. kuhlii* locales que ne le sont ces dernières avec les *P. kuhlii* continentales. *P. maderensis* et *P. kuhlii* des Canaries pourraient s'hybrider, posant la question de leur statut valide d'espèces distinctes. SIMMONS (2005) prétend que les populations des Canaries identifiées par PESTANO *et al.* (2003) comme *P. kuhlii*,

appartiendraient en réalité à l'espèce africaine *P. hesperidus*. Par ailleurs, les différences de lignées mitochondriales décelées chez le « complexe » *P. kuhlii* à travers l'Europe, l'Afrique du Nord et la Macaronésie ne sont pas confirmées par des analyses portant sur l'ADN nucléaire

qui conclut à l'unicité du taxon (ANDRIOLLO *et al.* 2015). Ainsi le complexe *P. kuhlii/maderensis* n'est pas encore élucidé ; nos résultats ne montrent pas les différences typiques constatées habituellement entre espèces distinctes, au sein de ce groupe acoustique QFC – FM aplanie.



Figures 9 (à gauche) et 10 (à droite). Graphiques bivariés (Fig. 9 : X = durée des signaux ; Y = fréquence terminale. Fig. 10 : X = fréquence du maximum d'énergie ; Y = largeur de bande) montrant la distribution des valeurs mesurées sur les signaux de *P. conf. kuhlii* enregistrés sur Fuerteventura, comparés à ceux de *P. maderensis* et de *H. savii* sur Tenerife.

Hypsugo savii

H. savii a été contactée sur quatre sites de Tenerife. Les signaux analysés occupent une gamme fréquentielle juste en dessous de celle de *P. maderensis*, le recouvrement étant faible à nul (Figures 9 et 10). Ainsi, ces deux espèces couvrent les niches acoustiques de trois espèces continentales : *P. pipistrellus*, *P. nathusii* et *P. kuhlii* (Figure 11). Les valeurs fréquentielles mesurées sur *H. savii* aux Canaries sont plus élevées que celles recueillies en Europe (BARATAUD 2015) et au Maroc (DISCA *et al.* 2014). L'appartenance à ce taxon des séquences collectées est pourtant jugée certaine grâce à des caractéristiques discriminantes de comportement acoustique : contrairement à *P. kuhlii* et *P. maderensis* qui n'utilisent les signaux QFC qu'en phase de recherche

passive ou de transit, *H. savii* pratique la QFC (mélangée à des signaux FM aplanie) en phase de chasse active ; ce critère fiable ayant été noté sur toutes les séquences correspondant à cette gamme de fréquences, l'identification de *H. savii* ne fait pas de doute.

Le Vespère de Savi pratique, quelle que soit la structure, des signaux de durée environ deux fois plus longue que ceux des Pipistrelles (Tableau 2) ; la portée des signaux est ainsi augmentée, indiquant un habitat de chasse plus ouvert en moyenne : cette caractéristique est aussi valable en Europe (BARATAUD 2015).

H. savii aux Canaries montre une variabilité génétique (ADN mt) importante entre El Hierro et les autres îles, mais elle resterait monophylétique avec les populations d'Espagne (PESTANO *et al.* 2003b).

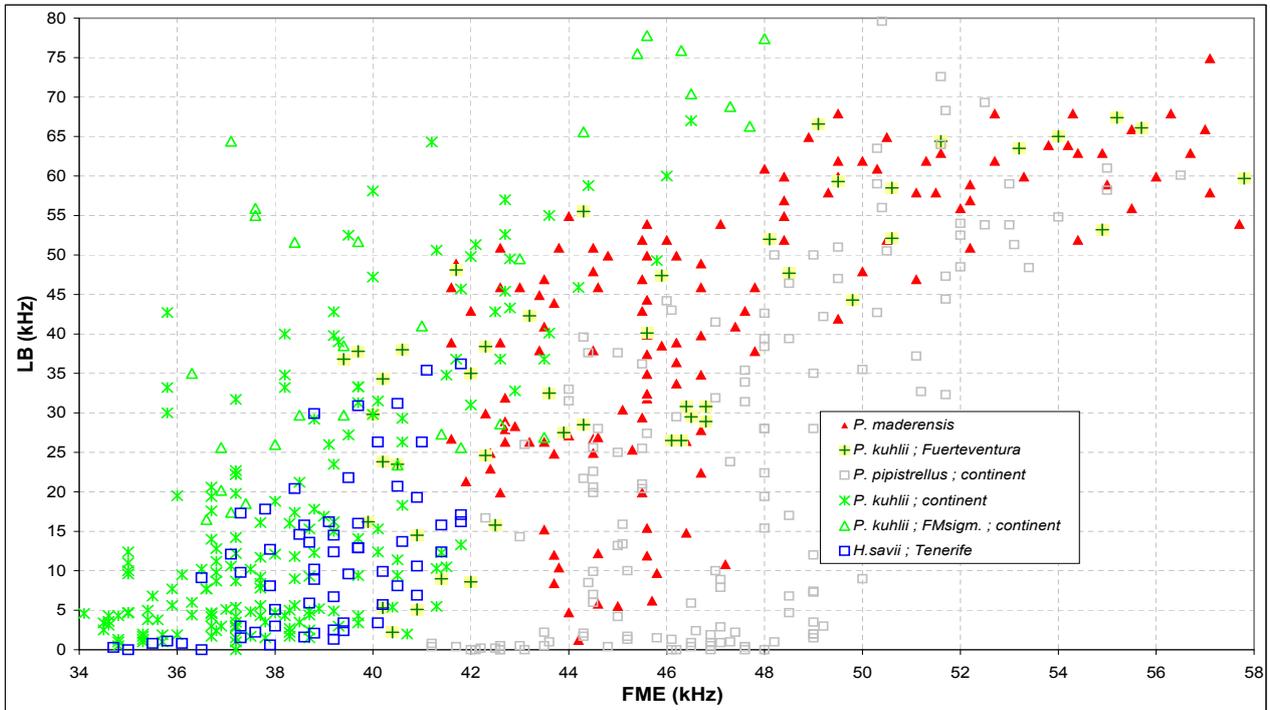


Figure 11.

Graphique bivarié (X = fréquence du maximum d'énergie ; Y = largeur de bande) comparant les distributions des valeurs mesurées sur les signaux de *Pipistrellus maderensis* et *H. savii* aux Canaries, et celles de *P. pipistrellus* et *P. kuhlii* (*P. nathusii*, s'insérant entre ces deux dernières, n'est pas représentée pour alléger le graphique) en Europe d'après BARATAUD (2015).

Nyctalus leisleri

La Noctule de Leisler a été contactée sur Tenerife, au-dessus des pinèdes de Las Lajas. Seulement six séquences ont été collectées, mais elles présentent une remarquable diversité de comportements acoustiques.

La technique particulière de chasse aux papillons tympanés, indiquée par des apparitions brutales de signaux QFC de forte intensité suivis souvent d'une phase d'approche puis de capture (BARATAUD 2015), est présente sur l'une des séquences, les autres concernant de la recherche passive en QFC ou de l'approche en FM aplanie (Figure 12), avec une alternance irrégulière de ces structures. Ainsi, de ce point de vue, les comportements acoustiques de *N. leisleri* sont identiques entre les Canaries et l'Europe. La Figure 14 montre cependant pour les Canaries une distribution des types A (QFC basses) et B (FM aplanies plus hautes) plus conforme

à la règle de l'alternance (qui implique un faible recouvrement entre types A et B, et une distribution en pente à 45°) : ainsi *N. leisleri* aux Canaries pourrait être moins spécialisée qu'en Europe sur les lépidoptères.

On note une élévation des fréquences par rapport au continent, de même qu'une durée plus courte des signaux QFC et FM aplanie (Figures 13 et 14). Ces mêmes tendances (durée plus courte, FME plus élevée) sont constatées pour un type de chant social, présent sur une séquence de Tenerife (Tableau 2).

Les populations des Canaries, au contraire de celles de Madère et des Açores qui sont reliées à l'Europe, auraient pour origine des pionniers en provenance d'Afrique du Nord (BOSTON et al. 2015 ; SALGUEIRO et al. 2007), mais les signaux de *N. leisleri* au Maroc et en Europe sont similaires (Fabrice Cuzin ; Thierry Disca, com. pers.).

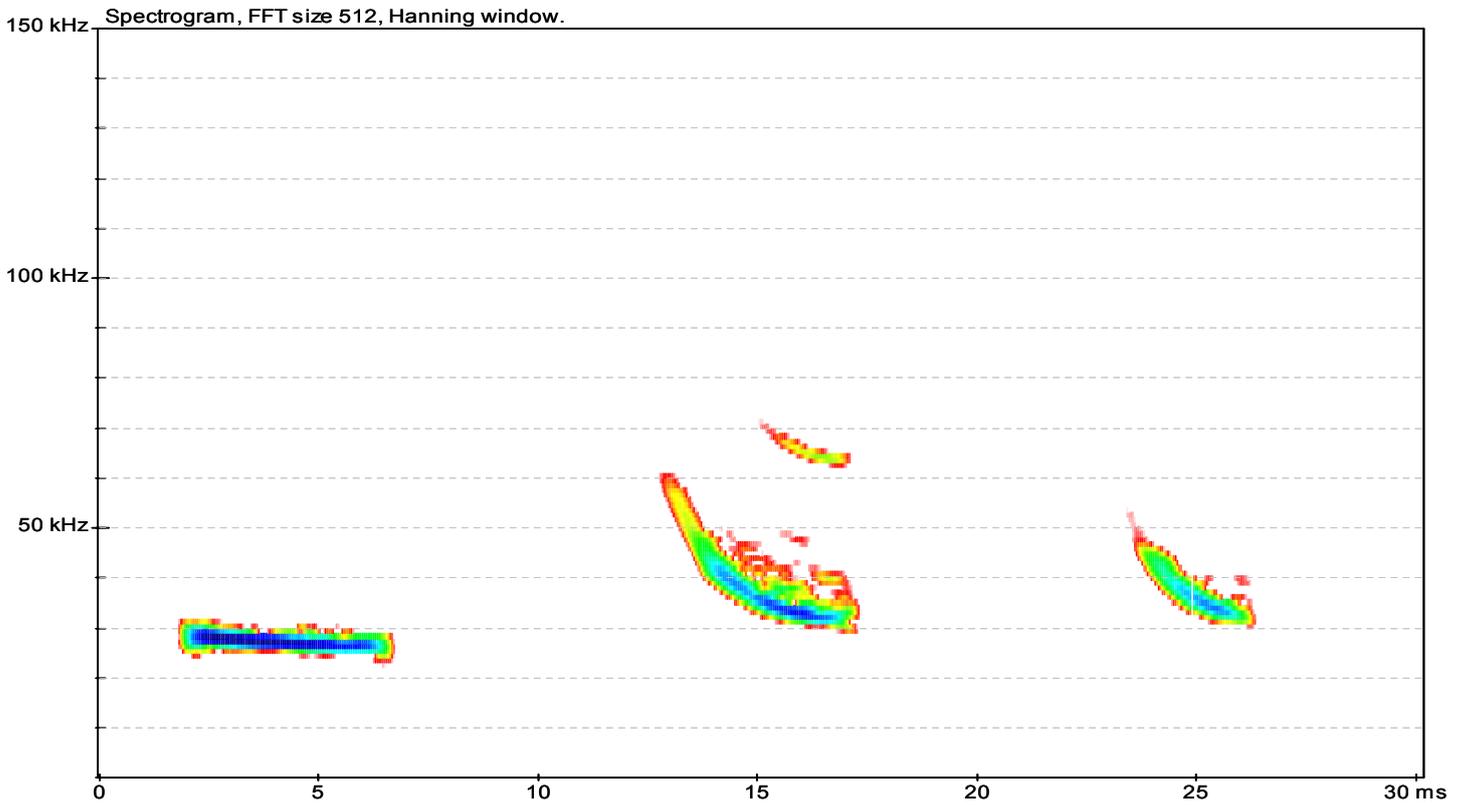
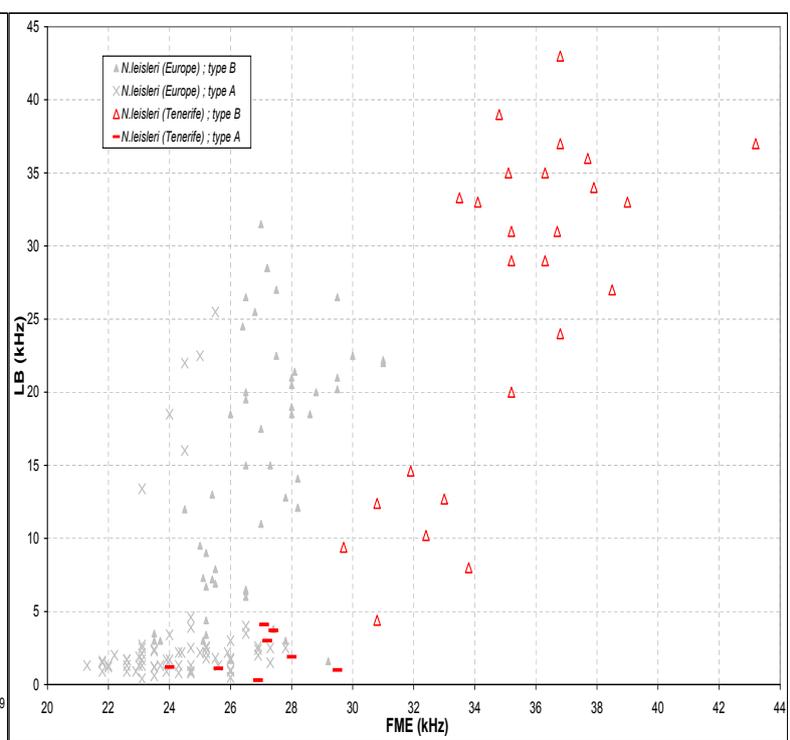
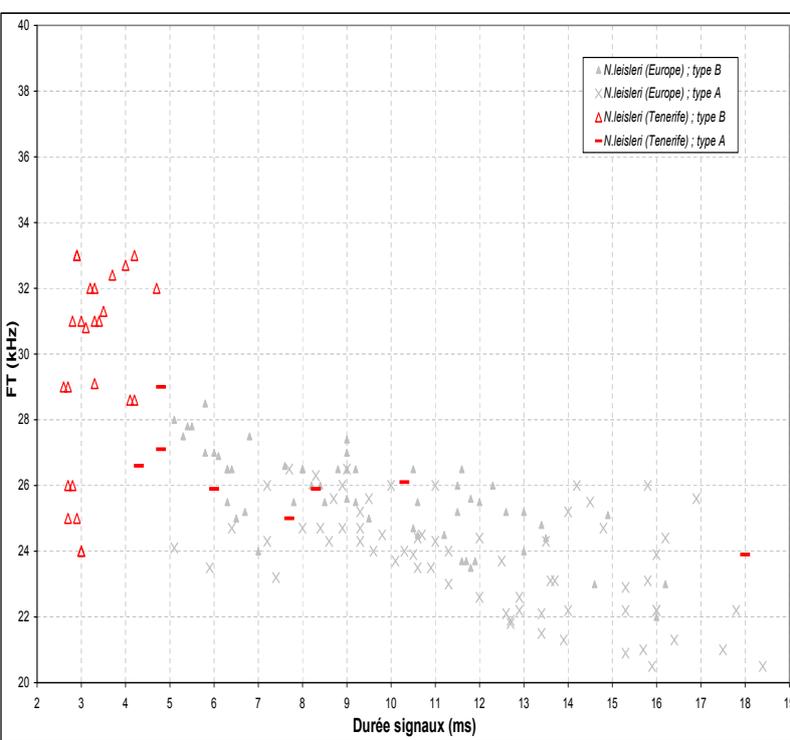


Figure 12.
Spectrogramme compilant les types de structures pratiqués par *N. leisleri* à Tenerife ; de gauche à droite : QFC plane, FM aplaniée et FM hyperbolique à bande étroite.



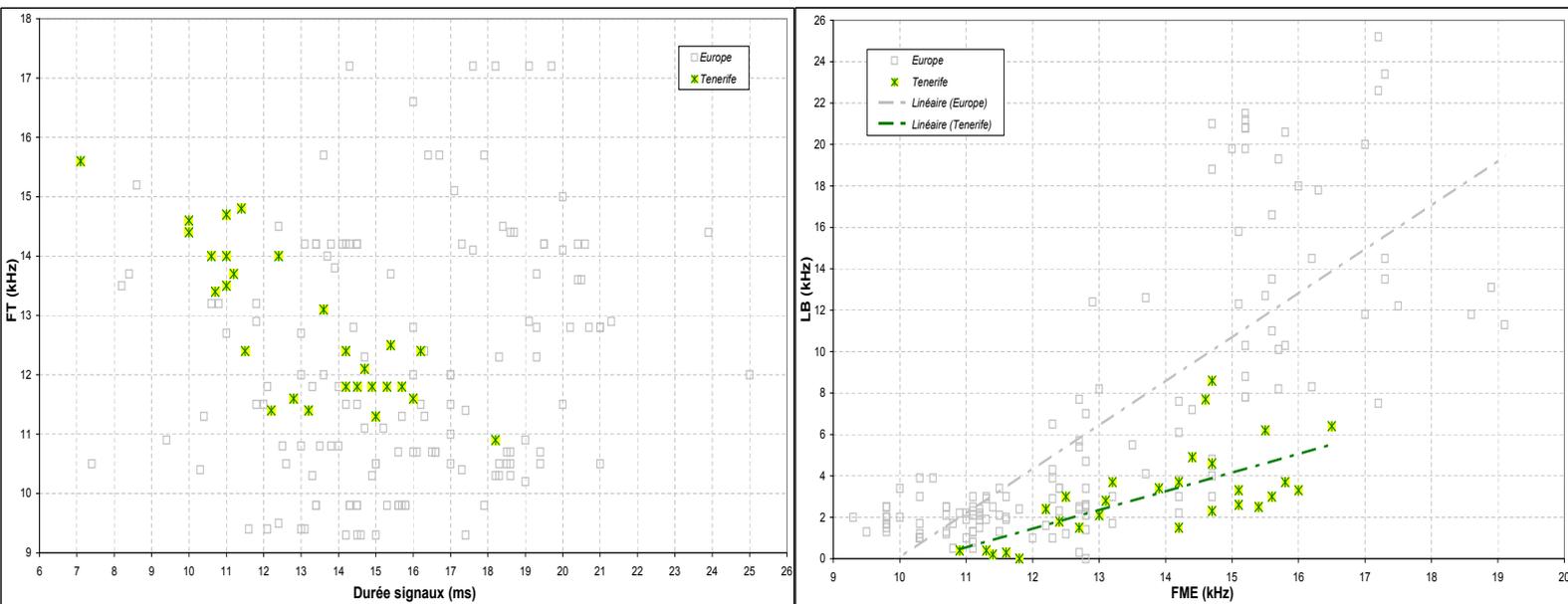
Figures 13 (à gauche) et 14 (à droite).
Graphiques bivariés (Fig. 13 : X = durée des signaux ; Y = fréquence terminale. Fig. 14 : X = fréquence du maximum d'énergie ; Y = largeur de bande) montrant la distribution des valeurs mesurées sur les signaux QFC et FM aplaniée (alternance irrégulière de types A et B) de *N. leisleri* enregistrés sur Tenerife, en comparaison avec ceux en provenance d'Europe d'après BARATAUD (2015). On remarque pour les signaux de Tenerife (et contrairement à ceux d'Europe) sur la Fig. 14, une distribution typique à 45° environ, sans recouvrement entre les types A et B.

Tadarida teniotis

Les sept séquences de Molosse de Cestoni collectées sur Tenerife sont révélatrices du comportement de chasse typique de l'espèce en vol élevé : signaux à faible LB, phase de croisière avec un rythme lent. Il manque des comportements d'approche d'obstacles impliquant des signaux FM à largeur de bande supérieure à 10 kHz (Figures 15 et 16).

La comparaison des distributions de valeurs FME x LB montrées par la Figure 16, intégrant les molosses des Canaries et ceux d'Europe, montre des fréquences plus élevées pour les premiers. Les deux

droites de régression ne sont pas parallèles sans doute à cause du manque de signaux FM d'approche pour les Canaries, mais la distance fréquentielle qui sépare la base des deux segments nous semble significative, car les séquences analysées dans les Canaries ont un rythme très lent, typique d'une recherche passive (voir les intervalles indiqués dans le Tableau 2) ; or ces circonstances sont corrélées avec les FME les plus basses d'un répertoire spécifique. Il est donc très probable que les FME les plus basses dans les Canaries soient proches de 11 kHz, au lieu de 9 à 10 kHz en Europe.



Figures 15 (à gauche) et 16 (à droite).

Graphiques bivariés (Fig. 15 : X = durée des signaux ; Y = fréquence terminale. Fig. 16 : X = fréquence du maximum d'énergie ; Y = largeur de bande) montrant la distribution des valeurs mesurées sur les signaux QFC et FM aplanie de *T. teniotis* enregistrés sur Tenerife, en comparaison avec ceux en provenance d'Europe d'après BARATAUD (2015) ; sur la Fig. 16, les deux droites de régression linéaire montrent pour les signaux de Tenerife un léger décalage vers des FME plus hautes.

Plecotus teneriffae

Les données morphologiques et les analyses d'ADN mitochondrial montrent que *P. teneriffae* appartient à la lignée de *P. austriacus*, qui comprend aussi *P. kolombatovici* ; BENDA et al. (2004) proposent pour ce groupe afro-méditerranéen une seule espèce déclinée

en trois sous-espèces : *P. teneriffae teneriffae* aux Canaries, *P. t. kolombatovici* dans les Balkans et *P. t. gaisleri* du Maghreb à la Lybie.

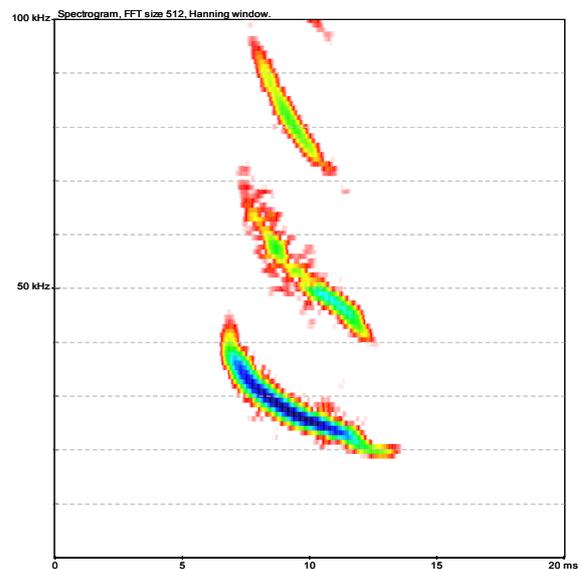
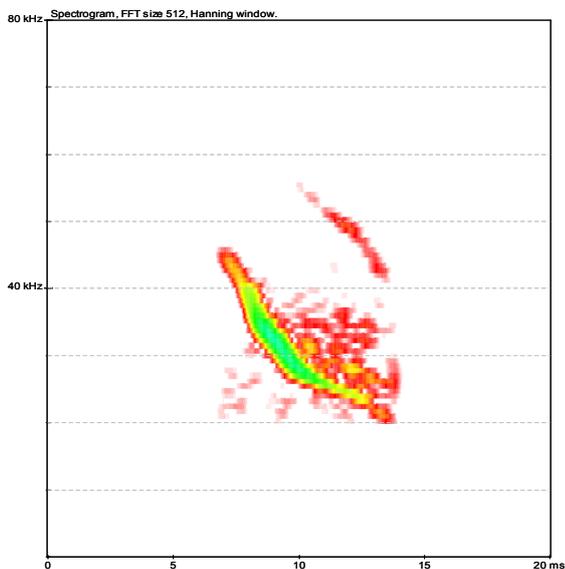
Les quatre séquences de *P. teneriffae* recueillies sur Tenerife correspondent à un unique comportement de recherche de proies en milieu semi ouvert à ouvert (les pinèdes de Las Lajas sont clairsemées,

et ont plus une structure de parc arboré que de forêt) avec une durée des signaux s'étalant de 6 à 10,3 ms. Les signaux utilisés dans ces circonstances par le genre *Plecotus* sont des FM à bande étroite, dont le timbre est miaulé, avec une courbure hyperbolique ou sigmoïde. C'est à cette dernière catégorie, typique du genre dans ce contexte de vol, qu'appartiennent les signaux enregistrés sur Tenerife. Les mesures réalisées sur les signaux de *P. teneriffae* et *P. austriacus*, collectés dans des circonstances similaires, sont très proches (Figures 19 et 20). On constate cependant une durée des intervalles en moyenne plus importante chez *P. teneriffae* (Tableau 2), suggérant une spécialisation plus marquée sur les milieux ouverts.

Une autre différence entre les deux taxons porte sur la FME du fondamental et surtout celle de l'harmonique 1, plus basses chez *P. teneriffae* que chez *P. austriacus* (Tableau 2), cela pouvant être dû à la taille plus grande du premier. On observe par ailleurs sur la Figure 20 que la pente de la distribution de *P. austriacus* est plus verticale que celle de *P. teneriffae* : le second maintient plus faible l'écart entre les deux FME

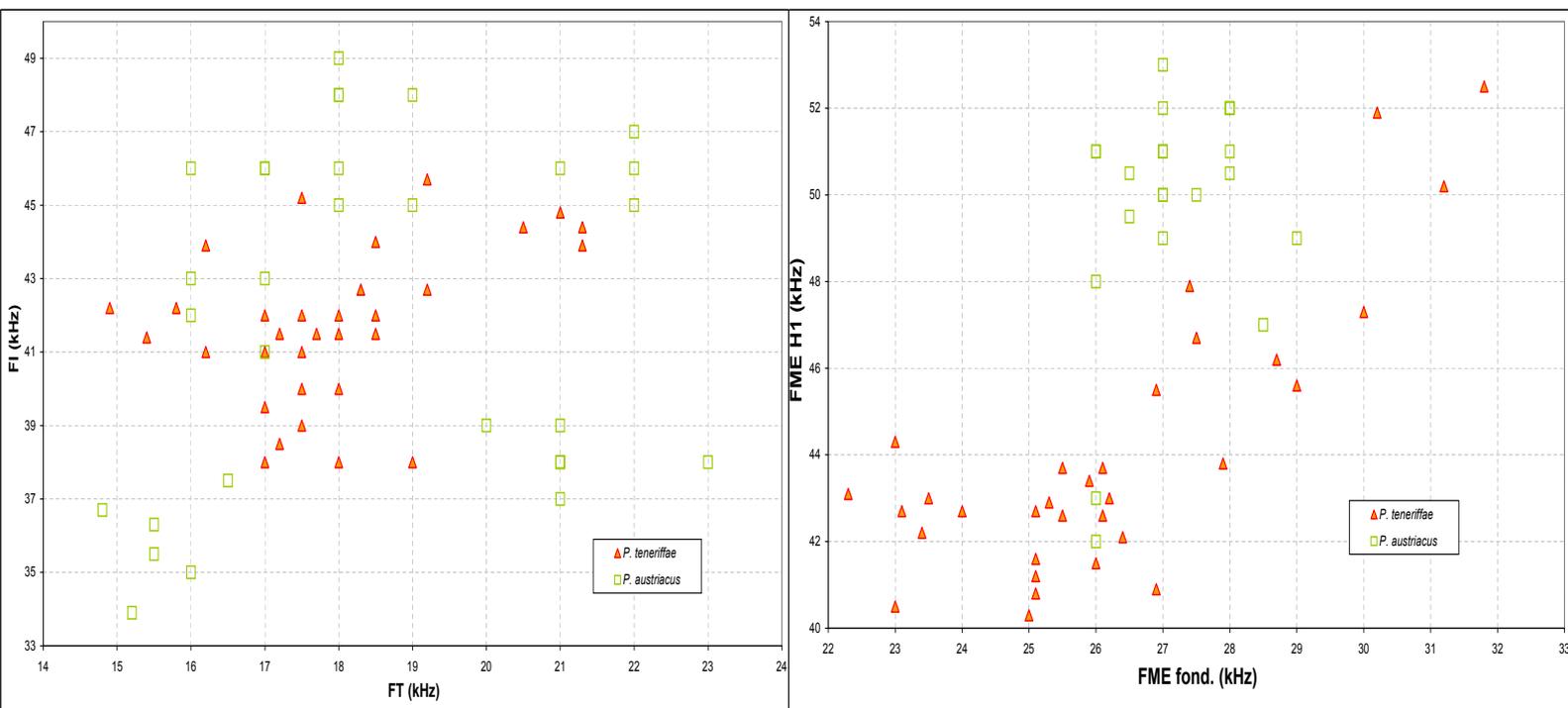
en toutes circonstances (cet écart est en moyenne de 17,8 kHz pour *P. teneriffae* et de 22,7 kHz pour *P. austriacus*). Une caractéristique remarquable des signaux d'Oreillard est de déplacer l'énergie de l'harmonique 1, qui au lieu de se situer au début (comme pour le fondamental), se situe à la fin ; cette disposition, qui diminue la largeur de bande balayée par les deux composants (fondamental + H1) et décale temporellement, au lieu de les garder alignés, les maxima d'énergie des deux composants, peut être interprétée comme une stratégie de discrétion acoustique vis-à-vis des papillons tymanés (BARATAUD 2015). Ainsi, selon cette hypothèse, *P. teneriffae* pourrait montrer une spécialisation alimentaire encore plus marquée sur les lépidoptères des milieux ouverts.

Une différence de courbure des signaux entre *P. teneriffae* et *P. austriacus* est visible sur les Figures 17 et 18 : chez le premier la courbure initiale est convexe, alors qu'elle est concave chez le second. Il pourrait s'agir d'une signature spécifique héritée (les signaux des espèces africaines nous sont inconnus) ou d'un caractère dérivé neutre (aucun déterminisme dans la fonction sonar ne paraissant évident).



Figures 17 (à gauche) et 18 (à droite).

Spectrogrammes d'un signal de milieu ouvert (durée > 6 ms) de *P. teneriffae* enregistré à Tenerife (Fig. 17) et d'un signal équivalent de *P. austriacus* enregistré en France (Fig. 18). La courbure initiale est convexe chez *P. teneriffae*, et concave chez *P. austriacus*.



Figures 19 (à gauche) et 20 (à droite).
 Graphiques bivariés (Fig. 19 : X = fréquence terminale ; Y = fréquence initiale. Fig. 20 : X = fréquence du maximum d'énergie du fondamental ; Y = fréquence du maximum d'énergie de l'harmonique 1) montrant la distribution des valeurs mesurées sur les signaux FM utilisés en milieu ouvert (durée 6 à 10 ms) par *P. teneriffae*, enregistrés sur Tenerife, en comparaison avec ceux de *P. austriacus* en provenance d'Europe d'après BARATAUD (2015).

Barbastella barbastellus

La Barbastelle est présente sur Tenerife et La Gomera, où elle a été décrite comme la sous-espèce *ganchae* (TRUJILLO et al. 2002). Les mesures de l'avant-bras sont similaires entre les populations des Canaries et celles d'Europe et du Maroc, l'ADN mitochondrial ne montrant que de très faibles variations à l'échelle du Paléarctique ouest (JUSTE et al. 2003).

Cette espèce a la caractéristique d'émettre, en alternance régulière, des signaux FM à bande étroite décalés de 9 kHz, le plus bas en FME étant qualifié de type A et le plus haut de type B ; cette combinaison, utilisée quel que soit l'habitat de chasse, agirait comme un leurre qui optimise la capture des papillons tympanés (BARATAUD 2015).

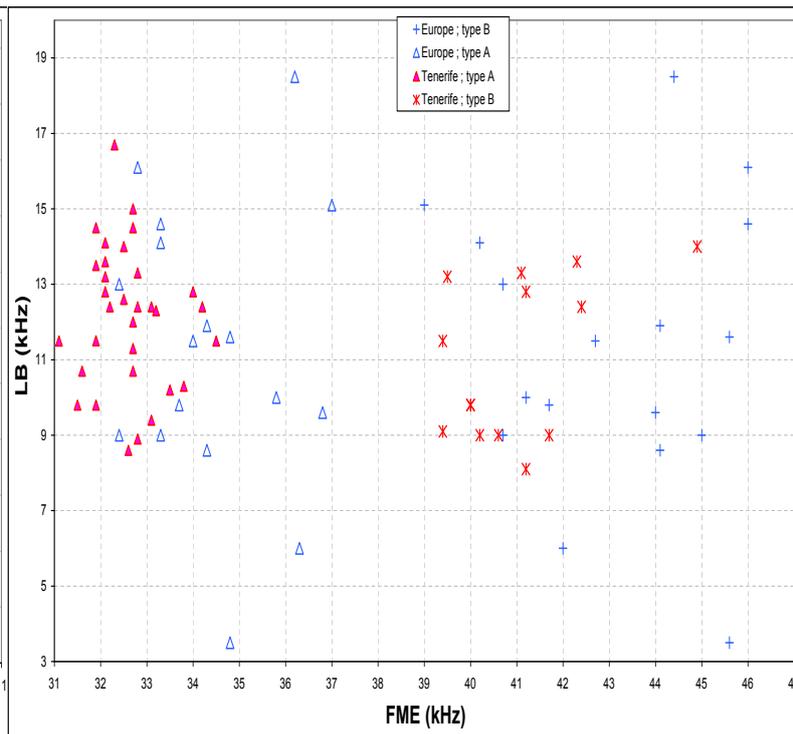
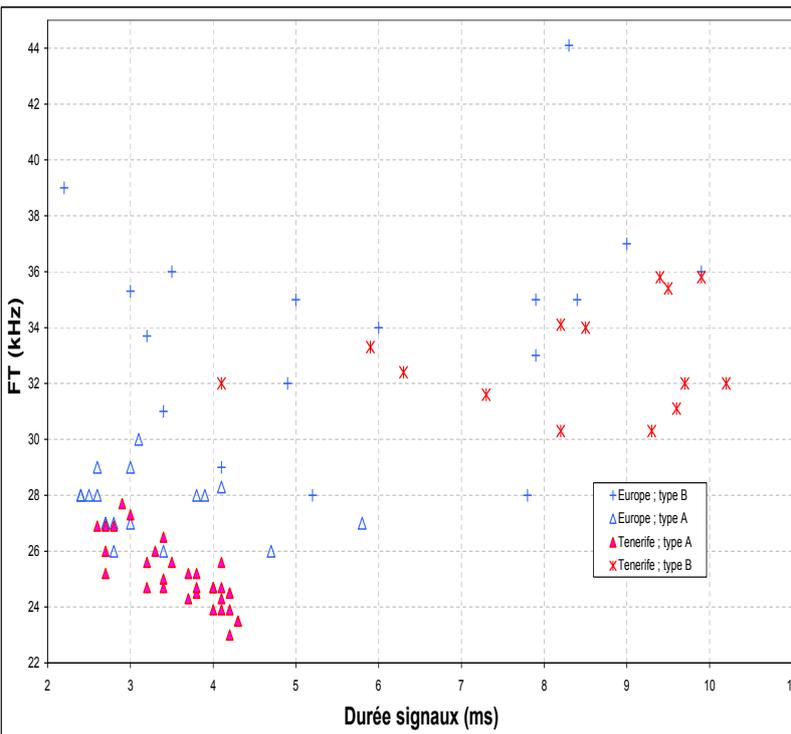
Les six séquences collectées sur Tenerife montrent que les barbastes des Canaries obéissent à la même stratégie, mais utilisent des FME en moyenne légèrement plus

basses que leurs congénères du continent (Figures 21 et 22). Ce décalage, à contre-courant de celui appliqué par les autres espèces de l'île, conforte la théorie des types A et B se calquant sur les fréquences d'autres taxons (*N. leisleri* et *H. savii* sur Tenerife ; *P. kuhlii/nathusii* et *P. pipistrellus* en Europe) pour se fondre dans un contexte acoustique non inquiétant pour les proies recherchées. On remarque en effet sur la Figure 23 que, loin d'éviter un recouvrement de niche acoustique comme le font les autres espèces, *B. barbastellus* est la seule à se superposer intégralement à d'autres répertoires spécifiques. Si les barbastes des Canaries utilisaient les mêmes fréquences qu'en Europe, leurs signaux se trouveraient dans les légers hiatus entre *N. leisleri* et *H. savii* (pour le type A) et entre *H. savii* et *P. maderensis* (pour le type B), ce qui répondrait mieux au principe des niches fréquentielles séparées. Ce schéma, s'il prévalait chez

cette espèce, aurait dû être sélectionné d'autant plus facilement qu'il obéit au principe de parcimonie, ne nécessitant aucun déplacement de caractère acoustique. Le fait que ce déplacement ait eu lieu, et qu'il se soit effectué, de plus, dans un sens contraire (FME plus basse et non plus haute) à celui suivi par toutes les autres espèces étudiées (à l'exception de *P. teneriffae*, sans doute à cause d'une

augmentation de taille), étaye l'hypothèse du mimétisme acoustique utilisé comme un leurre.

Une interprétation plus classique basée sur les principes physiques de localisation spatiale, supposerait une utilisation plus forte des milieux ouverts, un abaissement de la FME augmentant la portée en limitant l'atténuation de l'intensité. Aucune des deux hypothèses n'exclue l'autre.



Figures 21 (à gauche) et 22 (à droite).

Graphiques bivariés (Fig. 21 : X = durée des signaux ; Y = fréquence terminale. Fig. 22 : X = fréquence du maximum d'énergie ; Y = largeur de bande) montrant la distribution des valeurs mesurées sur les signaux de types A et B de *B. barbastellus* enregistrés sur Tenerife, en comparaison avec ceux en provenance d'Europe d'après BARATAUD (2015).

Un regard sur les niches acoustiques

Les milieux insulaires isolés sont des contextes fertiles en biologie de l'évolution, car ils produisent souvent en accéléré des exemples de spéciation ou de déplacement de caractères physiques ou comportementaux (Fleming & Racey 2009). Les îles Canaries n'échappent pas à cette règle ; vieilles de 20 millions d'années (Fuerteventura et Lanzarote) à 1,2 MA (El Hierro), distantes de plus de 100 km du

continent, les conditions temporelles et spatiales sont réunies pour qu'il existe des différences entre individus pionniers issus du continent et populations insulaires actuelles.

Notre étude, basée uniquement sur des séquences acoustiques, apporte néanmoins des éléments complémentaires sur le peuplement chiroptérologique des Canaries en général, et de Tenerife en particulier.

Les six espèces étudiées (la septième, *P. conf. kuhlii*, semblant hypothétique

selon nos résultats) ont développé, à partir des caractères acoustiques fondamentaux prévalant sur le continent, des différences dans les paramètres des signaux sonar, tenant le plus souvent aux fréquences (plus hautes pour toutes les espèces sauf pour *P. teneriffae* pour des raisons tenant à l'allométrie, et *B. barbastellus* dont le sonar a évolué sous contrainte d'une pression de sélection alimentaire, contrariant la pression courante de localisation spatiale), mais portant aussi sur la durée (*N. leisleri*) ou la structure (*P. maderensis*).

Le principe de niche acoustique, appliqué aux signaux sonar des chiroptères, offre souvent une lecture fertile des niches écologiques occupées par un cortège d'espèces. Les valeurs FME x LB des signaux sonar des six espèces étudiées sont compilées sur la **Figure 23**. Si l'on considère que les comportements

acoustiques collectés sont lacunaires pour *T. teniotis* et *P. teneriffae* (dans les deux cas il manque les signaux FM utilisés en approche, qui combleraient les vides par une extension vers le haut et la droite de leurs deux distributions présentées ici), on constate que les espèces se juxtaposent (à l'exception de *B. barbastellus*, détaillée plus haut) sans laisser de grande lacune. *P. maderensis*, avec ses FM sigmoïdes utilisées en activité de chasse, occupe même l'équivalent de la niche acoustique d'une petite espèce forestière du genre *Myotis*.

L'analyse des paramètres acoustiques d'une espèce, si elle peut être réalisée de façon intéressante (bien que restrictive) en prenant en compte les critères morphologiques et écologiques du taxon considéré, doit aussi considérer la dimension des relations interspécifiques,

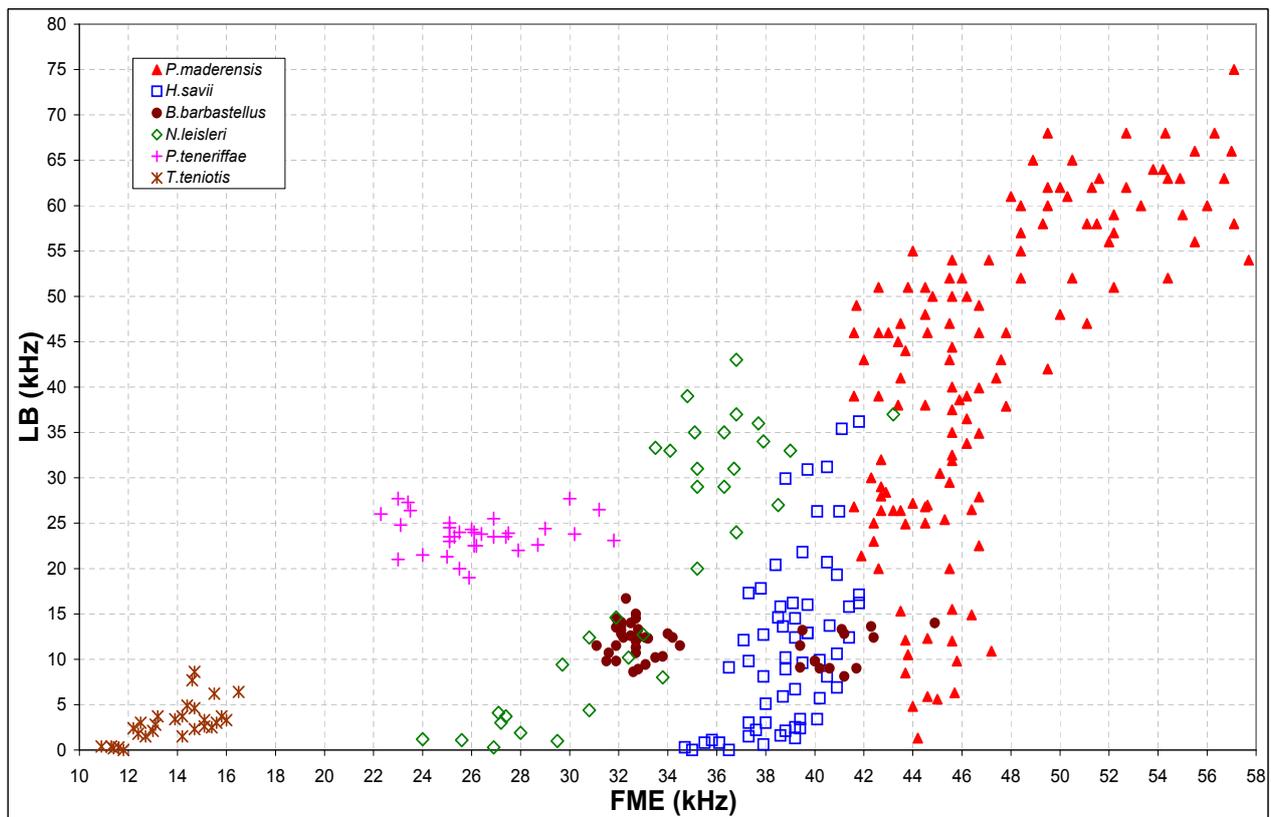


Figure 23. Graphique bivarié (X = fréquence du maximum d'énergie ; Y = largeur de bande) montrant la distribution des valeurs mesurées sur les signaux des six espèces enregistrées sur Tenerife, qui occupent l'essentiel de la niche acoustique disponible pour les signaux sonar de structures QFC, FM aplanie et FM.

qui conduisent très certainement les espèces d'un peuplement insulaire (soumis de façon encore plus intense aux contraintes de compétition), à adapter leurs signaux sonar les unes par rapport aux autres.

Selon cette dernière perspective, on peut imaginer le scénario hypothétique suivant : la première espèce à coloniser l'archipel, et à y fonder des populations pérennes, pourrait être *P. conf. kuhlii* (en provenance d'Afrique du Nord où les forêts sont rares), dont les signaux sonar auraient augmenté en FME et en largeur de bande, en lien avec sa taille devenue plus faible mais aussi pour investir des milieux forestiers insulaires libres de concurrence, aboutissant à l'actuel taxon *P. maderensis*. Les espèces pionnières postérieures se seraient progressivement ajustées en fréquence les unes par rapport aux autres, à partir de *P. maderensis* qui aurait constitué la référence première pour l'étalonnage général (conséquence de son antériorité et de sa relative abondance).

Cette hypothèse d'ajustement interspécifique des écologies acoustiques, serait à même d'expliquer pourquoi, aux Canaries, *T. teniotis*, *N. leisleri* et *H. savii* émettent elles aussi sur des fréquences plus élevées, alors que leurs dimensions corporelles sont les mêmes que celles de leurs populations continentales, annulant la possibilité d'invoquer une simple relation allométrique.

Les études génétiques existantes ne contredisent pas ce scénario : l'installation de *B. barbastellus* est récente d'après JUSTE *et al.* (2003) ; celles de *P. teneriffae* (PESTANO *et al.* 2003a) et *H. savii* (PESTANO *et al.* 2003b) le sont aussi, puisque postérieures à l'émergence de El Hierro (la plus jeune île de l'archipel, datée de 1,2 MA) ; celle de *N. leisleri* serait encore plus tardive, datant de 12000 à 25000 ans (SALGUEIRO *et al.* 2007) ; quant à *P. maderensis*, sa présence dans l'archipel semble bien antérieure à l'émergence d'El Hierro, les populations de cette île étant les plus récentes (PESTANO *et al.* 2003b).



© Julien BARATAUD

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

B-barbastellus_Tenerife(Herques)_2017-04-14_Y-Bas

H-savii_Tenerife(Herques)_2017-04-14_Y-Bas

N-leisleri_chasse_Tenerife(Las-Lajas)_20190222_202742_J-Barataud

N-leisleri_social_Tenerife(Las-Lajas)_20190223_214129_J-Barataud

P-maderensis_FMapl44_Tenerife(Las-Lajas)_20190223_010552_J-Barataud

P-maderensis_FMapl46_Tenerife(Las-Lajas)_20190222_221114_J-Barataud

P-maderensis_FMsigm45lent_Tenerife(Las-Lajas)_20190222_215625_J-Barataud

P-maderensis_FMsigm56_Tenerife(Erjos)_20190225_202117_J-Barataud

P-teneriffae_Tenerife(Las-Lajas)_20190223_020547_J-Barataud

T-teniotis_Tenerife(Herques)_2017-04-14_Y-Bas



Paysages semi désertiques de La Caleta (Tenerife), où aucun contact n'a été collecté.

Remerciements

Merci à Stéphane Aulagnier pour son rôle toujours efficace de centrale d'informations bibliographiques et de carnets d'adresses.

Merci aussi à : Manuel Ruedi, souvent sollicité pour des informations

sur la génétique des complexes (ici *P. kuhlii*) ; Thierry Disca pour les informations sur les espèces du Maroc et la photo de *T. teniotis* ; Fabrice Cuzin pour les données sur le sonar de *N. leisleri* au Maroc.

Bibliographie

ANDRIOLLO T., NACIRI Y. & M. RUEDI. 2015. Two mitochondrial barcodes for one biological species: the case of European Kuhl's pipistrelles (Chiroptera). *PLoS ONE*, 10: e0134881. doi: 10.1371/journal.pone.0134881. <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0134881>

BARATAUD, M. 2015. *Ecologie acoustique des chiroptères d'Europe. Identification des espèces, études de leurs habitats et comportements de chasse*. 3e édition. Biotope, Mèze ; Muséum national d'histoire naturelle, Paris (collection Inventaires et biodiversité), 344 p. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=13

BARATAUD, M. G. BEUNEUX, M. CHALBOS, J-F. DESMET & S. GIOSA 2017. Etude des microchiroptères de Mayotte ; inventaire des espèces, identification acoustique et utilisation de l'habitat. *Plume de Naturalistes* 1 : 67-106. <http://www.plume-de-naturalistes.fr/index.php/numeros/>

BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2013. Identification et écologie acoustique des chiroptères de La Réunion. *Le Rhinolophe* 19 : 147 - 175. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11

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

BENDA, P., A. KIEFER, V. HANÁK & M. VEITH. 2004. Systematic status of African popu-

lations of long-eared bats, genus *Plecotus* (Mammalia: Chiroptera). *Folia Zoologica* 53 (Monogr. 1): 47 pp.

BOSTON, E.S.M., I.W. MONTGOMERY, R. HYNES & P.A. PRODÖHL. 2015. New insights on postglacial colonization in western Europe: the phylogeography of the Leisler's bat (*Nyctalus leisleri*). *Proc. R. Soc. B* 282: 20142605. <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2014.2605>

DISCA, T. B. ALLEGRINI & V. PRIÉ. 2014. Caractéristiques acoustiques des cris d'écholocation de 16 espèces de chiroptères (Mammalia, Chiroptera) du Maroc. *Le Vespère* 3 : 209-229.

FARJADO, S & J. BENZAL. 2002. Datos sobre la distribución de quirópteros en Canarias (Mammalia: Chiroptera). *Vieraea* 30 : 213-230. http://islandlab.uac.pt/fotos/publicacoes/publicacoes_Vieraea_30_2002_19.pdf

FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. M. 2009. Laurisilvas macaronésicas (*Laurus*, *Ocotea*). En: VV.AA., *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España*. Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino. 68 p. http://www.jolube.net/Habitat_Espana/documentos/9360.pdf

FLEMING, T.H. & P.A. RACEY (ED.). 2009. *Island bats. Evolution, ecology, & conservation*. University Press of Chicago. 549 p.

HUTTERER, R. 1979. Occurrence of the European free-tailed bat *Tadarida teniotis* on Hierro, Canary Islands. *African Small Mammal Newsletter* 3: 6-7.

IBÁÑEZ, C., & R. FERNÁNDEZ. 1985. Murciélagos (Mammalia, Chiroptera) de la Islas Canarias. *Doñana, Acta Vertebrata* 12(2): 307-315.

JESUS, J., S. TEIXEIRA, D. TEIXEIRA, T. FREITAS & D. RUSSO. 2009. Vertebrados terrestres autóctones dos arquipélagos da Madeira e Selvagens - Répteis e Mamíferos. Vol. 6. Coordenação Geral; Direção Regional do Ambiente – Madeira. 122 pp. (p. 54-80).

JUSTE, J, C IBAÑEZ, D. TRUJILLO, J. MUÑOZ

& M. RUEDI. 2003. Phylogeography of the Barbastelle bats (*Barbastella barbastellus*) in the western Mediterranean and the Canary Islands. *Acta Chiropterologica* 5(2): 165-175.

KRZANOWSKI, A. 1967. The magnitude of islands and the size of bats (Chiroptera). *Acta Zoologica Cracoviensia* 12: 281–346.

PESTANO, J., R.P. BROWN, N.M. SUÀREZ, J. BENZAL & S. FAJARDO. 2003A. Intraspecific evolution of Canary Island Plecotine bats, based on mtDNA sequences. *Heredity* 90: 302–307. https://www.researchgate.net/publication/10806524_Intraspecific_evolution_of_Canary_Island_Plecotine_bats_based_on_mtDNA_sequences



© Julien BARATAUD

Sous-bois d'une laurisylve d'Erjos (Tenerife), lieu de chasse de *P. maderensis*.

PESTANO, J., R.P. BROWN, N.M. SUÀREZ & S. FAJARDO. 2003B. Phylogeography of pipistrelle-like bats within the Canary Islands, based on mtDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26: 56–63. <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.371.5383&rep=rep1&type=pdf>

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

SALGUEIRO, P., M. RUEDI, M.M. COELHO & J.M. PALMEIRIM. 2007. Genetic divergence and phylogeography in the genus *Nyctalus* (Mammalia, Chiroptera): implications for population history of the insular bat *Nyctalus azoreum*. *Genetica* DOI 10.1007/s10709-006-9004-x. https://www.researchgate.net/publication/6847810_Genetic_divergence_and_phylogeography_in_the_genus_Nyctalus_Mammalia_Chiroptera_Implications_for_population_history_of_the_insular_bat_Nyctalus_azoreum

SIMMONS, N.B. 2005. Order Chiroptera. *Mammal species of the world: a taxonomic*

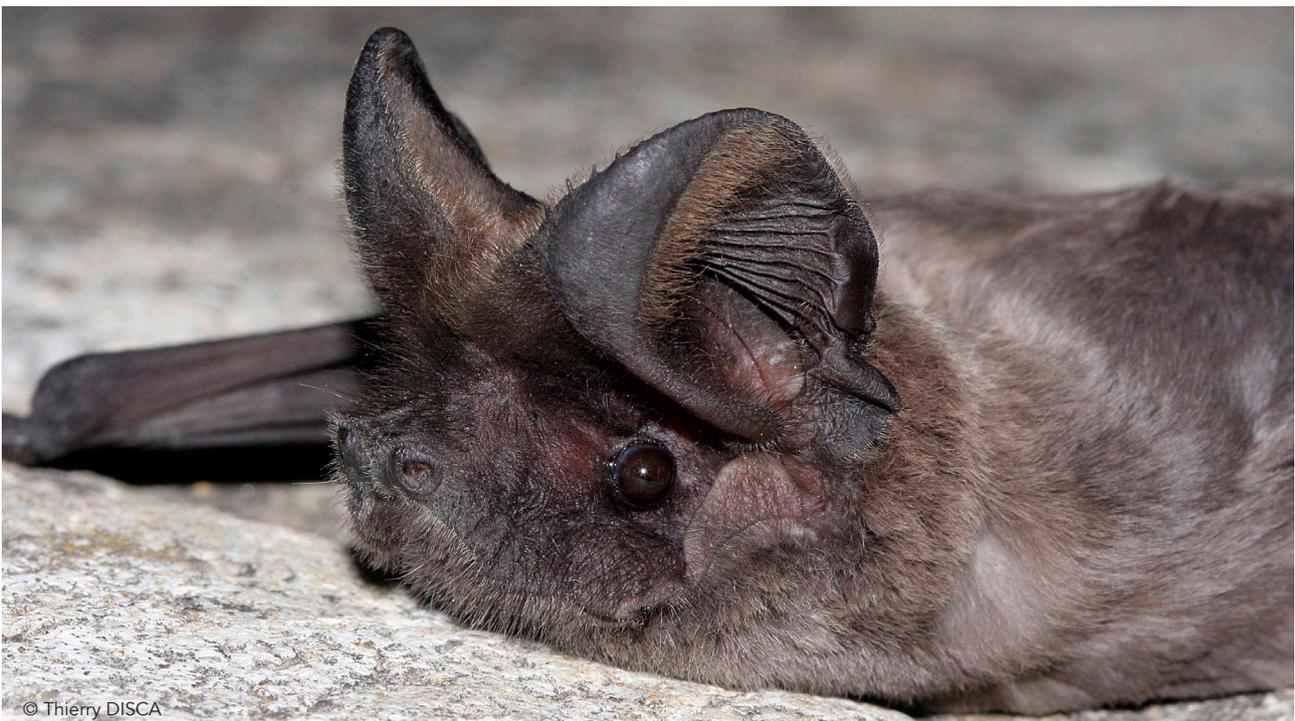
and geographic reference, Vol. 1, 3rd ed. (ed. by D.E. WILSON and D.M. REEDER), pp. 312–529. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.

TEIXEIRA, S., J. JESUS. 2009. Echolocation calls of bats from Madeira Island: acoustic characterization and implications for surveys. *Acta Chiropterologica* 11(1) : 183-190.

TRUJILLO, D., R. BARONE. 1993. Murciélagos de las islas Canarias. *Quercus* 93 : 18-21. https://www.researchgate.net/publication/258697135_Murcielagos_de_las_islas_Canarias

TRUJILLO, D. & R. BARONE & M. GONZÁLEZ. 1988. *Nyctalus leisleri* (Kuhl, 1818), (Mammalia : Chiroptera) una nueva especie para las Islas Canarias. *Doñana, Acta Vertebrata* 15(1) : 166-169.

TRUJILLO, D., C. IBANEZ & J. JUSTE. 2002. A new subspecies of *Barbastella barbastellus* (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae) from the Canary islands. *Revue Suisse de Zoologie* 109 (3): 543-550. <http://www.sdw-oberursel.de/spiegel/trujillo-2002-barb-barb-guanchae.pdf>



© Thierry DISCA



© Julien BARATAUD

Caldeira du Teide à Boca Tauce (Tenerife), lieu de chasse de *T. teniotis* à plus de 2000 mètres d'altitude.

Pour citer cet article :

BARATAUD, J., Y. BAS & M. BARATAUD. 2020. Comportement acoustique des chiroptères de Tenerife (archipel des Canaries).
Plume de Naturalistes 4 : 1-26.

ISSN 2607-0510

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