

Comportement acoustique de *Nyctalus azoreum* sur l'île de São Miguel (archipel des Açores)

Par **Alex LEFEVRE** (vleermuizenalex@yahoo.com)
Michel BARATAUD (michel.barataud1@orange.fr)

Résumé

Des relevés acoustiques au détecteur d'ultrasons ont été réalisés en août 2015 sur l'île de São Miguel dans l'archipel des Açores ; 136 séquences sonores attribuables à la Noctule des Açores *Nyctalus azoreum* (seule espèce de chiroptère connue sur cette île) ont été sélectionnées et analysées. Les signaux sonar se caractérisent par des fréquences plus élevées et une utilisation plus fréquente de la structure FM, que *N. leisleri* sur le continent ; on constate également une extension de niche acoustique en FME et largeur de bande, probablement en lien avec l'absence de compétition interspécifique. Le répertoire de cris sociaux s'avère plus étendu que celui connu chez *N. leisleri* en Europe. Les différences acoustiques entre *N. azoreum* et les populations de *N. leisleri* des îles Canaries sont également abordées.

Abstract

Acoustic surveys were conducted with ultrasound detectors in August 2015 on the São Miguel Island (Azores



Nyctalus leisleri dans
une cavité d'arbre

Archipelago); 136 sound sequences attributable to *Nyctalus azoreum* (only bat species known on this island) were selected and analyzed. Sonar signals are characterized by higher frequencies and a more frequent use of FM structure, than *N. leisleri* on mainland. *N. azoreum* has an extended acoustic niche with wide bandwidth, which is probably linked to the absence of interspecific competition. Acoustic differences between *N. azoreum* and *N. leisleri* from Canary Islands are discussed.

Introduction

L'archipel atlantique des Açores (Portugal) comprend neuf îles d'origine volcanique totalisant 2314 km², et s'étalant sur 620 km du sud-est au nord-ouest (Figure 1). Il est situé au milieu de l'océan Atlantique,

sur la dorsale, à 1400 km du Portugal et 2000 km de Terre-Neuve. Le climat est humide et doux, avec de faibles écarts saisonniers.

São Miguel, d'où provient la majorité des enregistrements, est la plus grande île, avec 747 km² et 138 000 habitants ; elle comprend trois massifs volcaniques de basse altitude, le point culminant oriental étant de 1080 m.

Les laurisylves endémiques originelles sont devenues relictuelles, l'empreinte anthropique se traduisant depuis la colonisation au XV^e siècle par une ouverture des milieux pour le pâturage bovin.

Le peuplement faunistique en général, et chiroptérologique en particulier, des Açores est fortement limité par son éloignement du continent. Les quelques mammifères présents sur l'archipel sont, à l'exception des chauves-souris, d'implantation récente d'origine anthropique (MASSETI 2010 ; MATHIAS et al. 1998).

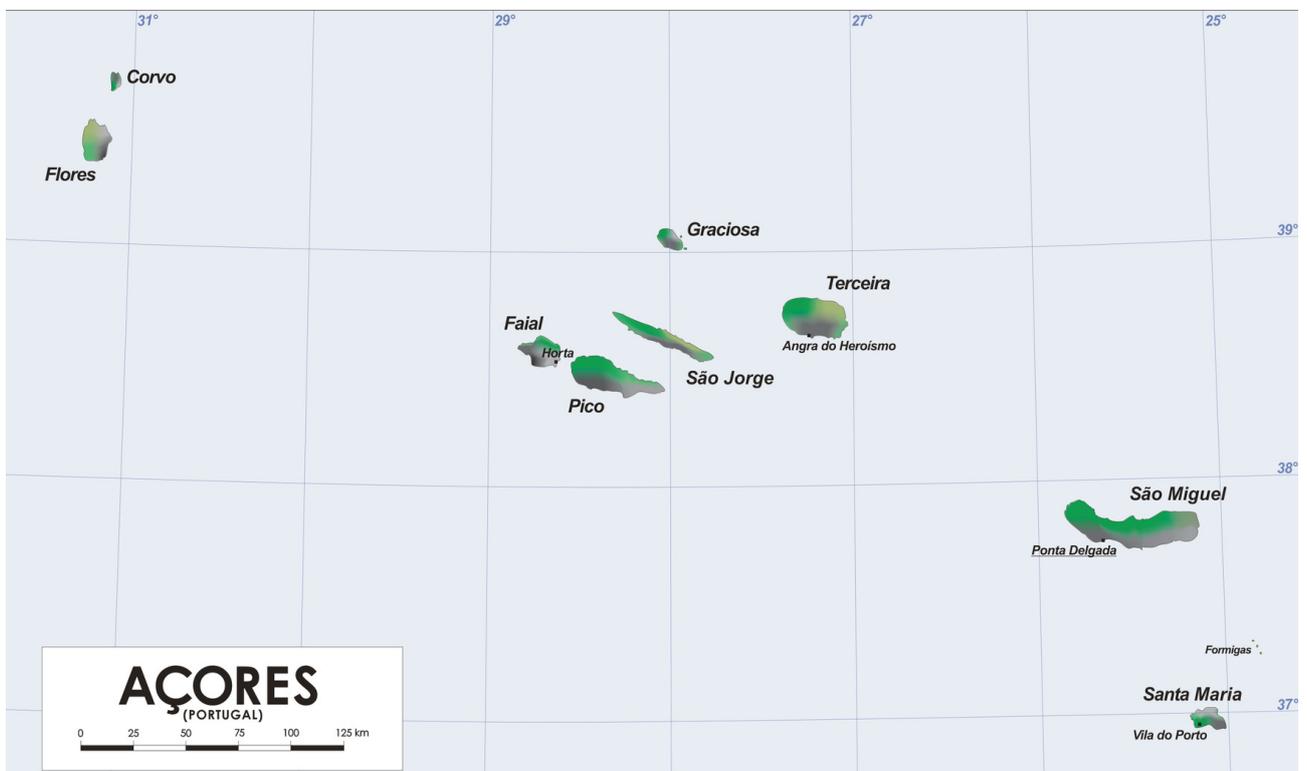


Figure 1

Situation des neuf îles de l'archipel des Açores dans l'Océan Atlantique.

Les espèces de chiroptères recensées dans l'archipel des Açores font encore l'objet d'interrogations :

- *Nyctalus azoreum* est issue de populations pionnières de *N. leisleri* à la fin du Pléistocène (SALGUEIRO et al. 2007). Endémique des Açores, elle est généralement considérée comme espèce à part entière (PALMEIRIM 1991 ; SALGUEIRO et al. 2007, 2010), ou comme sous-espèce (BOSTON et al. 2015), phylogénétiquement plus reliée aux populations de *N. leisleri* d'Irlande et de Grande-Bretagne (refuge glaciaire sud-occidental) qu'à celles du reste de l'Europe (refuge glaciaire continental). Avec une longueur d'avant-bras de 35 à 42 mm pour un poids de 6 à 15 g (SALGUEIRO et al. 2007), *N. azoreum* est plus petite que *N. leisleri* (AB = 38–47 mm ; poids = 13–18 g ; DIETZ et al. 2009). Son pelage est plus sombre, la FME de ses signaux sonar plus haute de 4 à 5 kHz (RAINHO et al. 2002 ; SKIBA 2003). *N. azoreum* affiche une tendance marquée à chasser par lumière diurne, avec une émergence du gîte en moyenne une heure avant le coucher du soleil

(LEONARDO & MEDEIROS 2011), parfois 3 h 30 avant (IRWIN & SPEAKMAN 2003) ou même en milieu de journée ensoleillée au printemps (MOORE 1975) ; cette stratégie a sans doute été favorisée par l'absence d'oiseaux prédateurs et compétiteurs, contrairement à Madère par exemple où ces contraintes existent et où *N. leisleri* s'avère être nocturne (MOORE 1975 ; SPEAKMAN & WEBB 1993). *N. azoreum* est présente sur les sept îles orientales et centrales, mais semble absente des deux îles occidentales de Flores et Corvo. Elle présente une forte variation d'abondance : commune sur São Miguel et plus rare sur Santa Maria par exemple (RAINHO et al. 2002). Son statut est précaire à cause de l'absence de flux depuis le continent, et même entre certaines îles de l'archipel qui comprendraient deux sous-populations : celle des cinq îles centrales (dont l'ADN nucléaire est très peu différencié, sans doute grâce à des flux d'individus inter îles) et celle des îles orientales dont São Miguel (SALGUEIRO et al. 2008, 2010).



Paysage anthropisé
de São Miguel

- *Myotis myotis* a été noté sur Graciosa, sous la forme de restes osseux appartenant à trois individus minimum, trouvés en 1979 à l'entrée d'une grotte ; deux observations visuelles en 1966 sur São Miguel, de chauves-souris en vol plus grandes que *N. azoreum*, pourraient ainsi se rapporter à *M. myotis* (PALMEIRIM 1979). Des recherches plus récentes sur São Miguel (SPEAKMAN & WEBB 1993) et sur les quatre îles extrêmes : Corvo et Flores, São Miguel et Santa Maria (RAINHO et al. 2002), n'ont établi aucun contact visuel et acoustique avec le Grand murin ;
- *Pipistrellus* sp. : un contact acoustique en août 1992 à l'aéroport de Santa Cruz das Flores, sur 45 kHz avec rythme typique de Pipistrelle, a été attribué à *P. pipistrellus* (SKIBA, 1996). TRUJILLO & GONZALEZ (non publié) ont capturé trois individus du genre *Pipistrellus* sur Santa Maria, en septembre 1997, qu'ils ont morphologiquement rattaché à *P. maderensis* (RAINHO et al. 2002). Ces derniers auteurs ont contacté au détecteur d'ultrasons des signaux de Pipistrelle sp. sur les îles de Santa

Maria (bien présente), Flores (peu abondante) et Corvo (rare), mais aucun sur São Miguel, où *N. azoreum* est par ailleurs abondante (RAINHO et al. 2002). Les contacts sont concentrés principalement en forêt et en milieux urbains. Les FME vont de 43 à 49,5 kHz (moy. 45,3) et les LB de 1,7 à 9,9 kHz (moy. 3,4) ; les différences acoustiques entre les deux îles distantes de 660 km semblent trop faibles pour les attribuer d'office à deux espèces. Ce taxon, qu'il comprenne une ou deux espèces, reste à identifier au niveau spécifique.

Les études sur les émissions sonar des chiroptères de Macaronésie sont peu nombreuses. Pour les îles du Cap Vert une synthèse vient d'être publiée (VASCONCELOS 2018) ; les données sur les Canaries, hormis quelques mentions générales sur les fréquences utilisées (FARJADO & BENZAL 2002, TRUJILLO & BARONE 1993), sont récentes (BARATAUD et al. 2020) ; l'archipel de Madère a été étudié par RUSSO et al. (2009) et TEIXEIRA & JESUS (2009) ; aux Açores la contribution la plus complète vient de RAINHO et al. (2002).



Paysage forestier de São Miguel

© Alex LÉFÈVRE

En août 2015, l'un d'entre nous (AL) a réalisé des relevés acoustiques au détecteur d'ultrasons sur São Miguel, l'une des deux îles orientales de l'archipel des Açores. *N. azoreum* a été contactée abondamment sur trois sites. Nous présentons ici les résultats des analyses des séquences acoustiques, et formulons des hypothèses issues d'une comparaison entre les valeurs constatées sur São Miguel et celles mesurées sur les signaux sonar des populations de *N. leisleri* aux Canaries et en Europe continentale.

Matériel et méthode

Tous les individus ont été enregistrés dans des conditions correspondant à une activité de vol naturel juste après le coucher du soleil, entre 21 h 15 et 22 h 35. La collecte des données a été réalisée grâce à un détecteur d'ultrasons D1000X de Pettersson Elektronik AB ; la fréquence d'échantillonnage est de 400 kHz, la résolution de 16 bits.

Trois sites ont été inventoriés (Figure 2) :

- 1^{er} au 3, 6, 8 et 9 août 2015 : Bahia Palace, Vila Franca do Campo. Les enregistrements (103 séquences) ont été réalisés près d'un gîte diurne qui se trouve dans une chapelle près d'un hôtel. Après l'émergence les animaux volent et chassent entre les arbres d'un parc, et vont parfois boire au-dessus de la piscine de l'hôtel ;
- 4 août 2015 : Ribeira Chã. Les enregistrements (19 séquences) ont été réalisés le long d'une petite rue du village faiblement éclairé, à proximité d'une vallée avec des falaises boisées qui s'étendent jusqu'à l'océan. Des haies basses d'hortensias, de camélias et d'azalées sont en connexion directe avec la vallée. Le gîte le plus proche se trouve à une distance d'environ 2 à 2,5 km ;
- 7 août 2015 : Lagoa das Furnas (14 séquences). L'un des trois lacs de cratères présents sur l'île, entouré de collines couvertes d'une végétation naturelle luxuriante. Le gîte le plus proche se trouve à moins de 500 mètres dans un ancien parc.

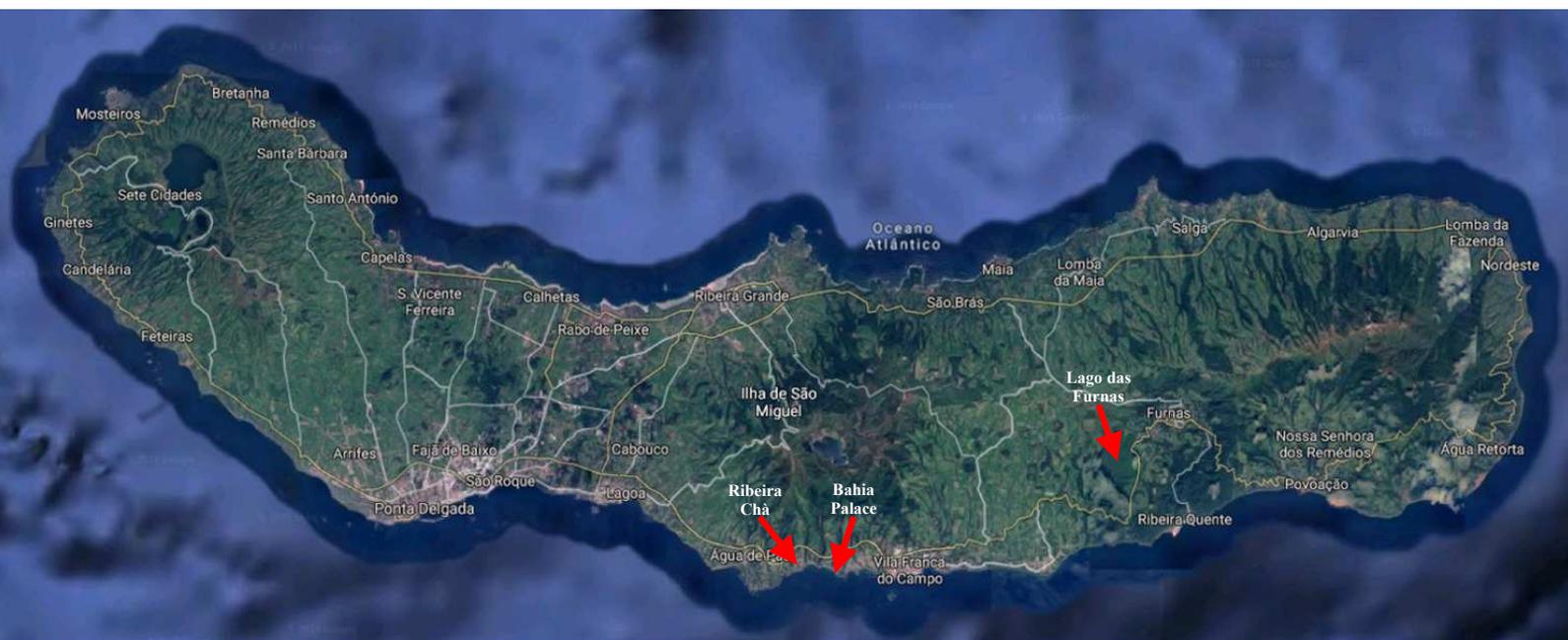


Figure 2
Image satellite (Google Maps) de São Miguel, avec la localisation des trois sites d'écoute au détecteur d'ultrasons.

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 aplanie (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 : sifflée, nasillarde ou miaulée) ;
- 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)

Les 136 séquences collectées ont été examinées sur spectrogramme, et un échantillonnage de 76 signaux a été retenu comme représentatif de la variabilité totale. Pour chaque signal mesuré, 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.



Chapelle servant de gîte diurne

Résultats et discussion

Signaux sonar de *N. azoreum*

La variabilité acoustique constatée sur les 136 séquences est importante. Des QFC planes utilisées en phase de transit à rythme lent, aux signaux FM d'approche à large bande et FME élevée, tout un continuum est représenté (Figure 3). Cette grande variabilité de structures produites par une espèce de type QFC – FM aplanie, corrélée aux variations de rythme, permet de supposer que notre matériel est proche de l'exhaustivité concernant les types de signaux sonar utilisés par *N. azoreum*, et donc de ses comportements acoustiques. La caractéristique acoustique typique du genre *Nyctalus* est d'alterner plus ou moins régulièrement deux types de signaux décalés en FME et en structure : le type A plus grave et à faible largeur de bande, le type B plus aigu et souvent plus modulé. Les mesures réalisées sur

un échantillonnage de 76 signaux ont été comparées avec celles issues des travaux réalisés en Europe (BARATAUD 2015) et aux Canaries (BARATAUD et al. 2020) selon une méthode identique (Tableau 1).

La comparaison des moyennes peut être jugée comme révélatrice, car la qualité de l'échantillonnage est similaire entre les trois provenances géographiques. La durée des signaux entre *N. azoreum* et *N. leisleri* sur le continent, est très proche ; par contre il se confirme que les populations des Canaries de *N. leisleri* utilisent des signaux de durée particulièrement courte (Figure 4). Les largeurs de bande, indicatrices du comportement plus ou moins en contrainte avec des obstacles dans l'environnement de vol, sont plus grandes pour les Noctules de Macaronésie que pour les populations continentales. Les FME utilisées par *N. azoreum* sont encore plus élevées que celles de *N. leisleri* aux Canaries, qui elles mêmes sont plus élevées que sur le continent.

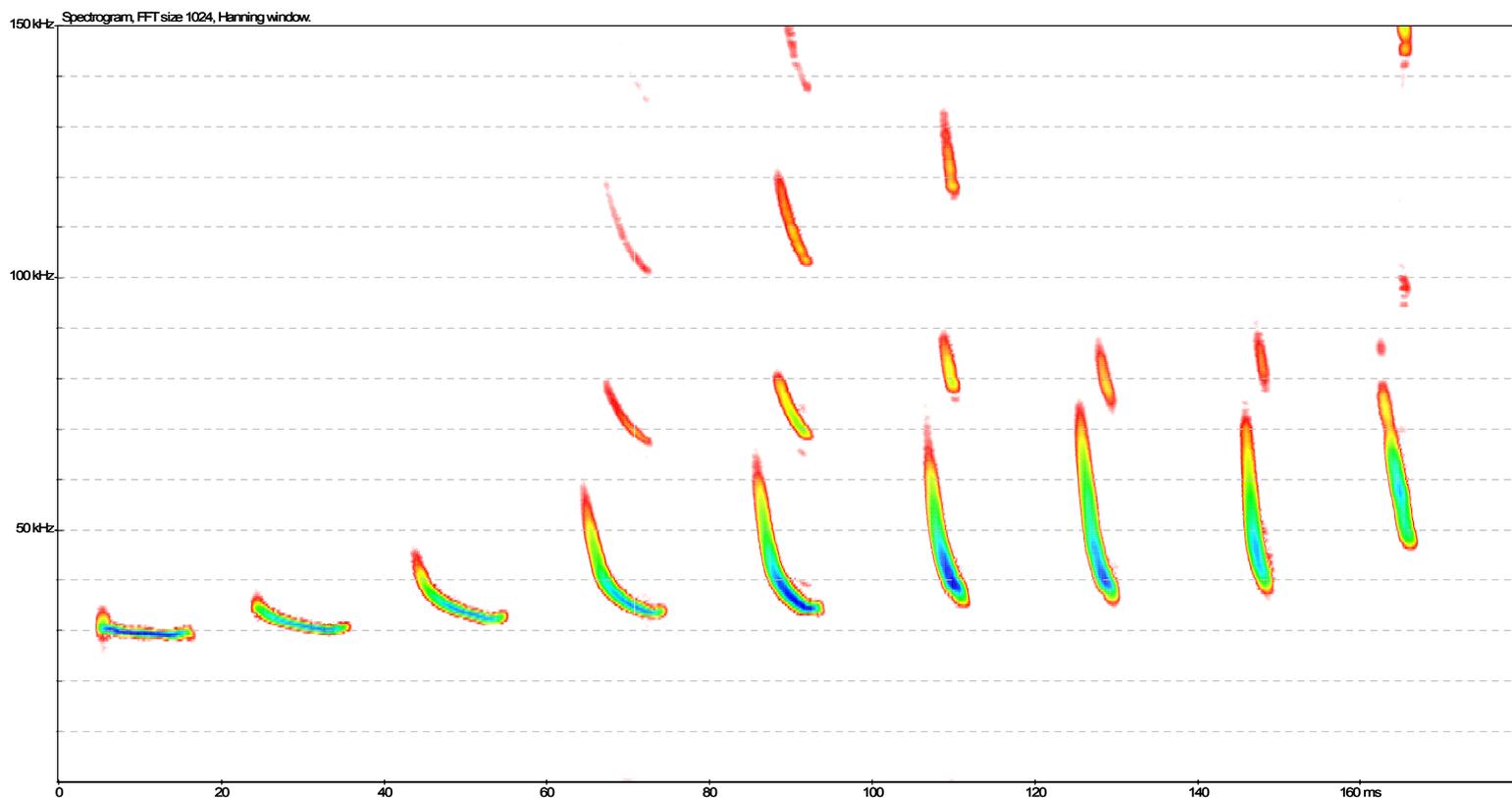
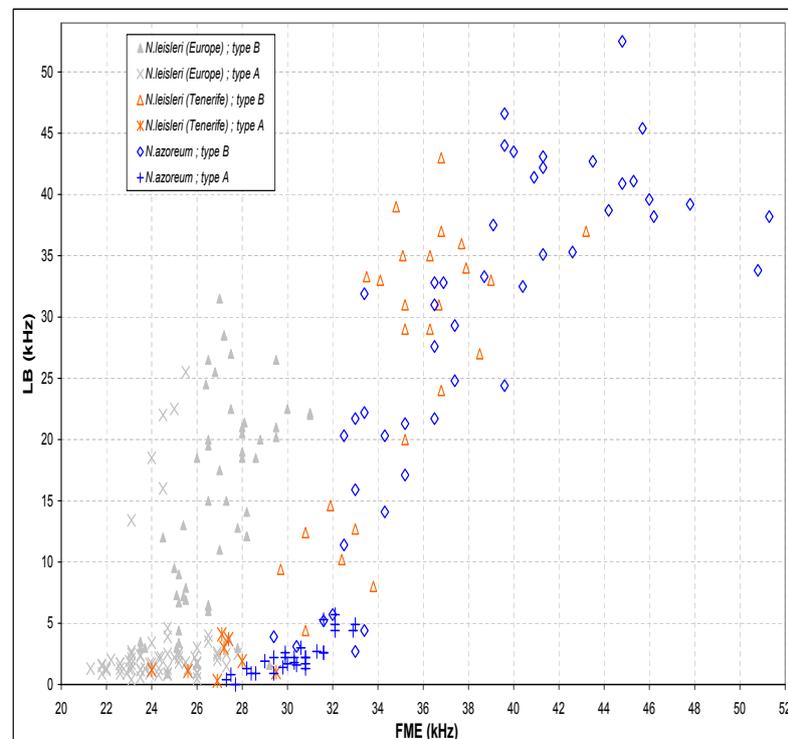
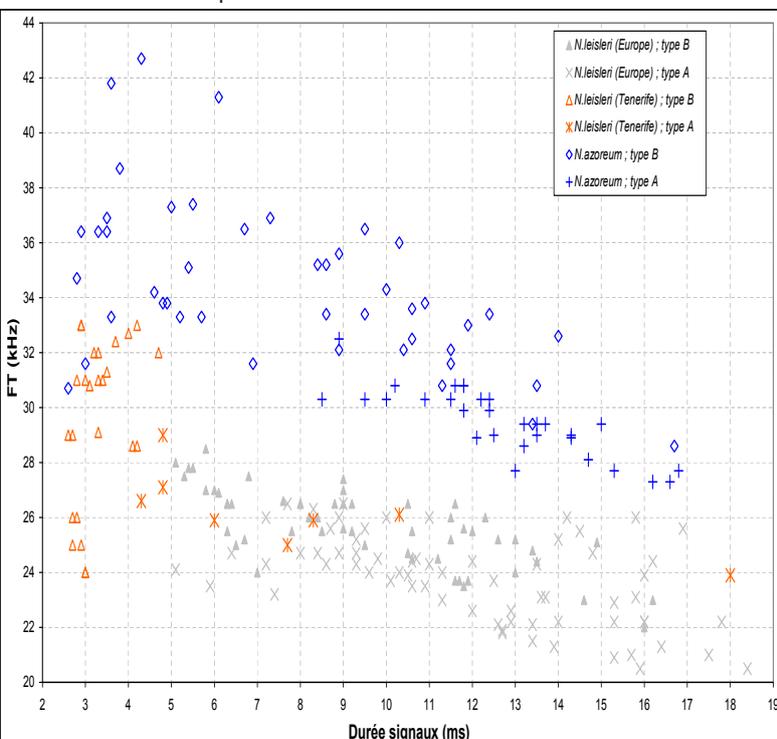


Figure 3. Spectrogramme compilant les types de structures de signaux sonar pratiqués par *N. azoreum* à São Miguel. De gauche à droite se succèdent tous les intermédiaires entre la QFC plane, la FM aplanie et la FM d'approche finale.

L'examen de la **Figure 5** montre une distribution des valeurs FME x LB différente entre les Noctules de Macaronésie et *N. leisleri* en Europe ; chez cette dernière, on observe un recouvrement fort de largeur de bande entre les types A et B, inhabituelle chez le genre *Nyctalus*, et sans doute révélateur d'une stratégie de brouillage de l'information acoustique traitée par les lépidoptères tympanés (BARATAUD 2015). *N. azoreum* au contraire suit le modèle classique de l'alternance, avec des types A de structure QFC dans la gamme basse des FME pratiquées, et des types B plus modulés qui se transforment en signaux FM en phase d'approche ; on constate d'ailleurs que ces derniers sont très souvent utilisés, avec des valeurs fortes de LB et de FME, ce qui témoigne d'un comportement fréquent de chasse en lisière ou non loin du sol. Les FME particulièrement hautes chez *N. azoreum* sont également concordantes avec une tendance à rechercher la proximité des obstacles. Cette

augmentation de la FME peut simplement s'expliquer par la loi de l'allométrie, la FME étant chez les espèces QFC et FM aplanie inversement proportionnelle à la taille corporelle, et *N. azoreum* ayant évolué vers une taille inférieure à celle des populations fondatrices de *N. leisleri*. La réduction de taille de la Noctule des Açores, par rapport à la Noctule de Leisler continentale, peut s'expliquer par une meilleure adaptation aux ressources trophiques en l'absence de concurrence, une taille voisine de celle du genre *Pipistrellus* (qui cumule la plus forte abondance des populations de chauves-souris européennes) pouvant être la mieux adaptée à la disponibilité optimale (biomasse et accessibilité) des insectes volants (PALMEIRIM 1991). Ceci ne semble d'ailleurs pas se limiter à l'Europe : nous avons constaté (BARATAUD & GIOSA 2013, 2014 ; BARATAUD et al. 2017a, 2017b) que l'espèce de chiroptère de loin la plus abondante dans différents contextes insulaires (Antilles



Figures 4 (à gauche) et 5 (à droite).

Graphiques bivariés (Fig. 4 : X = durée des signaux ; Y = fréquence terminale. Fig. 5 : X = fréquence du maximum d'énergie ; Y = largeur de bande) montrant la distribution des valeurs mesurées sur les signaux QFC et FM aplanie (alternance irrégulière de types A et B) de *N. azoreum*, en comparaison avec ceux de *N. leisleri* enregistrés sur Tenerife et en Europe (d'après BARATAUD et al. 2020 et BARATAUD 2015).

Tableau 2.

Valeurs moyennes et écart-types mesurées sur les signaux de *N. azureum* collectés sur São Miguel (Açores), comparées avec les valeurs mesurées sur *N. leisleri* sur Tenerife aux Canaries (BARATAUD *et al.* 2020), et en Europe (BARATAUD 2015).

Espèces	Type de signal	Origine géographique	n. signaux (séqu.)	Durée intervalles (ms)		Durée signaux (ms)		Fréquence initiale (kHz)		Fréquence terminale (kHz)		Largeur de bande (kHz)		Fréq. max. énergie fond. (kHz)	
				Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type
<i>N. azureum</i>	type A	São Miguel	30 (10)	219,3	78,9	12,7	2,1	31,8	2,5	29,5	1,2	2,0	1,6	30,3	1,5
<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. azureum</i>	type B	São Miguel	46 (5)	124,3	58,8	7,7	3,6	63,6	15,7	34,7	3,3	27,2	14,9	38,7	5,5
<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

avec *Molossus molossus*, Mascareignes avec *Mormopterus francoismoutoui* et *M. acetabulosus*, Comores avec *Chaerephon pusillus*) est toujours d'une taille similaire, avec un avant-bras compris entre 36 et 42 mm et un poids de 6 à 15 g, c'est-à-dire dans la gamme de *N. azureum*. Par ailleurs, une réduction de taille entraîne forcément une diminution de la charge alaire (le volume et la masse diminuant à un facteur plus élevé que la surface corporelle) ; la manoeuvrabilité de *N. azureum* est donc théoriquement meilleure que celle de *N. leisleri*. L'utilisation nettement plus fréquente des signaux sonar de structure FM chez *N. azureum*, par rapport à *N. leisleri* sur le continent, est donc cohérente avec la déduction ci-dessus, puisque l'usage des signaux FM est positivement corrélé à la proximité des obstacles, qui oblige à un vol plus lent donc une meilleure manoeuvrabilité. Ainsi, la manoeuvrabilité améliorée de *N. azureum* facilite certainement l'exploitation des lisières, où la biomasse d'insectes est plus élevée (DAJOZ 1998).

Le comportement particulier de chasse aux papillons tymanés, typique de *N. leisleri* en Europe (mais aussi constaté

aux Canaries), indiqué par des apparitions brutales de signaux QFC de forte intensité suivis souvent d'une phase d'approche puis de capture (BARATAUD 2015), est présent sur trois séquences collectées à São Miguel ; il semble donc que la spécialisation partielle de *N. leisleri* sur ce type de proies, se retrouve chez *N. azureum*.

Selon RAINHO *et al.* (2002), des différences de signaux sonar chez *N. azureum* existent entre les deux îles proches (80 km) de Santa Maria et São Miguel. Les habitats de chasse les plus fréquentés sont les lacs, les milieux anthropisés (zones urbanisées avec lampadaires), les zones agricoles et pastorales ; les habitats forestiers sont moins utilisés, mais la structuration verticale (présence de haies, d'arbres isolés, etc.) des paysages les plus fréquentés n'est pas précisée.



Niches acoustiques insulaires

Nous avons vu que la Noctule des Açores utilise une gamme de FME et de largeur de bande plus importante que *N. leisleri* sur le continent européen, où quatre autres taxons (*N. noctula*, *Vespertilio murinus*, *Eptesicus serotinus/isabellinus* et *E. nilssonii*) se rencontrent dans les mêmes gammes de fréquences et de structures. Le contexte insulaire entraîne des conditions particulières, notamment une plus faible disponibilité des ressources alimentaires et une redistribution des relations interspécifiques ; ces paramètres peuvent induire une modification de la niche acoustique d'une population pionnière. Pour tenter de juger de l'influence de la compétition interspécifique, la **Figure 6** compare la niche acoustique de *N. azoreum* sur l'île de São Miguel (où la compétition est absente), avec celles de trois espèces QFC et FM aplanie de l'île de Tenerife. L'extension de niche de *N. azoreum*, dans un contexte insulaire comparable à celui de Tenerife, est manifeste, puisqu'elle couvre en grande partie les gammes de FME utilisées par *N. leisleri*, *H. savii* et *P. maderensis*. Ainsi, il semble bien que ce soit l'absence de compétition

interspécifique qui ait provoqué chez la Noctule des Açores un tel étalement des fréquences et des largeurs de bande, qui apparaît comme maximal compte tenu de sa taille corporelle.

Les différences morphologiques, comportementales et acoustiques entre *N. azoreum* et *N. leisleri* sont donc importantes, alors que les différences génétiques sont assez faibles (BOSTON *et al.* 2015 ; SALGUEIRO *et al.* 2004, 2008). Une adaptation rapide des populations pionnières au contexte insulaire s'est donc opérée, entraînant une diminution de la taille, une augmentation de la FME et de la LB des signaux sonar, un comportement de chasse diurne sans doute plus proche des lisières et/ou du sol. Ceci s'est peut-être produit dans un laps de temps trop rapide pour que le génome enregistre des modifications importantes, en tous cas dans des proportions qui permettent habituellement de séparer sans débat contradictoire des espèces dites « jumelles » (SALGUEIRO *et al.* 2008). Cette apparente contradiction illustre la complexité du concept de distinction spécifique, et de la prévalence des critères utilisés, entre génétique et écologie.

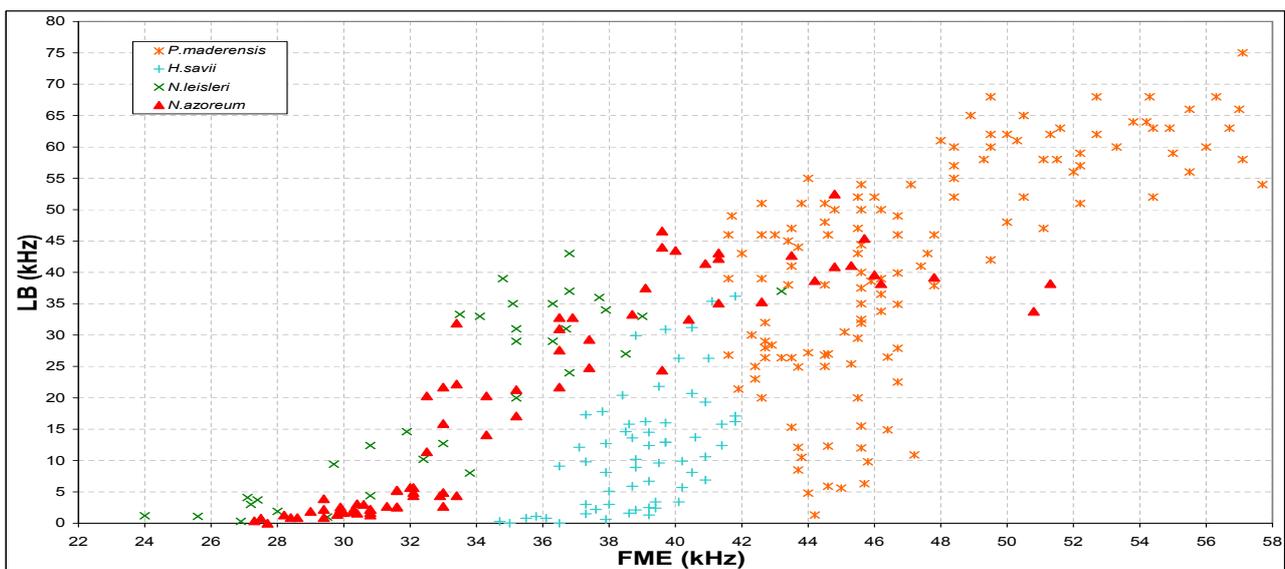


Figure 6.

Graphique bivarié (X = fréquence du maximum d'énergie ; Y = largeur de bande) montrant la distribution des valeurs mesurées sur les signaux de *N. azoreum*, comparées à celles des trois espèces des Canaries utilisant des structures de signaux analogues.

Cris sociaux de *N. azoreum*

Parmi les 136 séquences collectées, 27 contenaient des émissions sonores pouvant être classées, grâce à des critères de structure particulière, de gamme de fréquences et une distribution temporelle aléatoire, dans le registre de la communication sociale.

La Noctule des Açores utilise une grande variété de cris sociaux (**Figure 7**), allant de la simple QFC basse (sur 23 kHz) aux trilles complexes, en passant par des signaux FM-QFC ou QFC-FM de durée très variable (8 à 59 ms). Ces cris sociaux sont émis fréquemment sur les zones de chasse lorsque plusieurs individus sont en contact ; d'autres types d'émissions sociales (longs cris simples FM aplanie et grincements) sont émis au gîte, sans doute en partie par des juvéniles, encore non ou

mal volants à cette époque de l'année. Deux séquences sonores téléchargeables en fin d'article compilent (des intervalles de silence ou d'émissions sonar ont été supprimés pour alléger les fichiers) cette diversité du répertoire social de *N. azoreum*, déjà soulignée par RAINHO et al. (2002).

Cette variabilité plus forte pour l'espèce insulaire que pour l'espèce originelle continentale, est contraire aux résultats obtenus par Russo et al. (2009) sur *P. maderensis* à Madère : leur hypothèse (l'absence ou la diminution de la compétition interspécifique en contexte insulaire favorise un changement des signaux sonar et une stabilisation des cris sociaux) ne se vérifie pas ici, puisque des changements ont eu lieu dans le répertoire acoustique aussi bien sonar que social chez *N. azoreum*.

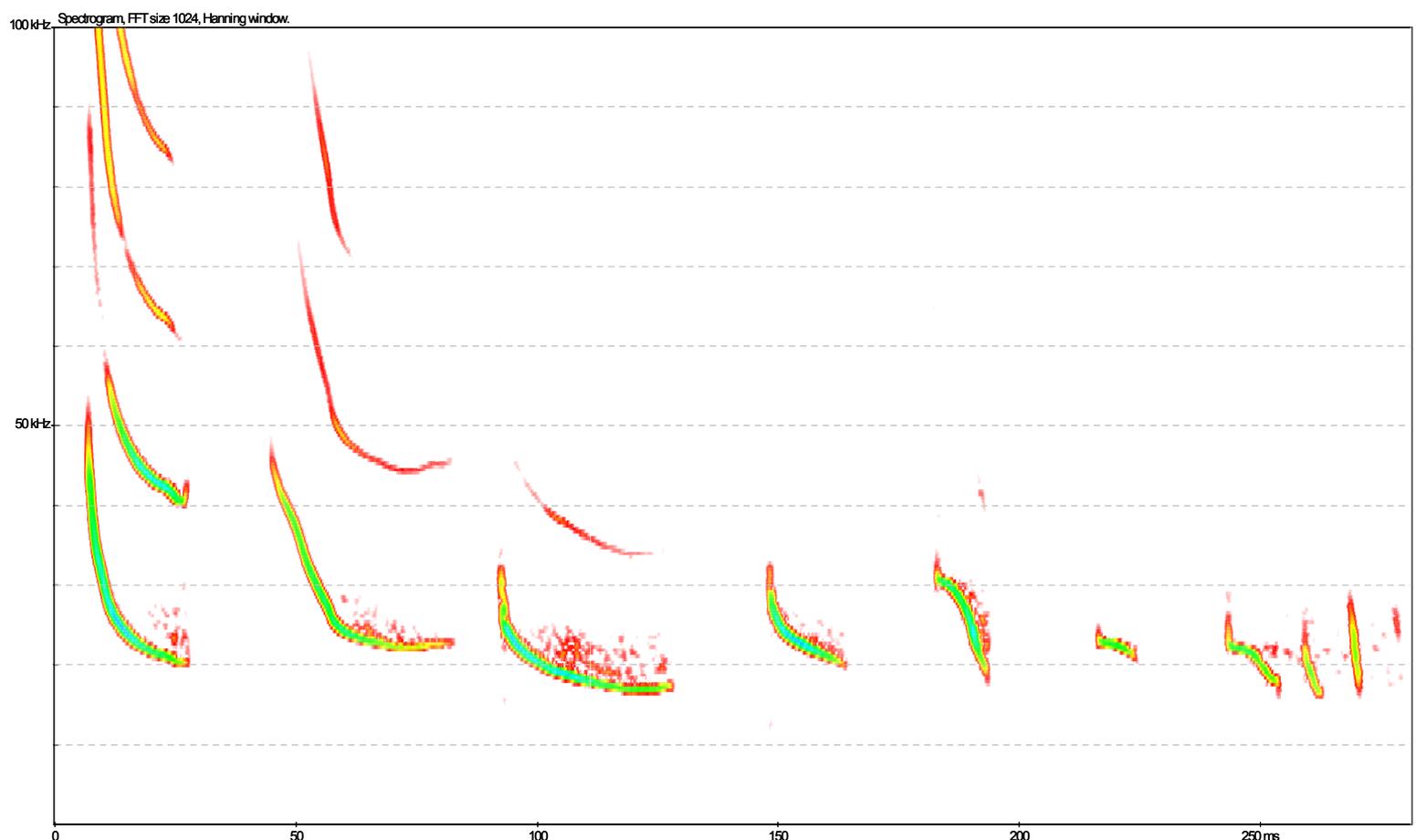


Figure 7.

Spectrogramme compilant les principaux types de structures de cris sociaux simples pratiqués par *N. azoreum* à São Miguel.



Lac de cratère
sur São Miguel

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

N-azoreum_heterodyne_2015-08-07_23h50_Lago-das-Furnas_A-Lefevre21

N-azoreum_apparition-explosive_2015-08-08_00h25_Lago-das-Furnas_A-Lefevre42

N-azoreum_chasseFM_2015-08-08_00h02_Lago-das-Furnas_A-Lefevre29

N-azoreum_chasseQFC_2015-08-08_23h28_Bahia-Palace_A-Lefevre59

N-azoreum_QFC&FM_2015-08-08_23h26_Bahia-Palace_A-Lefevre57

N-azoreum_social-gite_Sao-Miguel_08-2015_A-Lefevre

N-azoreum_social-vol_Sao-Miguel_08-2015_A-Lefevre

Bibliographie

- 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. & S. GIOSA. 2013.** Identification et écologie acoustique des chiroptères de La Réunion. *Le Rhinolophe* 19 : 147 - 175. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11
- BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2014.** Etude acoustique des chiroptères de Guadeloupe : activité nocturne et utilisation de l'habitat. *Le Vespère* 4 : 241-252. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11
- Barataud, M., S. Giosa, G. Issartel, J. Jemin, M. Lesty & J-P. Fiard. 2017a.** Forêts tropicales insulaires et chiroptères : le cas de la Martinique (Petites Antilles – France). *Le Vespère* 7 : 411-457. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11
- BARATAUD, M. G. BEUNEUX, M. CHALBOS, J-F. DESMET & S. GIOSA 2017b.** Etude des micro-chiroptères 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, J., Y. Bas & M. Barataud. 2020.** Comportement acoustique des chiroptères de Tenerife (archipel des Canaries). *Plume de Naturalistes* 4 : 1-26. <http://www.plume-de-naturalistes.fr/index.php/numeros/>
- 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>
- Dajoz, R. 1998.** Les insectes et la forêt. Tec & Doc éd. 594 pp.
- Dietz, C., O. von Helversen & D. Nill. 2009.** *L'encyclopédie des chauves-souris d'Europe et d'Afrique du Nord.* Delachaux & Niestlé éd. 400 pp.
- 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
- Irwin, N.R. & J.R. Speakman. 2003.** Azorean bats *Nyctalus azoreum*, cluster as they emerge from roosts, despite the lack of avian predators. *Acta Chiropterologica* 5: 185–192.
- Leonardo, M. & F.M. Medeiros. 2011.** Preliminary data about the breeding cycle and diurnal activity of the Azorean bat (*Nyctalus azoreum*). *Açoreana* 7 (Suppl.): 139–148.
- Masseti, M. 2010.** Mammals of the Macaronesian islands (the Azores, Madeira, the Canary and Cape Verde islands): redefinition of the ecological equilibrium. *Mammali* 74: 3-34.

**Mathias, M.L., M. Santos-Reis, F. Petruc-
ci-Fonseca, R. Libois, R. Fons, G. Ferraz
de Carvalho, M.M. Oom & M. Col-
lares-Pereira. 1998.** Mammals from the
Azores Islands (Portugal): an updated
overview. *Mammalia* 62: 397-407.

Moore, N.W. 1975. The diurnal flight of
the Azorean bat (*Nyctalus azoreum*) and
the avifauna of the Azores. *J. Zool.* 177:
483–486.

Palmeirim, J.M. 1979. First record of
Myotis myotis on the Azores islands (Chi-
roptera: Vespertilionidae). *Arq. Mus.
Bocage* 46: 1-2.

Palmeirim, J.M. 1991. A morphometric
assessment of the systematic position of
the *Nyctalus* from Azores and Madeira
(Mammalia: Chiroptera). *Mammalia* 55:
381–388.

**Rainho, A., J.T. Marques & J.M.
Palmeirim. 2002.** Os Morcegos dos
Arquipélagos dos Açores e da Madeira:
Um Contributo para a sua Conservação.
Instituto da Conservação da Natureza,
Lisboa. [https://www.researchgate.net/
publication/280624369_Os_morcegos_
dos_arquipelagos_dos_Acores_e_da_
Madeira_Um_contributo_para_a_sua_
conservacao](https://www.researchgate.net/publication/280624369_Os_morcegos_dos_arquipelagos_dos_Acores_e_da_Madeira_Um_contributo_para_a_sua_conservacao)

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

**Salgueiro, P., M.M. Coelho, J.M.
Palmeirim & M. Ruedi. 2004.** Mito-
chondrial DNA variation and population
structure of the island endemic Azorean
bat (*Nyctalus azoreum*). *Molecular Ecology*
13: 3357–3366.



© Alex LEFÈVRE

Forêt mixte sur São Miguel, créant
de nombreux effets de lisières

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

Salgueiro, P., J.M. Palmeirim, M. Ruedi, & M.M. Coelho. 2008. Gene flow and population structure of the endemic Azorean bat (*Nyctalus azoreum*) based on microsatellites: implications for conservation. *Conserv. Genet.* 9: 1163–1171.

Salgueiro, P., J.M. Palmeirim & M.M. Coelho. 2010. Lack of gene flow between the insular bat, *Nyctalus azoreum* and its mainland ancestor *Nyctalus leisleri* (Vespertilionidae, Chiroptera): evidence from microsatellites. *Folia Zoologica* 59: 26–34. https://www.researchgate.net/publication/223225446_Lack_of_gene_flow_between_the_insular_bat_Nyctalus_azoreum_and_its_mainland_ancestor_Nyctalus_leisleri_Vespertilionidae_Chiroptera_evidence_from_microsatellites

Skiba R. 1996. Nachweis einer Zwergfledermaus, *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber 1774), auf der Azorinsel Flores (Portugal). *Myotis* 34: 81-84.

Speakman, J.R. & P.I. Webb. 1993. Taxonomy, status and distribution of the Azorean bat (*Nyctalus azoreum*). *J. Zool.* 231: 27–38. https://www.researchgate.net/publication/230370399_Taxonomy_status_and_distribution_of_the_Azorean_bat_Nyctalus_azoreum

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

Vasconcelos, R. 2018. Bibliographic revision and new records of bats (Chiroptera) for Cabo Verde Archipelago. *Zoologia Caboverdiana* 7(1) : 3–11.

Remerciements

Nos remerciements vont encore une fois à Stéphane Aulagnier, qui répond toujours rapidement et positivement à nos recherches d'articles.

Nous ne disposons pas de photos en gros plan de *N. azoreum*, mais Laurent Arthur nous a gratifié d'une de ses plus belles photos de *N. leisleri*.



Gros arbre dont le tronc est creux et sert de gîte diurne à un groupe de Noctule des Açores. Sur l'image en haut à droite on distingue le guano accumulé au pied de la cavité.

Pour citer cet article :

LEFEVRE A. & M. BARATAUD 2020.

Comportement acoustique de *Nyctalus azoreum* sur l'île de São Miguel (archipel des Açores). *Plume de Naturalistes* 4 : 27-42.

ISSN 2607-0510

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