

LE RHINOLOPHE

REVUE INTERNATIONALE DE CHIROPTEROLOGIE



N° 19 • 2013

MUSEUM D'HISTOIRE NATURELLE - VILLE DE GENEVE



LE RHINOLOPHE

Revue internationale de chiroptérologie

No 18 · 2010

Publication éditée par
le Muséum d'histoire naturelle de la Ville de Genève
et
le Centre de coordination ouest pour l'étude et la protection des chauves-souris (Suisse)

Rédaction

Corinne CHARVET
Chris LEON
Pascal MOESCHLER

Impression - assemblage

Bernard CEROTTI

Couverture

Cédric MARENDAZ
Gilbert E. HUGUET

Prix du numéro: SFr. 30.-, 21.- Euros (+ frais de port)

Toute correspondance ou demande d'abonnement est à adresser à:

Le Rhinolophe
Muséum d'histoire naturelle
Route de Malagnou - C.P. 6434
CH - 1211 GENEVE 6 (Suisse)
Tél. (41-22) 418.64.36 - Fax (41-22) 418.63.01
corinne.charvet@mhn.ville-ge.ch

Sommaire

CARRAVIERI, A. & R. SCHEIFLER - Effets des substances chimiques sur les chiroptères : synthèse bibliographique.....	1-46
ARCHAUX, F., L. TILLON, B. FAUVEL & H. MARTIN - Foraging habitat use by bats in a large temperate oak forest : importance of mature and regeneration stands.....	47-58
BARATAUD, M., D. DEMONTOUX, P. FAVRE, S. GIOSA & J. GRANDADAM - Bioévaluation des peuplements de Mélèze commun (<i>Larix decidua</i>) dans le Parc National du Mercantour, par l'étude des chiroptères en activité de chasse.....	59-86
ALCALDE, J. T., C. IBAÑEZ, I. ANTÓN & P. NYSSSEN - First case of migration of a Leisler's bat (<i>Nyctalus leisleri</i>) between Spain and Belgium.....	87-88
CATZEFLIS, F., M. DEWYNTER & K. PINEAU - Liste taxonomique commentée des chiroptères de Guyane ...	89-102
BARATAUD, M., S. GIOSA, F. LEBLANC, V. RUFRAY, T. DISCA, L. TILLON, M. DELAVAL, A. HAQUART & M. DEWYNTER - Identification et écologie acoustique des chiroptères de Guyane française.....	103-145
BARATAUD, M. & S. GIOSA - Identification et écologie acoustique des chiroptères de La Réunion.....	147-175
BARATAUD, M. & S. GIOSA - <i>Eptesicus guadeloupensis</i> : une espèce insulaire endémique en danger?.....	177-187

Effets des substances chimiques sur les chiroptères : synthèse bibliographique

Alice Carravieri & Renaud Scheifler

¹ *Laboratoire Chrono-Environnement, UMR CNRS / Université de Franche-Comté 6249, Place Leclerc, F-25000 Besançon, France. Alice.carravieri@gmail.com, renaud.scheifler@univ-fcomte.fr*

En collaboration avec :

Alice Brisorgueil – Chargée de mission Chiroptères, Fédération des Conservatoires d'espaces naturels

Michel Carteron – Chargé de mission connaissance et préservation des espèces, DREAL Franche-Comté

Michaël Coeurdassier, Eve Afonso, Patrick Giraudoux et Francis Raoul – Laboratoire Chrono-Environnement, Université de Franche-Comté / CNRS

Pascal Moeschler – Muséum d'Histoire naturelle de Genève, Centre de Coordination Ouest pour l'étude et la protection des chauves-souris

Sébastien Roué – Chargé de mission chauves-souris, CPEPESC Franche-Comté

Audrey Tapiero – Chargée de mission Plan National d'Actions Chiroptères, Fédération des Conservatoires d'Espaces naturels

Le rapport bibliographique a été financé par la DREAL Franche-Comté dans le cadre du Plan National d'Actions Chiroptères 2009-2013 animé par la Fédération des Conservatoires d'espaces naturels.

Abstract. Effects of chemicals on Chiroptera: a review.- Like other causes of erosion of the biodiversity (i.e. destruction and fragmentation of habitats, disturbances due to various anthropogenic activities, or zoonoses), environmental contamination may affect bat populations. In controlled conditions, all substances presented in this review can be lethal for bats, depending on the dose and/or the duration of the exposure. In the wild, numerous cases of lethal intoxication by organochloride pesticides (OCs: DDT, lindane, etc.) have been reported in the United States of America and in Europe. Effects on energetic metabolism have been observed at sub-lethal doses. Maternal and placental transfers have been shown and may affect the survival of offspring. Organophosphorus pesticides (Ops: malathion, carbofuran, etc.) are much less persistent than OCs and are less accumulated in biological tissues. Several cases of mortality in the wild, however, have, however, been attributed to OPs. Because toxic effects and disappearance of OP compounds in the tissues are fast, the impact of those pollutants on bats might have been under-estimated. Moreover, an indirect mortality could be due to a loss of coordination in exposed individuals, or to thermoregulation and echolocation disturbances. Pyrethroid pesticides (cypermethrin, for instance, which is used for wood preservation) are insecticides, generally exhibiting a little persistence in the environment and a low toxicity to mammals. Although pyrethroid residuals have been detected in bats, no direct mortality has been reported in the wild. Polychlorinated biphenyls (PCBs) or cyanide compounds, pollutants emitted by industrial and mining activities, polycyclic aromatic hydrocarbons (HAPs) or polybrominated diphenyl ethers (PBDEs: flame retardants) have also been detected in bat tissues. However, except cyanides that have been involved in the mortality of bats in mines, current knowledge does not allow to attribute lethal effects of the other compounds on bats in the wild. Laboratory studies have shown effects on metabolism (weight loss, fat storage) of PCBs, which are also suspected to exert endocrine disturbances. Trace metals (TMs, also known as heavy metals) may lead to mortality on bats, even though few cases have been reported in the wild. Numerous sub-lethal effects have been shown in laboratory studies but the impact of TMs on populations in the wild is insufficiently known. Similarly, the effects of boron compounds (used as wood preservatives) in bats are not known as well (no reference found in international journals). Other lacks in scientific knowledge about the effects of pollutant on bats are related to chronic effects of diffuse pollutions (acute toxicity of massive pollutions are better described), to the effects of mixture of pollutants, to the indirect effects (for instance on food resources), and to the possible interaction between contamination by pollutants and sensitivity to other environmental stressors like i.e. zoonoses.

Sommaire

1	Introduction	6
2	Etat des connaissances	7
2.1	Pesticides.....	7
2.1.1	Pesticides organochlorés	8
2.1.1.1	Caractéristiques et modes d'action	8
2.1.1.2	Effets sur les chiroptères	9
2.1.1.2.1	Accumulation et effets sublétaux	9
2.1.1.2.2	Effets sur la reproduction	10
2.1.1.2.3	Mortalité: études expérimentales.....	10
2.1.1.2.4	Mortalité: conditions naturelles.....	11
2.1.1.2.5	Mortalité: destruction volontaire	13
2.1.1.3	Synthèse	13
2.1.2	Pesticides anticholinestérasiques (organophosphorés et carbamates).....	13
2.1.2.1	Caractéristiques et modes d'action	13
2.1.2.2	Effets sur les chiroptères	14
2.1.2.2.1	Accumulation et effets sublétaux	14
2.1.2.2.2	Mortalité: études expérimentales.....	14
2.1.2.2.3	Mortalité: conditions naturelles.....	15
2.1.2.3	Synthèse	15
2.1.3	Pesticides pyréthrinoïdes.....	16
2.1.3.1	Caractéristiques et modes d'action	16
2.1.3.2	Effets sur les chiroptères	16
2.1.3.2.1	Exposition et effets sublétaux	16
2.1.3.2.2	Mortalité: études expérimentales.....	16
2.1.3.2.3	Mortalité: conditions naturelles.....	17
2.1.3.3	Synthèse	17
2.2	Pollutions non intentionnelles	17
2.2.1	Les contaminants organiques industriels.....	17
2.2.1.1	Les PCB	17
2.2.1.1.1	Généralités	17
2.2.1.1.2	Effets sur les chiroptères	18
2.2.1.1.2.1	Accumulation et effets sublétaux	18
2.2.1.1.2.2	Effets sur la reproduction	19
2.2.1.1.2.3	Mortalité: études expérimentales.....	19
2.2.1.2	HAP et autres composés.....	20
2.2.1.2.1	Généralités	20
2.2.1.2.2	Effets sur les chiroptères	20
2.2.1.3	Le cyanure.....	20
2.2.1.3.1	Généralités	20
2.2.1.3.2	Effets sur les chiroptères	20
2.2.1.4	Synthèse	20
2.2.2	Contaminants inorganiques: métaux et métalloïdes	21
2.2.2.1	Généralités	21
2.2.2.2	Effets sur les chiroptères	21
2.2.2.2.1	Accumulation et effets sublétaux	21
2.2.2.2.2	Effets sur la reproduction	22
2.2.2.2.3	Mortalité: études expérimentales.....	23
2.2.2.2.4	Mortalité: conditions naturelles.....	23
2.2.2.3	Synthèse	24
2.3	Autres contaminants.....	24
2.3.1	Les antiparasitaires du bétail.....	24
2.3.2	Pollution accidentelle par le métam-sodium	25
2.3.3	Des études supplémentaires	25
3	Conclusion et perspectives	26
4	Préconisations d'actions: recherche de toxiques chez les chiroptères	27
4.1	Surveillance passive: actions en cas de découverte de cadavres	28
4.2	Surveillance active de la contamination des colonies par analyse du guano	30

Espèces mentionnées dans la synthèse et leur distribution

Nom latin	Nom anglais	Nom français	Distribution ¹
<i>Corynorhinus townsendii</i> (<i>ingens</i>)	Townsend's big-eared bat	-	Etats-Unis occidentaux et Canada jusqu'au Mexique.
<i>Cynopterus brachyotis</i>	Lesser short-nosed fruit bat	-	Asie centrale et du Sud-Est.
<i>Eptesicus fuscus</i>	Big brown bat	Sérotine brune	Amériques : du Canada à la Colombie et au Brésil du Nord; Antilles; Bahamas; Alaska.
<i>Eptesicus serotinus</i>	Common Serotine	Sérotine commune	De l'Europe à la Turquie; de la Russie Asiatique à l'Himalaya; Chine, Corée, Taiwan; Afrique du Nord.
<i>Lasiurus borealis</i>	Eastern red bat	Chauve-souris rousse	Amérique du Nord, Bermuda.
<i>Miniopterus schreibersii</i> ²	Common bent-wing bat	Minioptère de Schreibers	De l'Europe du Sud et du Maroc jusqu'à l'Iran; de la Bulgarie à la Chine et au Japon; région Indo-Malaisienne; Philippines; Nouvelle-Guinée; Australie; Afrique subsaharienne.
<i>Myotis brandtii</i>	Brandt's bat	Murin de Brandt	Europe, de l'Angleterre au sud de l'Italie; Asie centrale, Sibérie de l'Est; Corée.
<i>Myotis dasycneme</i>	Pond bat	Murin des Marais	Europe, de la France et la Suède jusqu'à la Russie centrale; Ukraine, Kazakhstan.
<i>Myotis daubentonii</i>	Daubenton's bat	Murin de Daubenton	Europe, dont l'Angleterre, l'Irlande, la Scandinavie; Russie, Japon, Corée, Chine, Vietnam.
<i>Myotis emarginatus</i>	Geoffroy's bat	Murin à oreilles échanquées	Europe du Sud, Pays-Bas et Pologne; Caucase, Israël, Jordanie, Syrie, Liban, Arabie Saoudite, Iran, Afghanistan; Afrique du Nord.
<i>Myotis grisescens</i>	Gray bat	Chauve-souris grise	Etats-Unis : de la Floride au Kentucky, l'Indiana, l'Illinois, le Kansas et l'Oklahoma.
<i>Myotis lucifugus</i>	Little brown bat	Vespertilion brun	Canada et Etats-Unis : Labrador, sud de la Californie, nord de l'Arizona, New Mexico.
<i>Myotis myotis</i>	Greater mouse-eared bat	Grand Murin	Europe, dont l'Angleterre, îles méditerranéennes, Azores; Turquie, Liban, Syrie.
<i>Myotis mystacinus</i>	Whiskered bat	Murin à moustaches	Europe, de l'Irlande et la Scandinavie à la Russie; Syrie, Israël, Maroc.
<i>Myotis nattereri</i>	Natterer's Myotis	Murin de Natterer	Europe, sauf la Scandinavie; Afrique du Nord, Moyen-Orient, Iran, Caucase, Turkménistan.
<i>Myotis septentrionalis</i>	Northern long-eared myotis	Vespertilion nordique	Etats-Unis et Canada : British Columbia, Montana, Wyoming; jusqu'à l'Alabama, Géorgie et Floride.
<i>Myotis sodalis</i>	Indiana bat	Chauve-souris de l'Indiana	Etats-Unis : du New Hampshire à la Floride, au Wisconsin et Oklahoma.
<i>Myotis velifer</i>	Cave myotis	-	Amérique : du Honduras au Kansas et à la Californie.
<i>Myotis yumanensis</i>	Yuma myotis	-	Canada et Etats-Unis jusqu'au Mexique.
<i>Nyctalus noctula</i>	Common noctule	Noctule commune	Europe, dont la Scandinavie, jusqu'à la Russie et au Caucase; Moyen-Orient et Asie centrale, Sibérie, Himalaya; Vietnam et Malaisie.
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	Kuhl's pipistrelle	Pipistrelle de Kuhl	Europe, jusqu'au Caucase et Kazakhstan et Pakistan; Asie du Sud-Est.
<i>Pipistrellus nathusii</i>	Nathusius pipistrelle	Pipistrelle de Nathusius	Europe, dont l'Angleterre, jusqu'au Caucase, et à l'Asie Mineure.

<i>Pipistrellus pipistrellus</i> ³	Pipistrelle bat	Pipistrelle commune	Europe : îles britanniques, Scandinavie, jusqu'à l'Europe du Sud, de l'Est et la Russie ; Afrique du Nord.
<i>Pipistrellus subflavus</i>	Eastern pipistrelle bat	Pipistrelle de l'Est	Etats-Unis et Canada : Québec et Minnesota, sud de la Floride ; Honduras.
<i>Plecotus auritus</i>	Brown big-eared bat, Brown long-eared bat	Oreillard roux	Europe : Norvège, Irlande, Espagne, jusqu'à la Russie ; Chine, Inde, Corée, Japon.
<i>Pteropus poliocephalus</i>	Gray-headed flying fox	-	Australie.
<i>Pteropus giganteus</i>	Indian flying fox	-	Inde, Sri Lanka, Pakistan, Bangladesh, Népal.
<i>Rousettus aegyptiacus</i>	Egyptian fruit bat	Rousette d'Egypte	Du Sénégal et de l'Egypte jusqu'à l'Afrique du Sud ; Cypre, Moyen-Orient, Iran, Pakistan.
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	Greater horseshoe bat	Grand Rhinolophe	Afrique du Nord ; Europe continentale, côte méditerranéenne jusqu'à Israël et à la Jordanie, Angleterre du sud ; Turquie, Caucase ; Asie, Inde, Chine, Corée, Japon.
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	Lesser horseshoe bat	Petit Rhinolophe	Europe du Nord dont Irlande, jusqu'à l'Espagne, le Maroc et l'Afrique du Nord ; Moyen-Orient.
<i>Rhinopoma microphyllum kinneari</i>	Greater mouse-tailed bat	-	Afrique du Nord et du centre, Asie centrale, Inde et Asie du Sud-Est.
<i>Tadarida brasiliensis</i>	Mexican free-tailed bat	Molosse du Brésil	Amériques : Brésil, Bolivie, Argentine, et Chili jusqu'à l'Oregon, le Nebraska et l'Ohio aux Etats-Unis ; Antilles.
<i>Vespertilio murinus</i>	Parti-coloured bat	Sérotine bicolore	Europe, France, Angleterre, et Norvège, jusqu'à la Russie, le Caucase, la Sibérie ; Moyen-Orient, Asie Centrale.

¹ Sources : *Mammals Species of the World* (<http://www.bucknell.edu/msw3>) ; *The IUCN Red List of Threatened Species* (<http://www.iucnredlist.org>)

² et la sous-espèce australienne *Miniopterus schreibersii bassanii*

³ Cette espèce a récemment été séparée en deux espèces distinctes (*Pipistrellus pygmeus* et *Pipistrellus pipistrellus*), mais le statut et la distribution des deux espèces n'ont pas encore été clairement déterminés.

ABRÉVIATIONS

AAS:	Spectrométrie d'absorption atomique
ACTA:	Association de Coordination Technique Agricole
AMM:	Autorisation de Mise sur le Marché
anti-ChE:	Anticholinestérasiques
CAS:	<i>Chemical Abstract Service</i>
CPG:	Chromatographie en phase gazeuse
CPF:	Composés poly-fluorés
DDD:	Dichloro-diphényl-dichloroéthane (un des principaux métabolites du DDT)
DDE:	Dichloro-diphényl-dichloroéthylène (un des principaux métabolites du DDT)
DDT:	Dichloro-diphényl-trichloroéthane
DL₅₀:	Dose létale médiane
ECD:	Détecteur à capture électronique
GABA:	Acide gamma-aminobutyrique
GC-ECD:	Chromatographie en phase gazeuse couplée à un détecteur à capture électronique
GC-MS:	Chromatographie en phase gazeuse couplée à la spectrométrie de masse
HAP:	Hydrocarbures Aromatiques Polycycliques
HCB:	Hexachlorobenzène
HCH:	Hexachlorocyclohexanes
HPLC:	Chromatographie en phase liquide haute performance
HTPLC:	Chromatographie en couche mince haute performance
ICP-MS:	Spectrométrie par torche à plasma couplée à la spectrométrie de masse
INERIS:	Institut National de l'Environnement Industriel et des Risques
INRA:	Institut National de la Recherche Agronomique
LIFE:	L'Instrument Financier pour l'Environnement de l'Union Européenne
OC:	Organochlorés
ONCFS:	Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage
OP:	Organophosphorés
PBDE:	Polybromodiphényléther
PCB:	Polychlorobiphényles
PCP:	Pentachlorophénol
PCDF:	Polychlorodibenzofuranes
PCDD:	Polychlorodibenzo-p-dioxines
POP:	Polluants Organiques Persistants
PNA:	Plan National d'Actions (Chiroptères en l'occurrence)
PS:	Pyréthroïdes de Synthèse
SAGIR:	« <i>Surveiller les maladies de la faune sauvage pour agir</i> »
SEFA:	Société d'Ecotoxicologie Fondamentale et Appliquée
UE:	Union Européenne
US EPA:	United States Environmental Protection Agency
VTR:	Valeur Toxicologique de Référence

GLOSSAIRE

Bioaccumulation: Capacité à absorber et concentrer une substance chimique dans les tissus de l'organisme.

Biomagnification: Augmentation de la concentration d'une substance chimique à chaque maillon de la chaîne alimentaire.

Composés aliphatiques: Composés chimiques dont la chaîne carbonée est linéaire, ne présente pas de cycle aromatique.

Congénères: Molécules possédant le même squelette, mais pouvant comporter des configurations spatiales différentes et/ou un nombre d'hydrogènes variable, et donc de différente formule chimique.

Demi-vie: Temps nécessaire pour que la quantité d'une substance chimique soit réduite de moitié (dans un organisme ou dans un milieu).

Dose létale médiane (DL₅₀): Dose de substance causant (statistiquement) la mort de 50 % des individus exposés, après une durée définie d'exposition (par exemple, 24h, voir ci-dessous).

Dose létale médiane - 24 heures (DL₅₀ 24 heures): Dose de substance causant la mort de 50 % des individus exposés, 24 heures après administration.

Effets sublétaux: Effets pouvant modifier des processus physiologiques (métabolisme énergétique, reproduction, développement, croissance, etc.) ou des comportements (reproductif, de recherche alimentaire, de défense contre les prédateurs, etc.) et pouvant, à terme, résulter en la mort de l'individu.

Stéréo-isomères: Molécules possédant la même formule chimique, mais des configurations spatiales différentes. Par exemple, les stéréo-isomères nommés *cis* et *trans* font référence à deux dispositions relatives différentes entre groupes d'atomes de molécules par ailleurs équivalentes.

Toxicocinétique: Processus liés à l'assimilation et l'excrétion d'une substance chimique, déterminant son accumulation.

Toxicodynamie: Processus de distribution de la substance chimique aux organes-cibles et d'effets toxiques induits.

Valeur Toxicologique de Référence (VTR): concentration en une substance à partir de laquelle des effets toxiques ont été constatés sur un organisme. Le terme générique de VTR peut être remplacé par des termes plus spécifiques (par exemple, concentration prédite sans effet, «*Predicted No Effect Concentration*», PNEC) dans certains contextes, notamment celui de l'évaluation des risques écotoxicologiques.

Xénobiotiques: Substances chimiques étrangères à l'organisme ou présentes à des concentrations très élevées par rapport à la normale.

1. INTRODUCTION

Le Plan National d'Actions Chiroptères (PNA), mis en œuvre de 2009 à 2013 en France Métropolitaine, fait suite à un premier plan de 5 ans achevé en 2003 et vise à améliorer la conservation des populations de chauves-souris sur le territoire. S'intéressant à la totalité des 34 espèces recensées en France métropolitaine, le PNA propose 26 actions visant à leur protection, à l'amélioration des connaissances et/ou à la sensibilisation du public.

Parmi ces actions, certaines visent à mieux étudier les menaces qui pèsent sur les chiroptères, qui ont connu des pertes d'effectifs très importantes depuis le milieu du XX^e siècle (DIETZ *et al.*, 2009). Plusieurs facteurs semblent être à l'origine de l'érosion des espèces de chauves-souris : la modification des paysages et l'intensification des pratiques agricoles, la fragmentation des habitats, la modification ou la disparition des gîtes, la destruction directe et le dérangement (ARTHUR & LEMAIRE, 1999; DIETZ *et al.*, 2009). Toutefois, il est désormais nécessaire de mieux comprendre l'impact de nouveaux dangers ou de menaces auparavant sous-estimées. Outre la mortalité due aux éoliennes, au trafic routier et à l'émergence de nouvelles zoonoses, une menace suspectée d'être une cause importante de régression chez certaines espèces est celle de la contamination par les substances chimiques (synthétisée par CLARK & SHORE, 2001; O'SHEA & CLARK, 2002; O'SHEA & JOHNSTON, 2009).

Dans ce cadre, le laboratoire Chrono-Environnement de l'Université de Franche-Comté a été appelé à réaliser une synthèse bibliographique concernant l'impact des substances chimiques sur les chiroptères, afin d'identifier les molécules qui semblent les plus nocives et de mettre en évidence les lacunes de connaissance. L'objectif de l'action 12 « *Collecter les informations sur les substances chimiques autorisées à la vente et leurs effets sur les Chiroptères* » représente un défi important, car sur les 56 millions de composés organiques et inorganiques recensés dans le monde, près de 44 millions sont disponibles sur le marché (Source CAS¹). En ce qui concerne seulement les substances phytosanitaires, environ 2100 produits, dont les principes actifs appartiennent à 150 familles chimiques différentes, étaient commercialisés en France en 2010 (Source ACTA²).

Il est donc extrêmement complexe d'être exhaustif dans le recensement des substances chimiques autorisées à la vente et d'évaluer leur toxicité potentielle ou réelle pour les chiroptères. Cette synthèse traite donc uniquement des substances chimiques sur lesquelles des études en relation avec les chauves-souris ont été réalisées. Certains des produits aujourd'hui interdits à la vente en Europe et dans la plupart des pays dits industrialisés sont rémanents dans l'environnement, sont encore utilisés de

façon illicite dans ces pays ou sont encore parfaitement légaux dans une grande partie du Monde. Par conséquent, cette synthèse s'intéresse également aux substances qui ne sont plus commercialisées en France, mais sont toujours susceptibles de constituer une menace pour les chiroptères.

La très grande majorité des études traitant de l'impact des contaminants sur les chauves-souris a été réalisée aux Etats-Unis et concerne donc des espèces américaines. Cependant, dans beaucoup de cas il s'agit d'espèces insectivores habitant dans des régions tempérées, qui présentent donc des caractéristiques biologiques et écologiques proches de celles des chauves-souris d'Europe. Dans un souci d'exhaustivité, il a été décidé de ne pas omettre les travaux scientifiques réalisés sur des espèces tropicales de chauves-souris, même si elles ont des caractéristiques différentes des espèces européennes.

Afin de savoir si des études toxicologiques avaient été entreprises en France sans donner lieu à des publications dans la bibliographie nationale ou internationale, une enquête auprès des régions et des organismes de protection et gestion de la vie sauvage a été réalisée. Cette investigation a montré que des analyses toxicologiques ne sont entreprises que très rarement en France lorsque des cas de mortalité inexplicée de chauves-souris sont découverts et ce, essentiellement pour des raisons financières et pratiques (manque d'informations sur la démarche à suivre, difficultés dans la récolte des échantillons biologiques, quantité des échantillons biologiques, etc.). N'ayant pas donné de résultats remarquables, cette enquête ne sera pas présentée dans le détail ici.

Dans une première partie sera présentée la synthèse de l'état des connaissances scientifiques concernant les effets des substances chimiques sur les chiroptères. Les composés utilisés en tant que *pesticides*, introduits intentionnellement dans l'environnement, seront traités en premier à travers l'analyse de différentes classes chimiques de molécules. Ensuite seront considérés les polluants issus d'activités anthropiques, surtout industrielles, qui causent des contaminations non intentionnelles de l'environnement. Les mécanismes chimiques de toxicité sont décrits synthétiquement pour chaque groupe de substances, mais les paragraphes traitant des effets sur les chauves-souris peuvent être abordés de façon indépendante. Les hypothèses et conclusions présentées sont consultables dans la littérature scientifique et reposent sur des résultats démontrés.

Dans une deuxième partie, une préconisation de recherche de toxiques chez les chiroptères est proposée en fonction des informations rassemblées dans la littérature scientifique et d'après les recommandations du laboratoire « Mycotoxines et toxicologie comparée des xénobiotiques » INRA Vetagro Sup Lyon (Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon). Cette partie vise à donner des indications concrètes d'action aux gestionnaires et

Les notes sont rassemblées en fin d'article, p. 33-34

protecteurs de la biodiversité en France afin de pallier le manque de recherche toxicologique lors de la découverte de cas de mortalité inexpiquée chez les chiroptères.

2. ÉTAT DES CONNAISSANCES

Rappel de deux concepts écotoxicologiques : exposition et toxicité

Deux concepts écotoxicologiques essentiels doivent être considérés et bien distingués pour comprendre l'impact des contaminants sur les organismes. L'exposition est définie comme le contact entre une substance chimique et un organisme (WALKER et al., 2012). Déterminer s'il y a exposition consiste généralement à mesurer la concentration de la substance dans un tissu (organe, sang, poils...) et/ou dans des produits d'excrétion (fèces, urine). L'exposition à une substance potentiellement toxique n'entraîne pas nécessairement une **toxicité**; les organismes pouvant tolérer (ou acquérir une résistance) une certaine dose de la substance. Au-delà d'une certaine dose, variable selon de nombreux paramètres (espèce, âge, activité sexuelle...), la toxicité peut s'exprimer de manière sublétales (réduction de la croissance, de la reproduction, modifications du comportement...) ou létale chez les individus. Cette toxicité peut ensuite avoir - ou non - des répercussions sur la dynamique des populations.

Comment effectuer un diagnostic toxicologique³

Des études de terrain et surtout des expériences en conditions contrôlées (exposition d'organismes à des doses croissantes d'une substance) ont permis de définir des valeurs toxicologiques de référence (VTR), qui sont des concentrations en une substance à partir de laquelle des effets toxiques ont été démontrés chez un organisme. La comparaison des concentrations mesurées dans un organisme avec les VTR (si elles existent pour la substance et l'espèce considérées) permet de déterminer grossièrement si l'organisme est à risque (concentrations supérieures aux VTR) ou non. Notons que certaines substances peuvent avoir une toxicité élevée sans pour autant être accumulées dans les tissus, par exemple en modifiant les compromis énergétiques des organismes (l'organisme exposé investit une partie de son énergie dans l'excrétion ou le stockage du polluant, au détriment d'activités telles que la recherche de nourriture, la reproduction, l'élevage des jeunes...).

Concrètement, lorsque des cadavres ou des individus malades, voire moribonds, sont découverts, le diagnostic toxicologique repose sur plusieurs éléments : la nature du toxique, la certitude de l'exposition, la quantité ingérée et la pertinence du tableau clinique. Ces informations sont souvent partielles lorsqu'il s'agit de la faune sauvage (elles sont plus faciles à obtenir lorsqu'il s'agit de l'intoxication d'un animal domestique ou de l'homme). En l'absence de certains éléments, notamment la dose ingérée ou le

tableau clinique précis, on reste généralement sur une hypothèse probable d'intoxication. En outre, les VTR ne sont connues que pour quelques espèces modèles qui ne sont pas forcément celles exposées en nature. Ce point représente une difficulté supplémentaire pour établir une relation de cause à effet entre un contaminant mesuré chez un animal et les effets observés en nature. L'expérience humaine de la toxicovigilance permet de montrer que la remontée systématique de cas similaires venant du terrain avec les mêmes produits et/ou une modification récente des conditions d'emploi est un argument supplémentaire en faveur du rôle du produit sur les événements observés. La démarche diagnostique repose donc à la fois sur la mise en évidence d'un phénomène pathologique anormal et la recherche des facteurs de risque associés, relevant des investigations épidémiologiques.

Les chiroptères possèdent une sensibilité particulière aux substances chimiques

Les chauves-souris, et tout spécialement les espèces insectivores vivant dans les zones tempérées, ont des caractéristiques biologiques, telles que la probabilité d'exposition aux substances chimiques est très élevée par rapport à d'autres ordres (CLARK, 1988). Ayant des demandes énergétiques élevées, les chiroptères ont des taux de consommation importants et sont très mobiles lors de la recherche alimentaire. Ils sont ainsi susceptibles d'entrer en contact et d'ingérer de plus grosses quantités de contaminants par rapport à d'autres mammifères ou oiseaux de taille comparable. La longévité importante de la majorité des espèces augmente la probabilité de contact et/ou de forte accumulation de toxiques (CLARK & SHORE, 2001; O'SHEA & JOHNSTON, 2009). Les espèces qui forment des colonies dans les habitations et bâtiments sont en plus exposées aux produits de traitement du bois, voire aux désinfectants et autres produits chimiques utilisés pour l'entretien des locaux. Au niveau populationnel, les chauves-souris seraient également très sensibles en raison de leur faible taux de reproduction. Une survie importante des adultes est indispensable pour éviter la régression des effectifs. Les populations touchées ont ainsi plus de difficultés à se rétablir par rapport à d'autres mammifères ayant des taux de renouvellement des populations plus rapides (O'SHEA & JOHNSTON, 2009).

2.1. Pesticides

Définition des pesticides

Le mot *pesticide* est un terme général utilisé pour une myriade de composés, dont l'objectif est de prévenir, détruire, repousser ou faire diminuer des organismes nuisibles (Source US EPA⁴). Ce terme est pourtant ambigu et parfois utilisé comme synonyme de *substances phytosanitaires* ou *phytopharmaceutiques*. Par ailleurs, dans l'Union Européenne, la réglementation

communautaire impose une distinction entre les produits phytosanitaires, à usage agricole, et les biocides, à usage non agricole, bien que les deux types de produits aient le même objectif de régulation d'organismes nuisibles et puissent contenir les mêmes substances actives (Source EFSA⁵). Les chauves-souris peuvent être exposés directement par contact, inhalation ou absorption d'eau, et indirectement par ingestion de proies contaminées, non seulement aux substances phytosanitaires mais aussi aux biocides, notamment lors du traitement du bois. Le terme *pesticide* sera donc employé pour indiquer les produits utilisés tant en milieu agricole que non agricole. Les herbicides ne seront pas traités dans cette synthèse, car ils ne semblent pas constituer une menace pour les chiroptères (O'SHEA & JOHNSTON, 2009). Ils présentent en effet une structure chimique et des modes d'actions ciblés sur les systèmes végétaux, alors que les autres pesticides sont spécifiquement développés pour affecter les mécanismes physiologiques animaux. L'impact de la réduction des ressources alimentaires (directe par les insecticides, ou indirecte par les herbicides) sur les populations de chauves-souris est suspecté, mais n'a, à notre connaissance, jamais été étudié.

Les pesticides peuvent être classés selon leur structure chimique (organochlorés, organophosphorés, pyréthrinoides, etc.), leur mode d'action (inhibiteurs de cholinestérases, anticoagulants, etc.) ou leurs organismes cible (insecticides, herbicides, fongicides, rodenticides, etc.). Etant donné que des produits ciblant des organismes différents utilisent les mêmes classes de molécules, une classification selon la structure chimique a été privilégiée ici, afin de limiter les répétitions. Un tableau récapitulatif (Annexe 1) présente quelques informations sur les substances chimiques citées dans ce chapitre et utilisées (ou ayant été utilisées) comme principes actifs de pesticides.

Quelques informations sur l'évaluation des risques des pesticides⁶

Les pesticides (phytosanitaires et biocides) sont encadrés par la communauté européenne et chacun des états membres. Les pesticides subissent deux phases d'évaluation du risque: une évaluation dite *a priori* (ou prospective) qui précède l'autorisation de mise sur le marché (AMM) et une évaluation *a posteriori* (ou rétrospective) qui permet de détecter des effets néfastes imprévus par la première phase. Cette deuxième phase d'évaluation fait l'objet d'une surveillance post-homologation, par exemple grâce aux réseaux de surveillance de la faune sauvage tels que le réseau SAGIR (réseau de surveillance épidémiologique des oiseaux et des mammifères terrestres en France, fondé sur un partenariat entre les fédérations de chasse et l'ONCFS).

La mise sur le marché et le suivi post-homologation des produits phytosanitaires et des substances actives qui les composent sont strictement encadrés et harmonisés au niveau européen par une législation nommée «paquet pesticides». L'autorisation de mise sur le marché (AMM)

des produits commerciaux est quant à elle délivrée par les Etats membres sur la base d'une évaluation nationale. Le «paquet pesticides», adopté le 21 octobre 2009 et entré en vigueur le 14 juin 2011, vise à réduire de façon sensible les risques liés aux pesticides ainsi que leur utilisation, et ce dans une mesure compatible avec la protection des cultures. Ce paquet législatif contient (i) un règlement (CE) n° 1107/2009 relatif à la mise sur le marché et l'évaluation des produits phytopharmaceutiques, (ii) une directive 2009/128/CE instaurant un cadre communautaire d'action pour parvenir à une utilisation des pesticides compatible avec le développement durable, (iii) une directive 2009/127/CE concernant les machines destinées à l'application des pesticides et un règlement (CE) n°1185/2009 relatif aux statistiques. Les biocides sont eux encadrés par la directive communautaire 98/8/CE.

En ce qui concerne la faune sauvage, l'évaluation des risques est réalisée pour des espèces choisies selon le critère d'exposition, c'est-à-dire dont le régime alimentaire intègre pour majorité des ressources puisées dans les cultures traitées. Les scénarios d'évaluation permettent d'estimer les risques aigus, à court terme et à long terme. L'objectif de cette évaluation est de mettre en lumière les risques potentiels que peut poser l'utilisation d'un produit pour les populations d'oiseaux et de petits mammifères vivant dans les écosystèmes cultivés, et d'en définir les conditions d'occurrence. Les scénarios utilisés ne peuvent naturellement pas reproduire la complexité du fonctionnement des écosystèmes. Pour cette raison, les risques tels qu'identifiés par cette évaluation *a priori* comportent des incertitudes, tant sur le plan quantitatif que qualitatif. Le recours à des facteurs de sécurité dans les calculs permet de «prendre en compte les incertitudes» au moyen d'une pondération des résultats intervenant comme une «pénalité». S'ils permettent de gérer ces incertitudes de façon homogène et reproductible dans les calculs, ces facteurs ne constituent pas une solution satisfaisante en raison de son caractère arbitraire.

Dans ce contexte, le recours à des suivis réalisés sur le terrain constitue un outil complémentaire. Ils sont destinés à évaluer les effets de l'emploi du produit sur les populations non cibles dans des conditions réelles d'emploi de ce produit et d'exposition des organismes. De plus, parce qu'ils sont déployés sur des cultures conduites selon la pratique agricole et non « expérimentalement », ils permettent de rendre compte des effets du produit utilisé dans son contexte, c'est-à-dire sans exclure la possibilité de multi-exposition des organismes aux résidus des produits employés sur l'ensemble de la conduite culturale.

2.1.1 Pesticides organochlorés

2.1.1.1 Caractéristiques et modes d'action

Les pesticides organochlorés (OC) sont des composés organiques de synthèse dont la structure comporte au

moins un atome de chlore. Ils se subdivisent en cinq groupes majeurs (HOFFMAN *et al.*, 2001):

- Les dichlorodiphényléthanes, comme le DDT (dichloro-diphényl-trichloroéthane) – et ses métabolites DDE (dichloro-diphényl-dichloroéthylène) et DDD (dichloro-diphényl-dichloroéthane) – le dicofol, le méthoxychlore
- Les cyclohexanes comme les hexachlorocyclohexanes (HCH, dont le lindane ou γ -HCH)
- Les cyclodiènes chlorés, comme l'aldrine – et son métabolite la dieldrine – l'endrine, l'endosulfan, le chlordane, l'heptachlore
- Le toxaphène – un pesticide fait d'un mélange de camphènes chlorés
- Le mirex et le chlordécone

Font également partie des composés OC le HCB (hexachlorobenzène) et le PCP (pentachlorophénol). Le HCB, utilisé principalement comme fongicide, est présent en tant que dérivé dans d'autres pesticides et est également généré comme sous-produit par différents procédés industriels (HOFFMAN *et al.*, 2001). En ce qui concerne le PCP, utilisé aussi principalement comme fongicide, il n'a pas été prouvé qu'il ait le même mécanisme toxicologique que les autres OC (CLARK & SHORE, 2001).

Les dichlorodiphényléthanes présentent plusieurs mécanismes moléculaires de toxicité – diminution du transport de potassium, altération des canaux sodiques, inhibition d'importantes enzymes telles que la Na⁺/K⁺ ATPase et la Ca²⁺ ATPase, inhibition du transport de calcium modulé par la calmoduline – qui perturbent les équilibres ioniques des membranes cellulaires. Les autres groupes de pesticides OC agissent en général en tant qu'antagonistes du neurotransmetteur acide gamma-aminobutyrique (GABA) au niveau du système nerveux central et en inhibant principalement les Ca²⁺, Mg²⁺-ATPases. Chez les vertébrés, le site principal de toxicité des OC est donc le cerveau. Les effets connus d'intoxication aiguë ou chronique incluent tremblements, convulsions, anorexie, léthargie, ataxie. De plus, certains de ces composés peuvent affecter directement ou indirectement la fertilité et la reproduction (HOFFMAN *et al.*, 2001).

Beaucoup de pesticides OC ont été classés en tant que polluants organiques persistants (POP) par la Convention de Stockholm de 2001 et ses amendements de 2009 (Source Site officiel de la Convention de Stockholm⁷). En effet, développés pour être stables chimiquement, les OC sont en général très persistants dans l'environnement, avec des demi-vies⁸ de l'ordre de plusieurs mois, voire plusieurs années (HOFFMAN *et al.*, 2001 ; O'SHEA & JOHNSTON, 2009). Une très grande majorité de ces substances présente une forte solubilité dans les lipides ce qui en favorise la bioaccumulation⁹ et la biomagnification¹⁰ dans la chaîne alimentaire. Après absorption cutanée, intestinale ou même respiratoire, ces molécules entrent dans la circulation sanguine et

s'accumulent dans le tissu adipeux (CLARK, 1981a; O'SHEA & JOHNSTON, 2009), c'est pourquoi les concentrations tissulaires d'OC sont souvent exprimées en tenant compte des teneurs lipidiques des tissus. Quand les réserves de graisses sont importantes, elles peuvent rapidement absorber les OC et éviter la mort de l'individu, si l'exposition au polluant n'est pas trop élevée. Par contre, l'utilisation des réserves graisseuses mobilise les contaminants qui peuvent alors atteindre le cerveau et exercer leur action toxique (CLARK, 1981a; CLARK & SHORE, 2001 ; O'SHEA & JOHNSTON, 2009).

Jusqu'aux années 1960, les pesticides OC ont été utilisés intensivement dans les pays développés pour le contrôle des organismes nuisibles tant dans l'agriculture que dans les cadres forestier, domestique et sanitaire (HOFFMAN *et al.*, 2001). A partir des années 1970, leur usage a diminué progressivement et des réglementations environnementales en ont interdit la vente dans beaucoup de pays. Cependant, les OC sont toujours utilisés dans les pays dits en voie de développement – le DDT est employé dans le cadre de la lutte contre le paludisme – et continuent de constituer une menace pour la vie sauvage en raison de leur persistance dans l'environnement.

2.1.1.2 Effets sur les chiroptères

2.1.1.2.1 Accumulation et effets sublétaux¹¹

L'accumulation des OC chez les chiroptères est bien documentée et des études en conditions naturelles ont montré qu'elle peut être plus importante que chez les oiseaux insectivores (JEFFERIES, 1972; CLARK, 1988; STREIT *et al.*, 1995) ou même chez d'autres mammifères (O'SHEA *et al.*, 2001a), même si ce n'est pas toujours le cas (SENTHILKUMAR *et al.*, 2001). Les auteurs ont attribué cette disparité aux caractéristiques biologiques et écologiques particulières des chiroptères (longévité, position dans la chaîne alimentaire, taux élevé de prise alimentaire, stockage de graisses pour l'hibernation, etc.), mais aucune étude n'a été réalisée pour comparer l'accumulation d'OC chez les chauves-souris et d'autres ordres à la lumière de ces différents facteurs (CLARK & SHORE, 2001).

DDT, DDE et DDD sont probablement les composés OC les plus étudiés chez la faune sauvage, y compris les chiroptères, dans lesquels le DDE est le contaminant qui a le plus souvent été retrouvé (O'SHEA & JOHNSTON, 2009). En vue d'évaluer l'assimilation du DDE par l'alimentation, différentes études en laboratoire ont mesuré la concentration de ce composé dans les carcasses de chauves-souris nourries avec des proies contaminées (Tableau 1). Même si le taux d'assimilation n'a pas été quantifié précisément, ces travaux montrent bien que cet organochloré est facilement assimilé par voie orale par les chauves-souris et que sa concentration dans l'organisme peut augmenter d'un facteur important en seulement quelques semaines (CLARK & SHORE, 2001). Une étude similaire a permis d'estimer la demi-vie de la dieldrine (24 jours) chez le Vespertilion brun *Myotis lucifugus* (CLARK & PROUTY, 1984).

Tableau 1 : Accumulation de DDE chez différentes espèces de chauves-souris exposées par l'alimentation.

Espèce	Concentration dans les proies ¹ (mg kg ⁻¹ masse fraîche)	Concentration dans les chauves-souris (mg kg ⁻¹) ²	
		Avant	Après
(1) <i>Tadarida brasiliensis</i>	107	0,388	183 (14 jours); 532 (40 jours)
(2) <i>Myotis lucifugus</i>	150 480	0,720	70 (4 jours) 1900 (26 jours)
(3) <i>Eptesicus fuscus</i>	166	0,540 ³	701 (54 jours)

Références : (1) CLARK & KROLL (1977); (2) CLARK & STAFFORD (1981); (3) CLARK & PROUTY (1977)

¹ Vers à soie élevés dans des graines de blé contaminées

² Pas précisé si masse fraîche ou sèche; moyenne géométrique

³ Individus différents par rapport à ceux qui ont consommé les proies contaminées

Chez les mammifères et les oiseaux, une exposition sublétales aux substances chimiques provoque une augmentation des dépenses énergétiques (SWANEPOEL *et al.*, 1999; CLARK & SHORE, 2001).

SWANEPOEL *et al.*, 1999 ont montré qu'une exposition sublétales (50 µg tous les 3 jours par voie orale) au lindane augmente le métabolisme de 15 % à 23 % chez la Pipistrelle commune *Pipistrellus pipistrellus*. Mais le DDE, et potentiellement les autres OC, peuvent aussi affecter les dépenses énergétiques chez les chiroptères, ce qui se traduit par des variations anormales du poids. Par exemple, des individus de Vespertilion brun ayant reçu dans leur alimentation du DDE ont montré une perte de poids plus rapide si soumis au jeûne que les individus ayant eu une alimentation non contaminée. Le DDE a augmenté la prise de poids chez la Sérotine brune *Eptesicus fuscus*, alors qu'il l'a diminué chez le Molosse du Brésil, et n'a pas eu d'effet chez le Vespertilion brun (synthétisé par CLARK & SHORE, 2001). L'effet métabolique des OC sur les chauves-souris pourrait avoir plusieurs conséquences.

Des besoins énergétiques plus importants feraient accroître le temps et les efforts nécessaires pour la recherche alimentaire, tout en augmentant le risque de prédation. Les perturbations métaboliques pourraient également compromettre le stockage de graisses en affectant la survie à court et à long terme, ainsi que le succès reproducteur (SWANEPOEL *et al.* 1999). Si des effets métaboliques avaient lieu lors de l'hibernation ou de la migration, ils pourraient résulter en un épuisement prématuré des réserves de graisses et une hausse de la mortalité (CLARK & SHORE, 2001).

2.1.1.2.2 Effets sur la reproduction

En raison de leur grande solubilité dans les graisses, les OC se retrouvent en quantités importantes dans le lait maternel, ce qui implique un transfert aux juvéniles, surtout dans la période de régression de l'utérus de la mère (CLARK, 1981b; O'SHEA & CLARK, 2002; O'SHEA & JOHNSTON, 2009). Ce phénomène a été prouvé pour le DDE, le DDT et la dieldrine chez le Molosse du Brésil et pour le DDE, le DDT, la dieldrine et différents chlordanes

chez le Vespertilion brun (CLARK *et al.*, 1975; CLARK *et al.*, 1978; O'SHEA *et al.*, 2001). L'hypothèse de transfert par l'allaitement a également été avancée pour le PCP chez le Grand Rhinolophe *Rhinolophus ferrumequinum* (GRÉMILLET & BOIREAU, 2004).

Il existe également un transfert prénatal des OC; il a été montré, en effet, que le DDE et le DDT traversent le placenta chez le Molosse du Brésil (CLARK & SHORE, 2001). De plus des nouveau-nés de Sérotine brune et de Vespertilion brun contenaient respectivement environ 9% et 14% du DDE maternel (CLARK & KRYNITSKY, 1978). Les nouveau-nés de Vespertilion brun présentaient aussi 9% de l'oxychlordanes maternel (CLARK & KRYNITSKY, 1978).

2.1.1.2.3 Mortalité : études expérimentales

Plusieurs études ont été réalisées dans le but de quantifier les doses létales des OC chez les chauves-souris. Ainsi, par rapport aux autres substances chimiques, la toxicocinétique¹² et la toxicodynamie¹³ de ce type de composé sont assez bien connus.

Comme déjà mentionné, le site principal de toxicité chez les mammifères est le cerveau, mais après assimilation, les composés OC se concentrent dans les graisses. Ainsi leur toxicité dépend fortement de la quantité de tissu adipeux présente dans l'organisme; pour une même dose de contaminant, il y aura une mortalité plus marquée si les individus exposés sont maigres que s'ils possèdent des réserves lipidiques importantes. L'intoxication par les OC peut donc être diagnostiquée de manière fiable par la quantification des résidus dans le cerveau (CLARK, 1988; CLARK & SHORE, 2001; O'SHEA & JOHNSTON, 2009).

Les seuils cérébraux de létalité du DDT, du DDE et de la dieldrine ont été calculés dans des études expérimentales concernant des individus adultes de 4 espèces (Tableau 2).

Chez certaines espèces, les juvéniles semblent être plus sensibles, comme chez le Vespertilion brun pour le DDT (CLARK *et al.*, 1978) et chez la Chauve-souris grise *Myotis grisescens* pour la dieldrine (CLARK & SHORE, 2001). En général, le DDT et la dieldrine sont

Tableau 2: Concentrations létales en différents OC dans le cerveau ou dans les lipides corporels de chauves-souris.

Contaminant	Espèce	Sexe et nombre d'individus analysés	Concentration létale (mg kg ⁻¹ , masse fraîche) ¹	Référence
DDT	<i>Myotis lucifugus</i>	F, 11	24,5 cerveau	CLARK <i>et al.</i> , 1978
DDE	<i>Myotis lucifugus</i>	F, 4	603 cerveau	CLARK & STAFFORD, 1981
	<i>Tadarida brasiliensis</i>	F, 8	519 cerveau	CLARK & KROLL, 1977
Dieldrine	<i>Myotis grisescens</i>	F, 9	12,1 cerveau	CLARK <i>et al.</i> , 1983
	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	M, F, 6	27,1 cerveau	SHORE <i>et al.</i> , 1996
Lindane	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	?	560 lipides corporels	BOYD <i>et al.</i> , 1988

¹ Moyenne géométrique

les composés dont la toxicité aigüe semble être la plus importante, tant chez les juvéniles que chez les adultes (CLARK & SHORE, 2001).

Les concentrations létales cérébrales en OC établies pour les chauves-souris sont comparables à celles d'autres mammifères et oiseaux (CLARK, 1981a; CLARK & SHORE, 2001; O'SHEA & JOHNSTON, 2009). Cependant, les chiroptères sont amenés à mobiliser leurs lipides corporels plus fréquemment que d'autres mammifères et oiseaux : lors de la migration saisonnière, pendant la période d'hibernation, mais aussi en fin d'hivernage, lorsque le tissu adipeux brun est sollicité pour obtenir une augmentation rapide de chaleur dans l'organisme et permettre le réveil (CLARK, 1988; CLARK & SHORE, 2001). A ces occasions, se présente ainsi un risque important de mobilisation d'OC et d'atteinte au cerveau.

Il est important de noter également que les OC commencent à apparaître dans le cerveau à partir d'une concentration seuil dans les tissus de l'organisme; au-delà de ce seuil, les quantités de résidus dans le corps et dans le cerveau sont corrélées (CLARK, 1981b). Ainsi, lorsque l'analyse de la concentration dans le cerveau ne peut pas être réalisée, il est possible de l'estimer à partir de celle dans les tissus (CLARK, 1988; CLARK & SHORE,

2001; O'SHEA & JOHNSTON, 2009). Ces valeurs seuil ont été calculées dans les lipides corporels pour le DDT (470 mg kg⁻¹ en masse de lipides chez le Vespertilion brun), le DDE (66000 mg kg⁻¹ en masse de lipides chez le Molosse du Brésil et 79000 mg kg⁻¹ chez le Vespertilion brun) et la dieldrine (390 mg kg⁻¹ en masse de lipides chez la Chauve-souris grise) (CLARK, 1981b).

En Europe, suite à la forte mortalité constatée dans les années 1970 et 1980 dans les colonies situées dans les charpentes et dans les combles des bâtiments, plusieurs études expérimentales ont été réalisées pour évaluer les effets toxiques des produits de traitement du bois à base d'OC.

Dans une étude expérimentale, SHORE *et al.* (1996) ont exposé des souris de laboratoire et des Pipistrelles communes à du bois imprégné de dieldrine. La dose de dieldrine suffisante pour tuer la moitié des individus (DL₅₀¹⁴) de Pipistrelle exposés était 30 fois inférieure à la DL₅₀ chez la souris. Cette apparente différence de sensibilité est due en réalité à une différence d'absorption du contaminant: les chauves-souris présentaient des concentrations cérébrales et hépatiques de dieldrine significativement plus importantes que les souris. En effet, en raison de la taille des membranes alaires, les chiroptères ont un rapport de surface-masse corporelle plus grand que les souris, ce qui facilite l'absorption par contact avec le bois contaminé (SHORE *et al.*, 1996; O'SHEA & JOHNSTON, 2009). Chez la même espèce, SHORE *et al.* (1991) ont étudié l'exposition expérimentale à du bois imprégné de PCP seul, de PCP et de perméthrine en mélange, ou de perméthrine seule (concentration à la surface du bois: PCP 69,3 mg g⁻¹, perméthrine 3,3 mg g⁻¹; pour la perméthrine voir aussi le paragraphe sur les pesticides pyréthrinoïdes). Toutes les chauves-souris exposées au PCP sont décédées et leurs tissus ont été analysés. Le PCP était présent dans le tissu adipeux, dans le foie, dans les reins, mais aussi dans le reste des carcasses (SHORE *et al.*, 1991).



Pipistrelle commune *Pipistrellus pipistrellus* (© M. Ruedi)

2.1.1.2.4 Mortalité : conditions naturelles

Bien que l'utilisation de la plupart des pesticides OC ait

été interdite depuis quelques décennies dans les pays dits développés, ces composés continuent d'être détectés dans les tissus de chauves-souris.

Par exemple, des résidus de DDT (somme des concentrations en DDE, DDT, et DDD) ont été retrouvés très récemment dans les tissus de Vespertiliens bruns de l'Etat de New York (KANNAN *et al.*, 2010), même si le composé est interdit aux Etats-Unis depuis les années 1970 (O'SHEA *et al.*, 2001). La présence d'OC a été mise en évidence également dans toutes les carcasses de chauves-souris analysées par EIDELS (2010) lors d'une étude toxicologique dans l'Indiana. En Europe, le même constat a récemment été fait par LÜFTL *et al.* (2005) après avoir détecté des résidus de plusieurs OC (DDT et DDE, lindane, HCB) dans le foie de 149 chauves-souris d'espèces différentes collectées sur le terrain en Autriche (voir Annexe 2).

Des intoxications mortelles par les composés OC ont été décrites en conditions naturelles aux Etats-Unis tant avant qu'après l'interdiction de leur usage. C'est le cas de différentes substances du groupe des cyclodiènes. Par exemple, des concentrations cérébrales probablement létales en dieldrine et chlordane ont été retrouvées chez des Chauves-souris grises adultes et juvéniles trouvées mortes dans le Missouri et chez des Chauves-souris de l'Indiana *Myotis sodalis*. Le chlordane a été récemment impliqué aussi dans la mortalité de Vespertiliens bruns et de Sérotines brunes dans les années 1990 (STANSLEY *et al.*, 2001).

Certains cas d'effets sur les populations par contamination de la chaîne alimentaire ont également été décrits. Un des cas les mieux étudiés est celui de la population de Molosses du Brésil des Carlsbad Caverns (New Mexico, Etats-Unis), qui a montré un déclin important depuis les années 1930 (O'SHEA & JOHNSTON, 2009). Le contaminant incriminé est le DDT (et son métabolite le DDE), provenant probablement de pollutions locales, et les pics de mortalité les plus importants ont été enregistrés en 1955, 1956, 1967 et 1971 (CLARK & SHORE, 2001). Grâce à des spécimens de musée de cette population, des analyses toxicologiques *a posteriori* d'échantillons de peau (entre les années 1930 et 1988) ont pu être réalisées. Le dosage du DDT sur ces échantillons a permis de montrer une corrélation entre la concentration en contaminant et les années de déclin (CLARK, 2001). De plus, des juvéniles ayant reçu du DDE lors de l'allaitement ont été soumis au jeûne en laboratoire pour simuler le stress de la migration et induire la mobilisation des graisses. Certains de ces juvéniles sont morts lors de l'expérimentation et des analyses toxicologiques ont montré qu'ils présentaient des concentrations cérébrales de DDE qui dépassaient le niveau léthal (GELUSO *et al.*, 1976 in CLARK & SHORE, 2001). Ceci a donc permis de mettre en évidence un des mécanismes possibles d'effet des contaminants au niveau de la population. D'autres cas aux Etats-Unis sont présentés par CLARK & SHORE (2001), STANSLEY *et al.* (2001) et O'SHEA & JOHNSTON (2009).

En France, GRÉMILLET & BOIREAU (2004) et GRÉMILLET (2006) ont étudié le cas d'une intoxication mortelle au PCP et au plomb chez le Grand Rhinolophe (voir aussi le paragraphe sur les métaux). Une mortalité importante de juvéniles a été observée sur plusieurs années dans une colonie de parturition. L'observation du comportement des chauves-souris, ainsi que l'analyse toxicologique des corps récoltés a permis de mettre en évidence l'exposition. Les juvéniles, en raison des caractéristiques du gîte utilisé, se trouvaient fortement exposés au plomb. Celui-ci était ensuite assimilé par voie orale lors du toilettage et est suspecté d'avoir été la cause principale de mortalité. Le PCP quant à lui avait été utilisé pour le traitement du bois dans le château et était probablement assimilé par les femelles à la suite d'ingestion de proies contaminées. La découverte de PCP dans les tissus des juvéniles, même si ceux-ci n'y étaient pas exposés directement, a laissé suspecter un transfert lors de l'allaitement et a peut-être eu une contribution dans la mortalité (GRÉMILLET & BOIREAU, 2004).



Grand Rhinolophe *Rhinolophus ferrumequinum* (© M. Ruedi)

2.1.1.2.5 Mortalité : destruction volontaire

Les OC ont souvent été utilisés pour la destruction volontaire des chauves-souris (CLARK, 1981a; CLARK & SHORE, 2001), notamment dans les habitations et bâtiments et surtout le DDT, la dieldrine, le lindane et le chlordane. La mortalité s'est révélée être plus importante lorsque les composés étaient pulvérisés dans les locaux afin qu'il y ait dépôt sur les parois et sur les chauves-souris elles-mêmes (CLARK, 1981a). Ceci augmente en effet la possibilité d'absorption des composés par voie respiratoire, cutanée et orale (par toilettage et léchage des surfaces ou entre individus; MITCHELL-JONES *et al.*, 1989; ARTHUR & LEMAIRE, 1999; CLARK & SHORE, 2001).

L'usage d'OC dans le but de détruire les chiroptères dans les bâtiments n'est souvent pas efficace pour se débarrasser définitivement des colonies. D'ailleurs, ces pratiques augmentent le risque de morsure par des chauves-souris stressées et affaiblies, ainsi que celui d'atteinte à la santé humaine en raison de l'utilisation de molécules toxiques (CLARK, 1981a; CLARK & SHORE, 2001).

2.1.2.3 Synthèse

Caractéristiques générales : Les OC sont des composés très persistants dans l'environnement. Liposolubles, ils sont facilement absorbés par l'organisme et stockés dans le tissu adipeux. Le cerveau, site majeur de toxicité, peut être atteint lorsque les OC sont libérés dans la circulation sanguine par la mobilisation des graisses. Les OC sont difficilement excrétables, sauf *via* le transfert des femelles à la descendance (*via* le placenta et le lait). Beaucoup d'OC sont classés en tant que POP et leur utilisation est interdite dans la plupart des pays dits industrialisés.

Effets avérés : Les OC peuvent être létaux pour les chiroptères; les concentrations létales dans le cerveau ont été déterminées chez certaines espèces. Les chauves-souris présentent un taux d'absorption d'OC plus élevé que d'autres mammifères de taille comparable (souris de laboratoire). Une exposition sublétales au lindane provoque une augmentation des dépenses énergétiques chez *Pipistrellus pipistrellus*. L'assimilation de DDE cause des variations anormales du poids chez différentes espèces. Le transfert placentaire et celui dans le lait maternel ont été prouvés chez différentes espèces.

Effets probables : Une exposition sublétales aux OC pourrait provoquer une augmentation de l'effort de recherche alimentaire à la suite de l'augmentation des besoins énergétiques. En fonction des transferts placentaires et maternels (allaitement), les OC pourraient affecter la survie des jeunes.

Effets possibles : Perturbation du stockage des graisses avec effets sur la survie à court et à long terme, ainsi que sur le succès reproducteur? Accumulation d'OC avec l'âge et effets chroniques?

Mortalité sur le terrain : De nombreux cas d'intoxication par les OC ont été décrits aux USA et en Europe, tant en

milieu naturel qu'industriel et urbanisé. De plus, les OC ont souvent été utilisés pour la destruction volontaire des chauves-souris.

2.1.2 Pesticides anticholinestérasiques (organophosphorés et carbamates)

2.1.2.1 Caractéristiques et modes d'action

Les pesticides anticholinestérasiques (anti-ChE) sont des composés organiques de synthèse qui comprennent deux groupes essentiels :

- les composés organophosphorés (OP), comme le parathion méthyl, le malathion, le fénitrothion
- les carbamates, comme le carbofuran, le carbaryl, le methiocarb, le fénoxycarbe, l'aldicarbe

Leur mode d'action repose sur l'inhibition des enzymes cholinestérasiques, responsables de la dégradation du neurotransmetteur acétylcholine, et essentielles dans la transmission de l'influx nerveux. Certains OP sont des inhibiteurs irréversibles des cholinestérasiques, alors que l'inhibition des carbamates est réversible.

La toxicité des pesticides anti-ChE s'exerce sur le système nerveux, tant au niveau central que périphérique. Notamment, des effets ont été décrits au niveau des récepteurs muscariniques du système nerveux parasympathique – ce qui provoque salivation, larmolement, défécation, miction –, mais aussi au niveau des plaques motrices et des récepteurs nicotiques des synapses para- et orthosympathiques. De plus, chez les vertébrés supérieurs, les pesticides anti-ChE peuvent également avoir des effets sur les systèmes endocrinien et immunitaire (HOFFMAN *et al.*, 2001).

A la différence des composés OC, les anti-ChE ont une bonne solubilité dans l'eau et sont rapidement oxydés et dégradés. Ainsi, ils sont moins persistants dans l'environnement, ne se bioaccumulent pas ou peu dans les organismes aquatiques, et ne sont pas biomagnifiés dans la chaîne alimentaire (HOFFMAN *et al.*, 2001). En général, ils présentent des demi-vies de l'ordre de quelques semaines dans les sols. Après exposition, par voie orale, cutanée ou respiratoire, les OP et les carbamates sont rapidement métabolisés par l'organisme et ne se concentrent pas dans les tissus. Ainsi, mammifères et oiseaux peuvent se rétablir s'ils ne sont pas tués au moment de l'exposition. Cependant, ces composés peuvent causer différents effets sublétales affectant des fonctions vitales comme la thermorégulation, le comportement reproducteur et la consommation alimentaire (O'SHEA & JOHNSTON, 2009).

Les OP et les carbamates représentent un des groupes de pesticides les plus utilisés à l'heure actuelle. Ils sont employés non seulement dans la lutte contre les invertébrés nuisibles, les champignons et les plantes herbacées, mais aussi pour l'élimination de mammifères et oiseaux indésirables (HOFFMAN *et al.*, 2001). Leur usage est cependant en forte diminution en Europe

depuis la révision des directives européennes (Berny, comm. pers.).

2.1.2.2 Effets sur les chiroptères

2.1.2.2.1 Accumulation et effets sublétaux

A la différence d'autres ordres de vertébrés, il existe peu d'études sur l'accumulation et sur les effets des pesticides anti-ChE sur les chiroptères. Ceci pourrait être lié à la probabilité de mortalité loin des gîtes (O'SHEA & JOHNSTON, 2009). L'exposition des chauves-souris à ces contaminants a pourtant été prouvée.

Certains auteurs se sont intéressés à la recherche de résidus d'OP et/ou de carbamates dans les tubes digestifs ou dans le guano de chauves-souris, dans le but d'évaluer leur exposition à ces substances par l'alimentation.

LAND (2001) a détecté, même si les concentrations étaient très faibles, 18 composés anti-ChE dans le guano des chauves-souris de l'espèce *Myotis velifer*. MISPAGEL *et al.* (2004) ont retrouvé le pesticide OP méthamidophos à une concentration maximale de 0,10 mg kg⁻¹ dans le guano de l'espèce *Miniopterus schreibersii bassanii*. Les travaux d'EIDELS (2010) et d'EIDELS & WHITAKER (2007) ont confirmé la présence de résidus dans plusieurs chauves-souris collectées en conditions naturelles. En 2010, 10 des 40 carcasses de Vespertiliens bruns analysés présentaient des résidus d'OP, principalement du diazinon, reconnu pour être toxique pour les oiseaux et la faune sauvage en général (EIDELS, 2010). Le diazinon avait déjà été détecté dans des Chauves-souris de l'Indiana et des Vespertiliens nordiques; sur ces individus, des résidus de chlorpyrifos-éthyl (OP) et de parathion méthyl ont également été retrouvés. Des traces de chlorpyrifos-éthyl et de dichlorvos (un autre OP) étaient présentes aussi dans le guano des Chauves-souris de l'Indiana (EIDELS & WHITAKER, 2007).

Par contre d'autres auteurs qui ont essayé de mettre en évidence l'exposition aux pesticides anti-ChE n'ont pas pu montrer leur présence dans les tissus ou le guano des animaux. Par exemple, dans le Missouri, SCHMIDT *et al.* (2001) ont essayé d'évaluer le potentiel d'accumulation de chlorpyrifos-éthyl et de malathion chez des Chauves-souris grises et des Chauves-souris de l'Indiana, à travers l'étude d'espèces subrogées (Pipistrelle de l'Est *Pipistrellus subflavus*, Chauve-souris rousse *Lasiurus borealis*, Vespertilion brun et Sérotine brune) et de leurs proies (insectes terrestres). Les deux pesticides, utilisés depuis les années 1980 sur les sites étudiés pour le contrôle de moustiques, tiques et autres parasites, n'ont pas été retrouvés, ni dans les tissus des chauves-souris, ni dans ceux des insectes.

Ces différents résultats semblent montrer que des résidus de pesticides anti-ChE peuvent être retrouvés dans le guano et dans les tissus des chauves-souris seulement si l'exposition a eu lieu peu de temps avant l'analyse (O'SHEA & JOHNSTON, 2009; EIDELS, 2010).

Des individus captifs de Vespertilion brun et de Sérotine brune ont été exposés expérimentalement à

des OP: le fenthion, le parathion méthyl et l'acéphate. HURLEY & FENTON (1980) n'ont pas observé d'effets négatifs chez des Vespertiliens bruns sur lesquels une dose de 28 mg kg⁻¹ avait été directement pulvérisée. Dans une autre étude, cependant, des individus des mêmes espèces, exposés expérimentalement à des concentrations non létales de parathion méthyl et d'acéphate, ont perdu le réflexe de redressement et la coordination (CLARK, 1986). De plus, d'autres travaux ont montré que l'exposition expérimentale de Vespertilion brun au fenthion a un effet répulsif, mais n'induit pas de symptômes d'intoxication (CLARK & SHORE, 2001).

Les études réalisées tant en conditions naturelles qu'en laboratoire montrent donc des résultats contrastés. Dans tous les cas, même s'il n'y a pas d'accumulation dans les tissus, des applications répétées d'OP et de carbamates pourraient provoquer des effets physiologiques cumulatifs et de nombreuses répercussions secondaires chez les chiroptères, comme cela a été montré pour d'autres mammifères (SCHMIDT *et al.*, 2001; O'SHEA & JOHNSTON, 2009). Par exemple, chez les oiseaux et les mammifères, ces pesticides peuvent induire une hypothermie. Il est donc possible que les composés anti-ChE perturbent la thermorégulation chez les chiroptères (CLARK & SHORE, 2001). D'autres effets sublétaux potentiels comprennent également la perturbation de l'écholocation (O'SHEA & CLARK, 2002). La question des effets sublétaux des anti-ChE devrait donc être traitée plus explicitement pour les chauves-souris.

2.1.2.2.2 Mortalité : études expérimentales

Chez le Vespertilion brun, la dose létale DL₅₀ 24 heures¹⁵ de parathion méthyl par voie cutanée et orale, est de 372 mg kg⁻¹ (CLARK, 1986) et de plus de 1500 mg kg⁻¹ pour l'acéphate (CLARK & RATTNER, 1987; dans CLARK & SHORE, 2001). CLARK (1986) et CLARK & RATTNER (1987) ont également évalué la toxicité du parathion méthyl et de l'acéphate chez des souris de laboratoire, en vue de comparer leur sensibilité à celle des chiroptères. Les deux espèces ont présenté des effets d'intoxication similaires et une dépression de l'activité cholinestérasique cérébrale. Par contre, la DL₅₀ du parathion méthyl était 8 fois plus importante pour les chiroptères que pour les souris, ce qui traduit une sensibilité moindre des premiers. Cependant, lorsque les souris n'étaient pas tuées par la dose donnée, elles ne montraient plus aucun signe d'intoxication 2 à 3 heures après l'exposition, alors que les Vespertiliens, même après 24 heures d'exposition, n'avaient pas récupéré le réflexe de redressement. De façon similaire, les chauves-souris présentaient une sensibilité beaucoup moins importante à l'acéphate que les souris de laboratoire, mais les effets sur le mouvement et le redressement persistaient plus longtemps chez les chiroptères (CLARK & SHORE, 2001; O'SHEA & JOHNSTON, 2009).

2.1.2.2.3 Mortalité : conditions naturelles

Il est important de souligner que même une exposition non létale aux pesticides anti-ChE dans les conditions naturelles pourrait entraîner une mortalité indirecte des chauves-souris. En effet, suite à la perturbation de l'écholocation, à la perte de coordination, à la chute pendant le vol et à la débilitation, les chiroptères pourraient être confrontés à un plus important risque de prédation ou d'exposition à des conditions climatiques contraignantes. Des effets sublétaux perturbant la thermorégulation seraient particulièrement nocifs et ont déjà été incriminés dans un cas de mortalité décrit en conditions naturelles. En effet, dans les années 1950 et 1960, des mortalités de masse de Molosses du Brésil au Nouveau-Mexique et au Texas ont été attribuées à un refroidissement anormalement rapide des animaux, qui avaient probablement été exposés à des OP et carbamates, utilisés à l'époque dans les champs de coton (CLARK & SHORE, 2001).

Cependant, seulement quelques cas isolés de mortalité de chauves-souris en conditions naturelles ont été confirmés comme dus aux pesticides anti-ChE. En effet, comme il a été mentionné auparavant, il est souvent difficile de mettre en évidence des résidus de carbamates et OP dans les tissus, s'ils ne sont pas analysés juste après l'exposition. L'évaluation de l'inhibition de l'activité cholinestérasique cérébrale n'est pas toujours fiable non plus, car une ré-activation *post mortem* de l'enzyme a été décrite, ce qui masquerait les effets des anti-ChE (O'SHEA & JOHNSTON, 2009). Ce phénomène limite donc considérablement l'établissement de relations causales entre mortalité de la faune sauvage et intoxication par des pesticides anticholinestérasiques.

L'étude de CLARK *et al.* (1996) montre bien les difficultés de diagnostic liées aux pesticides anti-ChE : sur 23 individus de Molosses du Brésil trouvés morts ou en fin de vie au Texas, seulement un individu présentait une dépression de 73% de l'activité cholinestérasique cérébrale par rapport à des individus témoins. La cause de la mort de cet individu a donc été attribuée à une intoxication par un pesticide OP ou carbamate, qui n'a pourtant pas pu être identifié. Les auteurs suspectaient qu'une inhibition de l'activité cholinestérasique chez d'autres individus ait pu passer inaperçue en raison de l'activation *post mortem* de l'enzyme (CLARK *et al.*, 1996).

Suite à ces difficultés, des preuves explicites d'atteinte aux populations de chiroptères par exposition à des anti-ChE n'ont pas été mises en évidence. Cependant, l'implication de cette famille de pesticides dans le phénomène d'érosion d'espèces est probablement sous-estimée. Par exemple, le déclin de la population de Molosses du Brésil de la grotte de Eagle Creek, en Arizona, passée de dizaines de millions d'individus en 1964 à environ 30000 individus en 1969, a été historiquement attribuée au DDT, mais pourrait en fait être liée à l'épandage de pesticides anti-ChE (CLARK &

SHORE, 2001). En effet, l'analyse des tissus des Molosses et du guano n'a pas permis de mettre en évidence des traces d'OC. De plus, des individus morts ont été retrouvés sur leurs terrains de chasse, loin des colonies. Or, ce phénomène est plus logiquement attribuable à la toxicité aiguë des OP et des carbamates, plutôt qu'aux effets des OC, qui se révèlent létaux en fin d'hibernation ou lors des migrations. Des preuves d'utilisation de parathion méthyl dans des champs de coton de la zone des grottes confirmeraient cette hypothèse (CLARK & SHORE, 2001).

2.1.2.3 Synthèse

Caractéristiques générales : Les anti-ChE sont des composés peu rémanents dans l'environnement, très utilisés à l'heure actuelle en tant que pesticides. Hydrosolubles, ils sont facilement métabolisés par l'organisme et ne s'accumulent pas dans les tissus. Ils agissent rapidement après exposition au niveau du système nerveux central par inhibition de l'activité des enzymes cholinestérasiques, essentielles pour la transmission de l'influx nerveux.

Effets avérés : Les anti-ChE peuvent être létaux pour les chiroptères ; les LD₅₀ 24 heures de parathion méthyl et acéphate ont été déterminées chez le Vespertilion brun. La sensibilité de cette espèce aux anti-ChE semble être moindre que celle des souris de laboratoire. Cependant, les effets sublétaux associés à l'exposition – la perte du réflexe de redressement et de la coordination – perdurent plus longtemps (plusieurs heures) chez cette espèce de chauves-souris que chez la souris.

Effets probables : Même une exposition non létale aux pesticides anti-ChE en conditions naturelles pourrait entraîner une mortalité indirecte des chauves-souris. Suite à la perte de coordination, les chiroptères pourraient en effet être confrontés à un risque plus important de prédation ou d'exposition à des conditions climatiques contraignantes. Des effets sur la thermorégulation, avérés chez d'autres mammifères et suspectés dans au moins un cas chez des chauves-souris en conditions naturelles, sont aussi très probables.

Effets possibles : Perturbation de l'écholocation ? Effets sur les populations ?

Mortalité avérée sur le terrain : Seulement quelques cas isolés de mortalité de chauves-souris en conditions naturelles ont été confirmés comme dus aux pesticides anti-ChE. Ceci est probablement lié au fait que la mort survient loin des gîtes, en raison de la rapidité des effets des anti-ChE, et que le diagnostic est difficile, vu que les résidus sont facilement dégradés et donc difficiles à mettre en évidence si l'exposition a eu lieu longtemps avant l'analyse, surtout si les techniques de détection sont peu sensibles. Ainsi, l'implication des pesticides anti-ChE dans le phénomène d'érosion d'espèces de chiroptères est probablement sous-estimée.

2.1.3 Pesticides pyréthrinoïdes

2.1.3.1 Caractéristiques et modes d'action

Les pyréthrinoïdes sont des composés apparentés aux pyréthrines, des molécules d'origine végétale, trouvées dans les fleurs de pyrèthre ou de certains chrysanthèmes. A l'heure actuelle, la plus grande partie de ces substances est synthétisée en laboratoire (pyréthrinoïdes de synthèse, PS) sous plusieurs formes (HOFFMAN *et al.*, 2001; O'SHEA & JOHNSTON, 2009). Deux types de PS peuvent être différenciés¹⁶:

- **PS de type I**, comme la perméthrine ou l'alléthrine
- **PS de type II**, comme la cyperméthrine ou le fenvalérate.

Ces composés sont sélectifs pour les insectes et ont une toxicité faible pour les mammifères de laboratoire, surtout si l'exposition est orale (HOFFMAN *et al.*, 2001). Ils sont cependant très toxiques pour les organismes aquatiques. Les PS agissent comme neurotoxines en se liant aux canaux sodiques membranaires des cellules nerveuses et en perturbant leur fonctionnement. De nombreux autres sites de neurotoxicité ont été décrits – inhibition des Ca²⁺ et Mg²⁺ - ATPases et des canaux chlorure récepteur GABA – similaires à ceux de certaines OC, comme le DDT. Chez le rat de laboratoire, la toxicité des PS de type I se manifeste par des signes d'agressivité, par une augmentation du réflexe de peur, par de la prostration et des tremblements. Les PS de type II induisent des tremblements, de l'agressivité, une salivation accrue et de l'incoordination (HOFFMAN *et al.*, 2001). De plus, il a été démontré que les PS peuvent affecter la reproduction chez les mammifères. Chez le rat par exemple, l'exposition à la cyperméthrine augmente le nombre de spermatozoïdes anormaux, alors que l'exposition périnatale chez les femelles implique, parmi d'autres effets, une diminution du poids des juvéniles à la naissance. Toujours chez le rat, l'exposition orale à de la deltaméthrine a entraîné une augmentation de la mort prénatale des embryons, un retard de la croissance, une augmentation du poids, parmi d'autres effets (synthétisé par CLARK & SHORE, 2001).

Beaucoup de PS sont solubles dans les graisses et résistants à la photodégradation (à la différence des pyréthrines naturelles), mais sont facilement dégradables par hydrolyse et oxydation. Leur demi-vie dans les sols est de l'ordre de quelques semaines (HOFFMAN *et al.*, 2001). Cependant, des inquiétudes quant à une sous-estimation de leur persistance dans l'environnement existent, surtout en ce qui concerne les PS chlorés comme la cyperméthrine (CLARK & SHORE, 2001).

Les PS constituent un des groupes de pesticides de nouvelle génération et leur utilisation est en hausse (HOFFMAN *et al.*, 2001; O'SHEA *et al.*, 2009).

2.1.3.2 Effets sur les chiroptères

Bien que l'usage des PS soit en augmentation, très peu d'études se sont intéressées à leurs effets sur les chiroptères. Aucune information, à notre connaissance,

n'est disponible sur l'impact de ces pesticides au niveau des populations ni sur des cas avérés de mortalité dans les conditions naturelles. P. Berny signale quelques cas « douteux » de jeunes pipistrelles communes dans le foie desquelles des concentrations de l'ordre de 100 µg kg⁻¹ ont été mesurées.

2.1.3.2.1 Exposition et effets sublétaux

L'exposition des chauves-souris aux PS a été démontrée par la détection de résidus chez différentes espèces. Par exemple, les stéréoisomères¹⁷ *cis* et *trans* de la perméthrine ont été identifiés dans le guano de Molosses du Brésil au Texas. Néanmoins, les deux stéréoisomères n'ont pas été retrouvés dans des carcasses et dans le lait de la même population (SANDEL, 1999). En revanche, de la perméthrine et de l'esfenvalérate ont été détectés dans les carcasses de Vespertilions bruns hibernants ainsi que dans celles de Vespertilions nordiques *Myotis septentrionalis* au Missouri (McFARLAND, 1998). Plus récemment, EIDELS (2010) a retrouvé des traces de PS dans 5 des 40 chauves-souris analysées dans le cadre d'études écotoxicologiques sur les chiroptères aux Etats-Unis.

Les travaux de McFARLAND (1998) ont permis de mettre en évidence un impact de la perméthrine chez le Vespertilion brun. Des individus ayant été exposés à une dose sublétales ont été affectés dans leur capacité de vol.

2.1.3.2.2 Mortalité : études expérimentales

La DL₅₀ de la perméthrine chez le Vespertilion brun est approximativement de 38-45 mg kg⁻¹ par exposition orale (gavage dans l'estomac), soit 25 fois plus toxique que chez le rat (McFARLAND, 1998). D'ailleurs, la formulation commerciale de perméthrine utilisée dans ces travaux s'est révélée plus toxique que la substance active pure. La concentration en perméthrine dans les carcasses des individus dosés était 2 à 3 fois plus importante que celle mesurée dans des vespertilions retrouvés sur le terrain dans le Missouri (McFARLAND, 1998).

Etant donné leur faible toxicité aiguë chez les mammifères, les pesticides PS ont été suggérés comme substances de remplacement aux OC dans le cadre du traitement du bois, surtout en Europe. Néanmoins, le mode d'action de ces pesticides est similaire à celui du DDT et les PS les plus chlorés peuvent être persistants dans l'environnement (CLARK & SHORE, 2001). Certaines études se sont ainsi intéressées à l'évaluation des effets des PS sur les chiroptères dans le cadre du traitement du bois.

RACEY & SWIFT (1986) ont exposé des Pipistrelles communes gravides à la perméthrine, cyperméthrine et deltaméthrine, aux doses indiquées par les producteurs pour le traitement du bois, pour des périodes de 113 ou 154 jours et dans des conditions similaires à celles rencontrées dans les charpentes utilisées comme colonies de reproduction. La mortalité des Pipistrelles exposées n'était pas différente de celle des témoins. De plus,

les Pipistrelles survivantes ont donné naissance à des juvéniles qui apparaissaient en bonne santé et qui ont été allaités jusqu'au sevrage. Cependant, ces travaux n'étaient pas planifiés pour évaluer des effets potentiels sur la reproduction et ne démontrent donc pas qu'il n'y a pas d'impact (CLARK & SHORE, 2001).

SHORE *et al.* (1991) ont également étudié les effets potentiels de la perméthrine (seule et en mélange avec le PCP, voir aussi paragraphe sur les pesticides OC). Comme observé par RACEY & SWIFT (1986), la perméthrine seule n'a pas eu d'effet sur la mortalité de Pipistrelles communes exposées par rapport aux témoins. Les décès observés dans le groupe exposé au PCP et à la perméthrine simultanément ont été attribués exclusivement au PCP, suite à l'analyse toxicologique des corps. En effet, la perméthrine n'a été retrouvée ni dans les tissus ni sur la peau et la fourrure des animaux. De plus, aucun effet sur le comportement ou sur la croissance et la survie des juvéniles n'a été observé (SHORE *et al.*, 1991). Néanmoins, l'existence d'effets avérés sur la reproduction chez les mammifères appelle à des études plus approfondies sur ce sujet chez les chiroptères.

Il est donc évident que, comme pour l'impact sur la reproduction, des études supplémentaires sur les effets toxiques aigus et chroniques des pesticides PS sont nécessaires.

2.1.3.2.3 Mortalité : conditions naturelles

Des observations de terrain de mortalité ont été documentées dans la littérature scientifique uniquement par CLARK & SHORE (2001). Au Texas, suite à l'utilisation de resméthrine pour le contrôle des moustiques, le nombre de chauves-souris malades de la famille des Molossidae a augmenté de 10 fois. De plus, un cadavre de mort-né présentait des malformations et le nombre d'abandons de juvéniles a également augmenté. Malheureusement, aucune étude expérimentale ou analyse toxicologique n'a été réalisée pour confirmer l'intoxication.

2.1.3.3 Synthèse

Caractéristiques générales : Les PS sont en général peu persistants dans l'environnement puisque dégradables par hydrolyse et oxydation, même s'ils résistent à la photodégradation. Ces composés ont une faible toxicité aiguë chez les mammifères de laboratoire. Les PS chlorés comme la cyperméthrine sont pourtant liposolubles et pourraient donc être plus rémanents dans l'environnement et s'accumuler dans les tissus. Les PS sont neurotoxiques et certains présentent un mode d'action similaire à celui du DDT. Leur usage dans les pays dits développés est en augmentation.

Effets avérés : Les PS peuvent être létaux pour les chiroptères ; seule la DL₅₀ de la perméthrine a été déterminée chez des individus de Vespertillons bruns, qui se sont révélés beaucoup plus sensibles que le rat. Par contre, chez la Pipistrelle commune, l'exposition prolon-

gée à la perméthrine, cyperméthrine et deltaméthrine aux doses d'utilisation de produits de traitement du bois n'a pas eu d'effet sur la mortalité ni sur la reproduction.

Effets possibles : Transfert des PS chlorés aux juvéniles ? Impact sur le succès reproducteur ?

Mortalité sur le terrain : Bien que des résidus de PS aient été détectés chez différentes espèces de chiroptères en conditions naturelles, aucun cas de mortalité lié explicitement à cette famille de pesticides n'a été décrit.

2.2 Pollutions non intentionnelles

A la différence des pesticides, qui sont introduits intentionnellement dans l'environnement, d'autres pollutions sont émises dans l'air, dans les eaux ou dans les sols, sous forme de flux solides, liquides ou gazeux. Il s'agit essentiellement de contaminants organiques et inorganiques provenant des procédés de fabrication industriels ou d'autres usages anthropiques (HOFFMAN *et al.*, 2001).

Les espèces de chiroptères utilisant des zones urbaines, des sites industriels et/ou des mines d'extraction pour la recherche alimentaire et/ou la reproduction sont particulièrement susceptibles à l'exposition à ce type de contaminants (CLARK, 1981a; CLARK & SHORE, 2001; O'SHEA & JOHNSTON, 2009).

2.2.1 Les contaminants organiques industriels

Les contaminants organiques provenant d'activités industrielles présentent des structures chimiques variées. Si elles ne sont pas dégradées rapidement, ces substances peuvent se disséminer largement dans les écosystèmes, s'accumuler dans les organismes vivants et entraîner des effets négatifs (HOFFMAN *et al.*, 2001).

Les polluants industriels organiques, dont certains sont classés en tant que POP, comprennent les benzènes chlorés, les phénols chlorés, les polychlorodibenzo-p-dioxines (PCDD) et les polychlorodibenzofuranes (PCDF), les polychlorobiphényles (PCB), les hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP) et d'autres contaminants, comme les polybromodiphényléther (PBDE) ou les composés polyfluorés (CPF).

Seront analysées ici seulement les classes pour lesquelles des études en relation avec les chiroptères ont été réalisées.

2.2.1.1 Les PCB

2.2.1.1.1 Généralités

Les PCB sont des composés aromatiques OC, obtenus par chloration d'un groupe biphényle. A l'origine, ils ont été synthétisés dans l'industrie en tant que mélanges de 100 à 150 congénères¹⁸, mais 209 sont structurellement possibles (HOFFMAN *et al.*, 2001). Dans la littérature

scientifique, les PCB sont souvent mentionnés par le nom commercial du mélange étudié, par exemple «Aroclor 1254» (les deux derniers chiffres indiquent que le pourcentage en chlore du mélange est de 54 %) (O'SHEA & JOHNSTON, 2009); le terme de «pyralène» (nom commercial d'un produit à base de PCB très utilisé autrefois dans les transformateurs électriques) est également bien connu.

Le mode d'action des PCB est propre à chacun des congénères possibles, puisqu'il dépend de leur configuration spatiale (HOFFMAN *et al.*, 2001). En effet, même des molécules ayant une formule chimique très proche peuvent avoir une conformation dans l'espace très différente, ce qui joue un rôle important dans les interactions moléculaires dans les systèmes vivants. Les mécanismes moléculaires de toxicité des PCB dépendent de l'interaction avec les cytochromes P450, qui sont responsables de la détoxification et de l'excrétion de xénobiotiques¹⁹ (O'SHEA & JOHNSTON, 2009). La toxicité des PCB se manifeste par différents effets, surtout chroniques. Ils ont un impact avéré sur la reproduction chez de nombreuses espèces de mammifères, comme les mustélidés *Mustela vison* et *Mustela putorius*, les macaques *Macaca mulatta* et *Macaca fascicularis*, entre autres, même si la susceptibilité peut varier beaucoup d'une espèce à l'autre (synthétisé par O'SHEA & JOHNSTON, 2009). D'ailleurs, il est maintenant reconnu que les PCB peuvent également avoir un effet sur le système endocrinien (O'SHEA & JOHNSTON, 2009; KANNAN *et al.*, 2010).

Les PCB sont persistants dans l'environnement, en particulier les congénères possédant plus de 3 ou 4 atomes de chlore. En effet, la dégradation des PCB est liée au nombre et à la position de ces atomes; des congénères qui possèdent peu d'atomes de chlores peuvent par exemple être dégradés par hydroxylation dans les sols ou par réaction photochimique. Cependant, les métabolites dérivés de la dégradation peuvent être toxiques eux-mêmes et, dans certains cas, plus que le composé parent (HOFFMAN *et al.*, 2001). Les PCB sont fortement liposolubles. Ainsi, comme pour beaucoup de pesticides OC, ils s'accumulent dans les tissus des organismes végétaux et animaux et sont transférés dans la chaîne alimentaire (O'SHEA & JOHNSTON, 2009; HOFFMAN *et al.*, 2001).

Les PCB ont été produits et commercialisés en grande quantité dans les pays développés, surtout pour des applications industrielles. Les effets avérés sur la santé humaine ont amené à l'arrêt de leur production dans la majorité des pays industrialisés avant la fin des années 1980 (O'SHEA & JOHNSTON, 2009) et à leur classement en tant que POP. Cependant, les PCB sont toujours présents dans certains produits, comme des transformateurs électriques ou des machines hydrauliques, qui ont été fabriqués dans les années antérieures à leur interdiction.

2.2.1.1.2 Effets sur les chiroptères

2.2.1.1.2.1 Accumulation et effets sublétaux

En raison de leurs caractéristiques physico-chimiques, les PCB ont un comportement dans l'environnement et dans les organismes vivants similaire à certains pesticides OC. Etant donné que des techniques analytiques – comme la chromatographie en phase liquide et gazeuse – permettent de doser les deux types de composés, des imprécisions auraient pu avoir été commises dans les premières études de contaminants OC dans les tissus animaux (CLARK, 1981a; CLARK & SHORE, 2001; O'SHEA & JOHNSTON, 2009).

L'exposition des chiroptères aux PCB est assez bien documentée et associée surtout aux sites proches des agglomérations urbaines et industrielles (synthétisée par CLARK & SHORE, 2001 et O'SHEA & JOHNSTON, 2009). En général, les concentrations sont mesurées en tant que PCB totaux, mais quelques études ont identifié un certain nombre des congénères spécifiques. Parmi ceux-ci, les plus souvent retrouvés sont le 153, le 138 et le 180, les quantités/concentrations respectives des congénères variant selon les sites. Par exemple, chez trois espèces analysées en Espagne (le Minioptère de Schreibers *Miniopterus schreibersii*, le Grand Rhinolophe et la Pipistrelle commune) le congénère le plus abondant dosé dans les carcasses était le 180, suivi par le 138 puis le 153 (FERNANDEZ *et al.*, 1993). D'autres études chez les chiroptères et les oiseaux européens ont rapporté l'ordre de prédominance inverse (CLARK & SHORE, 2001); les raisons de cette différence ne sont pas connues. Plus récemment, des traces de PCB dans les tissus des chauves-souris ont été mises en évidence par EIDELS *et al.* (2007), SENTHILKUMAR *et al.* (2001), KANNAN *et al.* (2010), parmi d'autres.

Aucune de ces études n'a pu mettre en évidence un lien certain entre l'exposition aux PCB et des effets négatifs chez les chiroptères. Par exemple, les Vespertillons bruns



Minioptère de Schreibers *Miniopterus schreibersii*
(© M. Ruedi)

analysés par KANNAN *et al.* (2010) étaient affectés par le syndrome du nez-blanc et présentaient des concentrations élevées en contaminants dans leur tissu adipeux, parmi lesquelles les PCB étaient prédominants (entre 1,9 mg kg⁻¹ et 35 mg kg⁻¹ en masse de lipides). Cependant, des concentrations comparables en polluants ont été retrouvées dans un groupe contrôle de Vespertillons non affectés par la maladie, ce qui a empêché les auteurs de conclure définitivement à une association entre la contamination et le syndrome.

L'exposition et l'accumulation de PCB chez les chauves-souris étant largement reconnue, des travaux ont été réalisés aussi pour évaluer la pénétration de ces composés dans l'organisme. Ainsi, l'assimilation de PCB par l'alimentation a été étudiée en laboratoire par dosage de la concentration dans les carcasses de chauves-souris nourries avec des proies contaminées (Tableau 3). Comme pour les OC, la concentration en PCB augmente d'un facteur important en peu de semaines chez les animaux exposés et ceci de façon grossièrement proportionnelle à la dose de contaminants reçue (CLARK & SHORE, 2001).

Des pertes de PCB sont possibles chez les femelles par passage des résidus aux fœtus et aux juvéniles pendant l'allaitement (voir le paragraphe des effets sur la reproduction), toutefois une diminution de la concentration corporelle a été observée également avec l'âge, ce qui n'est pas vrai pour les autres OC (CLARK & SHORE, 2001).

Quelques études ont montré l'exposition des chauves-souris aux PCB par transfert dans la chaîne alimentaire. Par exemple, REINHOLD *et al.* (1999) ont mis en évidence, dans une zone très contaminée du delta de la Meuse et du Rhin aux Pays-Bas, le transfert de plusieurs contaminants (métaux, pesticides et polluants industriels, dont les PCB) des sédiments aux chironomidés, source potentielle de nourriture pour les Murins des marais *Myotis dasycneme*. La concentration en PCB des insectes (0,3 mg kg⁻¹) était bien inférieure au niveau considéré léthal pour les chauves-souris (CLARK, 1978; Tableau 3). Cependant, la concentration en PCB chez des chauves-souris récoltées sur des sites moins pollués était de 9, 33 et 76 mg kg⁻¹ (en masse de lipides), ce qui montre une accumulation de contaminants. D'ailleurs, cette

concentration est considérée comme susceptible d'avoir un effet sur la reproduction chez d'autres mammifères (REINHOLD *et al.*, 1999).

La prise de poids a été inhibée chez des Sérotones brunes nourries avec des proies contaminées aux PCB par rapport aux individus qui avaient reçu une alimentation normale, même si les quantités de nourriture étaient équivalentes (CLARK & PROUTY, 1977). Ceci laisse supposer que les PCB peuvent avoir des effets métaboliques chez les chiroptères, mais des études supplémentaires sont nécessaires pour le vérifier. En effet, d'autres travaux n'ont pas mis en évidence de variations anormales de poids chez des Sérotones brunes et des Vespertillons bruns ayant reçu expérimentalement des PCB dans l'alimentation (CLARK & SHORE, 2001; CLARK & STAFFORD, 1981).

2.2.1.1.2.2 Effets sur la reproduction

Comme les pesticides OC, les PCB sont transférés à la progéniture pendant la gestation et l'allaitement. Les transferts de PCB par le lait maternel étaient moins importants que ceux du DDE chez la Sérotonne brune. Cependant, chez la même espèce, les PCB peuvent traverser la barrière placentaire deux à trois fois plus facilement que le DDE; des nouveau-nés présentaient entre 17% et 32% des PCB maternels, et 9% du DDE (CLARK & KRYNITSKY, 1978; CLARK & LAMONT, 1976).

Il a été démontré chez beaucoup d'espèces de mammifères que les PCB peuvent affecter le succès reproducteur, alors que chez les chiroptères ceci n'a pas été complètement élucidé (O'SHEA & JOHNSTON, 2009). En effet, des cas de mort-nés et de mortalité néonatale observés dans des conditions expérimentales avaient été initialement attribués au transfert de PCB pendant la gestation, mais ils se sont révélés être liés au jeune âge des mères (CLARK & KRYNITSKY, 1978; CLARK & SHORE, 2001; O'SHEA & JOHNSTON, 2009).

2.2.1.1.2.3 Mortalité : études expérimentales

Il a été montré chez le Vespertillon brun que des concentrations extrêmement importantes de PCB doivent atteindre le cerveau pour causer la mort *via* un effet neurotoxique (CLARK & STAFFORD, 1981). En effet,

Tableau 3 : Accumulation de PCB chez différentes espèces de chauves-souris exposées par l'alimentation.

Espèce	Concentration dans les proies ¹ (mg kg ⁻¹ masse fraîche)	Concentration dans les carcasses (hors cerveau) (mg kg ⁻¹ , masse fraîche) ²	
		Avant	Après
(1) <i>Eptesicus fuscus</i>	6,36	2,23 (témoins)	20,3 (21 jours en moyenne)
(2) <i>Myotis lucifugus</i>	15	4,28	10 (3 jours); 11 (4 jours)
	1000	4,28	720 (8 jours); 1100 (8 jours) 5400 (26 jours); 6100 (28 jours)

Références : (1) CLARK & PROUTY (1977); (2) CLARK & STAFFORD (1981)

¹ Vers à soie élevés dans des graines de blé contaminés

² Moyenne géométrique

après avoir été nourris avec des proies contaminées en PCB (Aroclor 1260, 1000 mg kg⁻¹ en masse fraîche), deux vespertillons présentaient une concentration dans le cerveau de 1300 et 1500 mg kg⁻¹ en masse fraîche. Ces valeurs n'ont jamais été retrouvées dans le cerveau de chauves-souris sauvages. A titre d'exemple, les concentrations en PCB retrouvées dans des carcasses de chauves-souris collectées sur le terrain en Europe se situent dans une fourchette de 2,98 – 12 mg kg⁻¹ (pour le détail, voir Annexe 2).

Jusqu'à présent, il n'existe pas de preuve de mortalité liée aux PCB sur le terrain. Cependant, les PCB peuvent être létaux par d'autres mécanismes que la neurotoxicité (O'SHEA & JOHNSTON, 2009). De plus, il existe la possibilité, comme prouvé chez d'autres mammifères, que ces contaminants puissent exercer des effets sur les populations en tant que perturbateurs endocriniens (CLARK & SHORE, 2001).

2.2.1.2 HAP et autres composés

2.2.1.2.1 Généralités

Mis à part les PCB, d'autres contaminants organiques industriels reconnus comme toxiques chez l'homme ou chez d'autres mammifères ont été retrouvés chez les chiroptères.

Les HAP sont des composés aromatiques polycycliques générés par différents mécanismes chimiques lors d'activités anthropiques; des représentants connus de cette famille sont les pyrènes et le naphthalène. Des activités qui peuvent produire ces composés sont le raffinage du pétrole, l'utilisation de combustibles fossiles, la pyrolyse, la synthèse de substances chimiques; en général, toutes les formes de combustion produisent des HAP (HOFFMAN *et al.*, 2001). Les HAP sont généralement rapidement dégradés dans les organismes et donc peu quantifiables dans le temps (Berny, comm. pers.).

D'autres contaminants organiques, potentiellement dangereux pour les chiroptères, sont les PBDE et les CFP, utilisés dans l'industrie comme retardateurs de flamme.

2.2.1.2.1.1 Effets sur les chiroptères

SCHMIDT *et al.* (2001) ont retrouvé chez des espèces communes dans le Missouri (principalement des Pipistrelles de l'Est et de Chauves-souris rousses) de nombreux HAP: tous les échantillons contenaient du benzo(a)- et benzo(b)pyrène, du naphthalène, du chrysène, du fluoranthène et du pyrène. Récemment, des PBDE et des CFP ont été retrouvés chez des Vespertillons bruns dans les états du Kentucky et de New York (KANNAN *et al.*, 2010). D'autres composés aliphatiques²⁰ ont été dosés dans les carcasses de Chauves-souris grises et dans le guano de différentes espèces (Chauve-souris grise, *Corynorhinus townsendii ingens* et Sérotine brune) en Alabama (O'SHEA & JOHNSTON, 2009): des HAP tels le naphthalène, le phénanthrène et le fluorène ont été identifiés, mais pas leurs sources.

Aucune de ces études n'a pu mettre en relation la présence des contaminants avec des effets sur les animaux; la signification toxicologique de ces polluants organiques n'est pas connue chez les chiroptères, alors que leurs effets cancérigènes chez des mammifères marins ont été démontrés.

2.2.1.3 Le cyanure

2.2.1.3.1 Généralités

Le cyanure, un composé organique qui peut se trouver sous forme de différents sels, est utilisé dans les opérations modernes d'extraction d'or, surtout aux Etats-Unis. L'or est en effet présent en quantités infimes dans les roches minérales qui le contiennent et qui sont donc lourdement traitées pour l'extraire. Les solutions de cyanure, utilisées dans ce but, sont ensuite stockées dans des bassins, qui sont souvent laissés découverts. Les animaux sauvages, surtout dans des régions arides, peuvent utiliser ces bassins pour boire et ingérer directement le contaminant (CLARK, 1991). Le cyanure est très toxique pour les vertébrés: assimilé et distribué rapidement dans l'organisme, il agit en tant qu'asphyxiant. Cependant, il peut être rapidement métabolisé et excrété. Donc si la dose d'exposition n'est pas létale, les organismes peuvent se rétablir (O'SHEA *et al.*, 2001b). Par conséquent le cyanure ne s'accumule pas dans les tissus des organismes vivants et il n'est pas persistant dans l'environnement (O'SHEA *et al.*, 2001b).

2.2.1.3.2 Effets sur les chiroptères

Plusieurs cas de mortalité de la faune sauvage par intoxication au cyanure ont été décrits aux Etats-Unis. Ces travaux ont mis en évidence que les chiroptères représentaient une proportion très importante des mammifères trouvés morts et ceci sur de nombreux sites d'extraction (CLARK, 1991; O'SHEA *et al.*, 2001; CLARK & SHORE, 2001). Par conséquent, quelques études détaillées concernant les effets du cyanure sur les chauves-souris ont été réalisées.

Des Vespertillons bruns ont été exposés à du cyanure de sodium par l'alimentation et la LD₅₀ 24 heures a été déterminée (8,4 mg kg⁻¹, masse fraîche). Les chauves-souris de cette espèce se sont montrées moins sensibles au contaminant que des oiseaux (Canard colvert *Anas platyrhynchos*), mais plus sensibles que d'autres mammifères (Souris à pattes blanches *Peromyscus leucopus*) (CLARK, 1991). A la différence des autres animaux testés, les Vespertillons affectés ont montré une mortalité retardée après exposition (plusieurs heures), ce qui implique que sur le terrain des corps pourraient être retrouvés loin de la source d'intoxication ou passer inaperçus (O'SHEA *et al.*, 2001b).

2.2.1.4 Synthèse

Caractéristiques générales: Les contaminants organiques dérivés d'activités industrielles, comme les PCB et les HAP, sont en général persistants dans l'environnement et peuvent s'accumuler dans les

tissus des organismes. Les PCB en particulier sont des composés chlorés qui ont un comportement dans les systèmes vivants très similaire à celui des pesticides OC. Le cyanure par contre, utilisé essentiellement dans le cadre de l'extraction minière, ne s'accumule pas dans la chaîne alimentaire ni dans les tissus, puisqu'il est facilement dégradé et métabolisé. Il est pourtant très toxique et son action très rapide.

Effets avérés: Les PCB sont létaux pour les chiroptères (chez le Vespertilion brun) seulement si des concentrations très importantes, difficilement retrouvées en conditions naturelles, atteignent le cerveau. Une exposition sublétaux aux PCB inhibe la prise de poids chez la Serotine brune. Comme pour les pesticides OC, les PCB sont transférés des femelles à la progéniture tant pendant la gestation que l'allaitement. En ce qui concerne le cyanure, la LD₅₀ 24 heures a été déterminée chez des Vespertillons bruns, qui se sont révélés plus sensibles que d'autres mammifères. En plus, les individus testés ont montré une mortalité retardée après exposition, des corps pourraient donc être retrouvés loin des sources d'intoxication.

Effets probables: Les variations de poids mises en évidence après exposition sublétaux aux PCB pourraient témoigner des effets métaboliques sur les chiroptères, mais plus d'études devraient être réalisées pour le confirmer. Comme démontré chez d'autres mammifères, les PCB peuvent affecter le succès reproducteur, mais chez les chauves-souris, ceci n'a pas été complètement élucidé.

Effets possibles: PCB: Perturbation du système endocrinien avec effets sur les populations ? Perturbation du stockage des graisses, avec effets sur la survie à court et à long terme ? Effets aigus et chroniques (cancérogènes) des HAP ?

Mortalité sur le terrain: Bien que des résidus de PCB, de HAP, de PBDE et CFP aient été détectés chez différentes espèces de chiroptères en conditions naturelles, aucun cas de mortalité ou d'effet lié explicitement à ces composés n'a été mis en évidence. Par contre, plusieurs cas d'intoxication au cyanure ont été décrits sur des sites d'extraction minière.

2.2.2 Contaminants inorganiques : métaux et métalloïdes

2.2.2.1 Généralités

Les métaux et les métalloïdes sont présents naturellement dans l'environnement, mais deviennent des contaminants lorsqu'ils sont mobilisés par des activités anthropiques (extraction minière, de pétrole et de gaz, incinération de déchets, combustion...) (HOFFMAN *et al.*, 2001). Certains métaux dits essentiels sont indispensables au fonctionnement des organismes vivants à des concentrations faibles et définies, comme le zinc, le sodium et le magnésium, mais ils peuvent devenir toxiques à dose élevée. La présence de ces éléments

essentiels à des concentrations physiologiques dans les tissus des organismes est ainsi tout à fait normale. D'autres éléments métalliques, comme le plomb, le cadmium et le mercure, n'ont pas de fonction biologique connue et, si leur présence à l'état de trace dans les tissus est normale, leurs concentrations deviennent rapidement toxiques (O'SHEA & JOHNSTON, 2009).

L'exposition aux métaux et aux métalloïdes varie selon les formes chimiques qu'ils peuvent prendre dans l'environnement. Par exemple, le méthylmercure, généré par méthylation bactérienne du mercure, est très toxique et liposoluble; il s'accumule dans la chaîne alimentaire plus facilement que la forme élémentaire du mercure, surtout dans les écosystèmes aquatiques (Hoffman *et al.*, 2001). Le plomb et le cadmium ont aussi une forte capacité de bioaccumulation (HOFFMAN *et al.*, 2001; O'SHEA & JOHNSTON, 2009).

Les métaux non essentiels peuvent exercer leurs effets toxiques par de nombreux mécanismes, notamment en se substituant aux métaux essentiels de l'organisme qui ont des rôles physiologiques importants. Par exemple, le plomb peut affecter la synthèse de l'hème, cofacteur indispensable à l'hémoglobine pour le transport d'oxygène dans le sang (HOFFMAN *et al.*, 2001). Les effets négatifs du plomb, du cadmium et du mercure peuvent se manifester au niveau de plusieurs organes, et principalement par des lésions histologiques dans le foie et dans les reins. Le plomb et le mercure peuvent également avoir des effets neurotoxiques, alors que, chez les mammifères, le cadmium est connu surtout pour sa toxicité au niveau du système rénal (O'SHEA & JOHNSTON, 2009). Chez les mammifères, le plomb peut augmenter la susceptibilité aux maladies, même quand les signes cliniques d'intoxication n'apparaissent pas (HOFFMAN *et al.*, 2001).

2.2.2.2 Effets sur les chiroptères

2.2.2.2.1 Accumulation et effets sublétaux

De nombreuses études ont mesuré la concentration en différents métaux et métalloïdes dans les tissus ou le guano de chiroptères sauvages. Une synthèse des concentrations maximales retrouvées chez plusieurs espèces jusqu'à l'an 2000 est présentée par CLARK & SHORE (2001). L'exposition à l'arsenic, un métalloïde très toxique, a été démontrée, mais sa concentration dans les tissus ou le guano de chauves-souris a rarement été déterminée (O'SHEA *et al.*, 2001a). Certaines études se sont focalisées sur l'accumulation de métaux et métalloïdes chez des chauves-souris européennes; les valeurs trouvées dans différents tissus sont présentées en annexe (Annexe 3).

Les concentrations en métaux essentiels, comme le cuivre et le zinc, chez les chiroptères sont plus élevées (sauf dans les cas d'intoxication) que celles des métaux non essentiels et potentiellement toxiques (plomb, cadmium, mercure). Plusieurs études concernant les chauves-souris européennes ont mis en évidence une

différence d'accumulation de métaux selon les espèces. Par exemple, parmi les 8 espèces dosées par LÜFTL *et al.* (2003), la Sérotine bicolore *Vespertilio murinus* et le Murin à moustaches *Myotis mystacinus* semblent accumuler le cadmium plus facilement que les autres chauves-souris. De plus, le Murin à moustaches accumule plus de deux fois plus de mercure que les autres espèces analysées (LÜFTL *et al.*, 2003). WALKER *et al.* (2007) ont confirmé cette tendance particulière du Murin à moustaches : les concentrations rénales en métaux toxiques de cette espèce étaient les plus élevées parmi les chauves-souris analysées. L'accumulation rénale en métaux était fortement variable également parmi des individus de Pipistrelles communes, des Oreillards roux *Plecotus auritus* et des Murins de Natterer *Myotis nattereri* (WALKER *et al.*, 2007). Des différences d'accumulation entre les sexes ont également été observées dans certains cas : PIKULA *et al.* (2010) ont retrouvé des concentrations hépatiques en plomb deux fois plus importantes chez des Pipistrelles communes femelles que mâles. En ce qui concerne les différences interspécifiques, les valeurs du tableau en Annexe 3 doivent cependant être considérées avec précaution, puisqu'elles peuvent cacher, parmi d'autres, des variations également dues à l'âge et au sexe des individus analysés (pour chaque espèce, la proportion de jeunes et de mâles et femelles n'est pas la même).

En France, des dosages de métaux ont été réalisés dans le guano de Petits Rhinolophes (HAMON, 1987, Annexe 4) et dans les ossements de Grands Rhinolophes, de Grands Murins et de Minioptères de Schreibers (HAMON & GÉRARD, 1990, Annexe 3) ce qui a confirmé des disparités inter-spécifiques de l'accumulation de métaux. Les Minioptères présentaient les concentrations les plus élevées, mais le manque de concentrations de référence pour les ossements n'a pas permis une interprétation en termes d'effets délétères potentiels des concentrations mesurées.

D'ailleurs, malgré les nombreux dosages réalisés sur beaucoup d'espèces différentes, très peu d'études expérimentales ont essayé de mettre en évidence les effets toxiques potentiels des métaux sur les chiroptères dans des conditions contrôlées. De plus, aucune étude en laboratoire n'a déterminé l'assimilation de métaux par l'alimentation, ou leur excrétion par l'organisme (CLARK & SHORE, 2001).

Des effets sublétaux ont cependant été mis en évidence par quelques études en laboratoire : ont été observés des tremblements, des spasmes et des signes de stress (HURLEY & FENTON, 1980), des lésions histologiques au niveau des reins et du foie (CLARK & SHORE, 2001), ainsi que des lésions au niveau des os (DUNCAN *et al.*, 1996, dans CLARK & SHORE, 2001). D'autres effets sublétaux ont été observés sur des chauves-souris retrouvées intoxiquées sur le terrain. Par exemple, une contamination par le plomb a provoqué de la fasciculation (contraction involontaire de faisceaux de fibres musculaires), une salivation excessive, des



Sérotine bicolore *Vespertilio murinus* (© M. Ruedi)



Murin de Natterer *Myotis nattereri* (© M. Ruedi)

diarrhées, de l'incoordination pouvant empêcher le vol, des tremblements et de la prostration chez des espèces du genre *Pteropus* (CLARK & SHORE, 2001). Des lésions histologiques ont également été retrouvées au niveau de la rate, des poumons, de la glande surrénale et du cerveau sur des chauves-souris captives appartenant à ce même genre (CLARK & SHORE, 2001).

Certains de ces travaux, qui ont également démontré des cas de décès, sont détaillés dans les paragraphes sur la mortalité.

2.2.2.2 Effets sur la reproduction

Comme montré pour d'autres mammifères, l'exposition au cadmium peut potentiellement affecter la reproduction chez les chiroptères (CLARK & SHORE, 2001). En effet, une injection unique de chlorure de cadmium chez 30 individus de l'espèce *Rhinopoma microphyllum kinneari*

capturés en Inde a provoqué une nécrose des testicules, sans que la masse soit affectée. Les auteurs ont également observé un arrêt complet de la spermatogénèse (DIXIT & LOHIYA, 1974).

Le transfert de différents métaux (plomb, cadmium, nickel, chrome et cuivre) entre des femelles adultes et des juvéniles de Pipistrelle commune a été étudié par STREIT & NAGEL (1993a). Les individus provenaient de la même colonie, mais le lien de parenté n'a pas été établi. Ces travaux ont montré que le transfert se fait par passage de la barrière placentaire, en partie pendant l'allaitement. Le transfert de chrome, cuivre et nickel semble être plus aisé que celui du cadmium et du plomb (STREIT & NAGEL, 1993a). Plus récemment, les travaux de LÜFTL *et al.* (2003) sur différentes espèces européennes ont montré que la concentration rénale en plomb est plus importante chez les juvéniles que chez les adultes, confirmant le transfert entre mères et jeunes.

Une relation possible entre la contamination par le plomb et des cas de mort-nés chez deux populations de chauves-souris dans l'état du Maryland a été mise en évidence en conditions naturelles par CLARK (1979). Le plomb a été mesuré chez 18 Sérotines brunes (8 mâles et 10 femelles) et 12 Vespertillons bruns femelles collectés à proximité d'une autoroute (CLARK, 1979). Les concentrations trouvées dans les carcasses – privées du tractus gastro-intestinal – sont respectivement 46,6 mg kg⁻¹; 31,5 mg kg⁻¹ et 17,0 mg kg⁻¹. Ces valeurs se sont révélées plus importantes que chez d'autres mammifères analysés dans la même étude, sauf dans le cas des musaraignes, pour lesquelles la concentration en plomb était comparable à celle des chiroptères (26,2 mg kg⁻¹). Aucune corrélation n'a pu être mise en évidence entre la concentration en plomb dans les embryons et celle du corps de la mère, ou entre la concentration en plomb dans les embryons et leur masse corporelle. L'estimation de l'exposition au plomb des parents par l'alimentation – à partir de la concentration mesurée dans des insectes mastiqués chez plusieurs individus de deux espèces – a révélé des valeurs journalières qui peuvent induire des avortements chez des mammifères domestiques, ou même une mortalité (CLARK, 1979). L'implication du plomb avec ces cas de mort-nés est donc plausible (CLARK, 1979; CLARK & SHORE, 2001).

2.2.2.2.3 Mortalité : études expérimentales

Les travaux de RACEY & SWIFT (1986) sur l'exposition de Pipistrelles communes aux produits de traitement du bois ont testé également des fongicides à base de métaux, tels l'oxyde bis(tributylétain) ou TBTO, et d'autres sels de bore et de zinc. Une mortalité significative a été mise en évidence lors de l'utilisation de TBTO, mais pas pour les deux autres fongicides (exposition au bois contaminé pendant 13 semaines, RACEY & SWIFT, 1986).

HURLEY & FENTON (1980) ont testé l'effet du phosphore de zinc sur des Vespertillons bruns dans des colonies artificielles. Vingt individus ont été pulvérisés

directement à un taux de 750 mg de produit par animal. Le composé, utilisé généralement comme rodenticide, n'a pas eu d'effet répulsif sur les chauves-souris, mais a provoqué des signes de stress, des tremblements, des spasmes et de l'incoordination chez certains individus. De plus, au plus tard 24h après l'exposition, 3 individus sont décédés. Leurs tissus n'ont malheureusement pas été analysés pour confirmer la présence du composé et, le cas échéant, la concentration létale.

DUNCAN *et al.* (1996, dans CLARK & SHORE, 2001) ont exposé des individus de trois espèces de roussettes (*Pteropus giganteus*, *Pteropus poliocephalus*, *Rousettus aegyptiacus*), élevés dans le zoo «Metropolitan Toronto», à un excès de fluor par l'alimentation. Des lésions au niveau des os ont été observées chez les trois espèces et 4 des 10 individus de *Pteropus giganteus* sont décédés. La dose de fluor dans l'alimentation a été estimée à environ 8200 mg de fluor par gramme de chauves-souris. Les tissus osseux des individus touchés contenaient environ 3000 mg kg⁻¹ alors que ceux des chauves-souris qui n'ont pas été affectées en contenaient environ 300 (DUNCAN *et al.*, 1996).

2.2.2.2.4 Mortalité : conditions naturelles

Des études qui ont mesuré les concentrations en métaux et métalloïdes dans les tissus ou dans le guano des chiroptères, très peu ont pu faire une association directe entre les valeurs trouvées et des effets létaux sur les animaux. Par exemple, 5% des Pipistrelles communes analysées par WALKER *et al.* (2007) présentaient des concentrations rénales en plomb diagnostiques d'une intoxication aiguë. Quelques cas d'intoxications létales documentées existent et sont présentés ci-après.

Dans les années 1980 et 1990, de nombreux cas d'intoxications létales au plomb de chauves-souris du genre *Pteropus* ont été observés en Australie et font penser à un effet potentiel de ce polluant au niveau des populations. Etant donné que le régime alimentaire de ces animaux est principalement constitué de fruits, il semble improbable que l'accumulation de plomb ait eu lieu à partir de la chaîne alimentaire. La possibilité de la présence d'une source inconnue de contamination semble plausible. De plus, les chauves-souris auraient pu accumuler le polluant au niveau de leur fourrure, puis l'ingérer lors du nettoyage. Cependant, beaucoup d'autres chiroptères vivant dans des zones urbaines sont susceptibles d'accumuler le plomb par la même voie, mais n'ont pas montré une telle mortalité. Une sensibilité particulière au plomb du genre *Pteropus* n'est pas à exclure, mais reste à élucider (synthétisé par CLARK & SHORE, 2001). De plus, comme déjà présenté dans le chapitre des pesticides OC, l'intoxication mortelle par des particules de peinture anti-rouille à base de plomb, suite au toilettage de la fourrure saupoudrée de métal, a été décrite également chez des juvéniles de Grand Rhinolophe (GRÉMILLET & BOIREAU, 2004). Malheureusement, les valeurs de plomb dans les tissus

des jeunes décédés n'ont pas, à notre connaissance, été publiées.

Des études sur une population de Molosses du Brésil dans l'état de l'Arizona ont tenté de mettre en évidence une relation entre le fort déclin des effectifs et une contamination par le mercure. Des données sur l'exposition à ce métal ont été obtenues par le dosage dans le guano pendant 15 ans environ. Les années de concentration plus importante coïncidaient avec la période de développement de la production de cuivre dans la zone concernée. Cependant, aucune corrélation n'a pu être établie entre la dose de mercure et les années de déclin, attribuables peut-être à un usage de pesticides anti-ChE (synthétisé par CLARK & SHORE, 2001, voir aussi paragraphe sur les pesticides anti-ChE).

2.2.2.3 Synthèse

Caractéristiques générales: Les métaux et les métalloïdes sont présents naturellement dans l'environnement, mais peuvent être mobilisés en grandes quantités par les activités humaines (extraction minière, combustion, etc.). Les métaux non essentiels, comme le plomb, le cadmium et le mercure, s'accumulent dans la chaîne alimentaire et peuvent être très toxiques pour les mammifères. Les métaux essentiels sont toxiques à des concentrations élevées, même s'ils ont des fonctions biologiques importantes à faible dose. Selon les formes chimiques sous lesquelles les métaux sont disponibles dans l'environnement et dans l'organisme, ils peuvent être plus ou moins difficiles à excréter.

Effets avérés: Une mortalité significative chez des Pipistrelles communes a été mise en évidence lors de l'utilisation de TBTO dans le cadre du traitement du bois. Le phosphore de zinc a également eu des effets délétères, et même létaux, chez des Vespertillons bruns. Un excès de fluor a provoqué une mortalité importante chez des individus du genre *Pteropus*.

Différentes espèces de ce même genre ont montré des effets sublétaux variés suite à l'exposition aux métaux : des lésions histologiques et au niveau des os, des tremblements, des spasmes, des signes de stress, une salivation excessive, de l'incoordination.

Les métaux peuvent être transférés des femelles à la progéniture lors de la gestation et en partie pendant l'allaitement, surtout en ce qui concerne les métaux essentiels.

Effets probables: Le transfert de plomb entre femelles et fœtus peut probablement être à l'origine de cas de mort-nés, mais les études réalisées jusqu'à présent n'ont pas permis de le démontrer définitivement.

Effets possibles: Effets sur le succès reproducteur (avortements, santé des jeunes)? Effets chroniques de l'exposition aux métaux?

Mortalité sur le terrain: Bien que l'accumulation de métaux chez les chiroptères en conditions naturelles soit assez bien décrite, très peu d'études ont essayé d'en mettre en évidence les effets. Des cas de mortalité

explicitement liés aux métaux ont été décrits en France et en Australie, probablement suite à une contamination à partir d'une source de pollution ponctuelle et intense.

2.3 Autres contaminants

2.3.1 Les antiparasitaires du bétail

Les avermectines, une classe de 16 lactones macrocycliques, sont commercialisées sous forme de plusieurs produits, présentant des proportions relatives en avermectines différentes. Très efficaces à faible dose pour la destruction de nématodes et d'arthropodes, ces produits généralistes sont largement utilisés chez la vache, le cheval, le porc et le mouton pour le traitement antiparasitaire (LUMARET *et al.*, 2002). Les avermectines ont une faible solubilité dans l'eau, une grande affinité pour les particules organiques et peuvent persister pendant de longues périodes dans les déjections des animaux et dans les sols où leur demi-vie peut atteindre plusieurs mois (INRA, 2008). Dans les deux dernières décennies, il a été montré qu'elles peuvent affecter la faune coprophage, en inhibant notamment le développement des larves de certaines espèces (LUMARET *et al.*, 2002). Or, les insectes coprophages constituent une part importante du régime alimentaire de prédateurs spécialisés, dont des espèces de chiroptères comme le Grand Rhinolophe (CAROFF *et al.*, 2003; INRA, 2008). L'usage de ces produits pose donc des questionnements quant aux effets liés à une diminution de proies essentielles, mais aussi quant à une contamination indirecte par la consommation d'insectes intoxiqués.

Dans la littérature scientifique, aucune étude traitant spécifiquement des effets indirects – ingestion de proies contaminées et/ou diminution de l'abondance des proies – de ces produits sur les chiroptères n'a été trouvée.

Cependant, un cas de mortalité lié directement à l'usage de ces composés chez les chauves-souris a été mis en évidence chez l'espèce *Cynopterus brachyotis* (DEMARCO *et al.*, 2002). Quarante individus ont été traités (application topique sur le torse ou le patagium) avec une solution du produit Ivercide® (ivermectine 10 mg ml⁻¹), dans le cadre d'un traitement antiparasitaire. Environ 24 heures après administration, 11 individus ont montré des signes de paralysie, des difficultés respiratoires, de la prostration, certains ne pouvant ni s'alimenter ni boire. Sur ces individus affectés, 6 se sont rétablis dans les 24-48 heures, alors que les 5 autres sont décédés ou ont été euthanasiés (décès au maximum 7 jours après traitement). L'analyse des corps a permis de mettre en évidence une nécrose des cellules rénales. Or, la dose appliquée sur les animaux était d'approximativement 1,4-1,8 mg kg⁻¹, ce qui est très inférieur à la DL₅₀ chez le rat et le lapin (environ 400 mg kg⁻¹) (DEMARCO *et al.*, 2002). De plus, tenant compte des faibles taux d'absorption de l'ivermectine chez les mammifères, la dose réellement assimilée par



Cynopterus brachyotis (© M. Ruedi)

l'organisme devait être moindre (DEMARCO *et al.*, 2002). Les auteurs affirment que, même inattendue, la toxicité observée était selon toute probabilité due à l'ivermectine. Pour expliquer ce phénomène, plusieurs hypothèses sont avancées par les auteurs: des taux d'absorption plus élevés chez cette espèce que chez d'autres mammifères et/ou une sensibilité particulière. Cependant, l'hypothèse d'une erreur d'administration n'a pas été exclue.

2.3.2 Pollution accidentelle par le métam-sodium

Le métam-sodium est une substance active trouvée dans des produits utilisés en tant que fumigants, c'est-à-dire des préparations qui peuvent donner naissance à un gaz. Les fumigants peuvent être employés dans les champs ou dans des espaces fermés en tant qu'insecticides, herbicides et fongicides (source INERIS²¹).

FRICK *et al.* (2007) ont étudié l'influence d'une pollution accidentelle de métam-sodium, très utilisé aux États-Unis, sur les taux de survie et de rétablissement de populations de *Myotis yumanensis* en Californie. Le déversement de ce composé dans le fleuve Sacramento à la suite d'un accident ferroviaire a eu en effet un impact très fort sur la faune aquatique et terrestre du bassin hydrographique, mais aucun travail scientifique n'a documenté la collecte de chauves-souris mortes et/ou l'analyse des tissus. Cependant cette espèce de chiroptère dépend fortement des zones ripariennes et se nourrit d'insectes aquatiques; une mortalité importante a donc pu avoir lieu à la suite d'ingestion d'insectes intoxiqués (FRICK *et al.*, 2007). Les auteurs ont ainsi estimé par modélisation les taux de survie de deux populations de cette zone à partir de données de radio-traçage sur une période de 4 ans après l'accident. Les résultats ont été comparés à deux autres populations d'une région non contaminée. Le taux de survie des juvéniles femelles des zones contaminées était inférieur à celui des juvéniles

des zones non polluées, sur toute la période d'étude. Ceci montre qu'une pollution ponctuelle peut avoir des conséquences sur la survie de juvéniles de plusieurs générations. Malgré un déclin (estimé théoriquement) de la population de *Myotis yumanensis* l'année suivant l'accident, le taux théorique de rétablissement pour les années suivantes montrait une croissance des effectifs. De plus, le taux de survie estimé pour les femelles adultes n'a pas été affecté par l'accident (FRICK *et al.*, 2007). Un suivi à long terme de cette population de *Myotis yumanensis* ainsi que sur la dynamique de la distribution du métam-sodium dans la zone concernée seraient néanmoins nécessaires pour vérifier ces estimations.

2.3.3 Des études supplémentaires

Quelques études se sont intéressées à l'effet de différentes sources de contamination sur l'activité ou la diversité des chauves-souris, sans pourtant vérifier l'exposition aux contaminants par des analyses dans les tissus ou le guano des animaux ainsi que dans leurs proies. Les conclusions scientifiques de tous ces travaux, bien qu'informatives quant aux conditions favorables ou défavorables à la présence et à l'activité des chiroptères, dépendent fortement des conditions locales d'étude et sont à considérer avec précaution; des expériences supplémentaires sont nécessaires pour pouvoir avancer des généralisations.

Par exemple, RACHWALD *et al.* (2004) ont comparé l'activité et la diversité de plusieurs espèces de chauves-souris dans des zones forestières polonaises, caractérisées par différents taux de pollution de l'air. La diversité plus importante en espèces a été retrouvée dans la zone la moins polluée. L'activité de vol était également influencée par le niveau de pollution. Cependant, comme les auteurs eux-mêmes le soulignent, il est très difficile de distinguer l'impact de la pollution de celui d'autres facteurs, comme le nombre de gîtes naturels disponibles, fortement dépendant de l'entretien des forêts par l'homme (RACHWALD *et al.*, 2004).

Certains travaux ont également essayé de déterminer si l'activité de recherche alimentaire des chauves-souris pouvait être influencée par les décharges d'eaux usées. ABBOTT *et al.* (2009) et VAUGHAN *et al.* (1996) ont tenté d'évaluer si l'activité de recherche alimentaire était plus importante en amont et en aval de décharges d'eaux usées le long de fleuves en Grande-Bretagne. En effet, l'enrichissement en substances organiques et inorganiques des courants dans lesquels les eaux usées sont déversées (eutrophisation) est connu pour affecter les écosystèmes aquatiques et terrestres, en augmentant, par exemple, l'abondance de chironomides, insectes aquatiques dont beaucoup de chauves-souris se nourrissent. La décharge d'eaux usées pourrait ainsi avoir un effet indirect sur les chiroptères. Les résultats des travaux de ABBOTT *et al.* (2009) et VAUGHAN *et al.* (1996) étaient cependant

contrastés : des individus de la même espèce chassaient indifféremment en amont comme en aval dans les deux études.

D'autres auteurs ont comparé l'activité des chauves-souris dans des champs d'agriculture biologique et d'agriculture conventionnelle, en mettant en évidence que les premiers sont visités beaucoup plus souvent par ces mammifères (WICKRAMASINGHE *et al.*, 2003).

3. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Cette synthèse de connaissances montre bien que les substances chimiques sont une menace avérée pour les chiroptères ; des contaminants spécifiques, comme le DDT, ont effectivement contribué au déclin de certaines populations dans le monde. Cependant, les recherches réalisées sont fortement localisées et de nombreux cas d'atteintes aux populations sont probablement passés inaperçus. Comme déjà mentionné, il existe peu d'études concernant les espèces européennes par rapport à celles d'Amérique du Nord. De plus, les zones tropicales n'ont été étudiées que dans des cas spécifiques d'intoxication de chiroptères, bien qu'elles hébergent la plus grande diversité de ces mammifères et que des produits chimiques à fort impact soient toujours utilisés dans l'agriculture (CLARK & SHORE, 2001).

Les recherches effectuées dans les décennies passées laissent place à plusieurs questionnements qui restent sans réponse à l'heure actuelle. Notamment, bien que les effets aigus des pesticides OC sur les chiroptères soient assez bien décrits, très peu de choses sont connues quant à l'exposition chronique à ces pesticides. Des études dans ce domaine sont essentielles, surtout en tenant compte de la longévité des chauves-souris et de la persistance de ces composés dans l'environnement. Aucune étude ne s'est intéressée aux perturbations endocriniennes ou au caractère cancérogène des polluants chez les chiroptères, alors qu'elles ont été mises en évidence chez d'autres mammifères en ce qui concerne les OC et les PCB (CLARK & SHORE, 2001 ; O'SHEA & CLARK, 2002).

Si les OC ont été l'objet de plusieurs recherches, il n'en est pas de même pour les autres classes de pesticides, dont l'impact sur les chauves-souris est probablement sous-estimé. Les PS et les pesticides anti-ChE sont à présent largement employés dans l'agriculture et sont souvent pulvérisés sur les champs au début de la nuit, quand les chauves-souris insectivores sont actives (O'SHEA & CLARK, 2002). Etant donné les traits de vie et les besoins métaboliques de ces mammifères, même si la dose reçue n'est pas létale directement, les effets sublétaux pourraient induire une mortalité indirecte par prédation ou prostration (O'SHEA & CLARK, 2002). De plus, les composés PS ont été proposés comme produits de substitution aux OC pour le traitement du bois, sans que des études sur leur impact chez les chauves-souris aient été préalablement réalisées (CLARK & SHORE,

2001). Il est donc nécessaire de combler le vide de connaissances tant en ce qui concerne les effets aigus que chroniques de ces polluants sur les chiroptères (O'SHEA & JOHNSTON, 2009).

Etant donné que beaucoup d'espèces dépendent fortement des milieux anthropisés et que les sources de pollutions sont très diversifiées, il est important d'évaluer la possibilité d'effets additifs/synergiques entre différents contaminants. La dynamique de contamination des chauves-souris par les composés d'origine industrielle est encore à comprendre. Bien que la concentration en métaux dans les organes des chauves-souris ait été déterminée dans plusieurs études, les effets que ces polluants peuvent avoir de façon chronique n'ont pas été élucidés. Aucune étude, à notre connaissance, n'a été réalisée sur l'exposition des chauves-souris aux radionucléides, dont les effets ont déjà été étudiés chez la faune sauvage (O'SHEA & JOHNSTON, 2009). Le pelage des chauves-souris peut être contaminé par des métaux et d'autres éléments, qui sont ensuite ingérés lors du léchage ; il serait donc intéressant d'étudier le comportement des éléments radioactifs. Ces études seraient pertinentes pour l'évaluation des risques liés à l'utilisation par les chauves-souris des mines d'uranium abandonnées comme gîtes (O'SHEA & JOHNSTON, 2009).

Un autre domaine qui devrait être mieux traité est celui des effets indirects des polluants environnementaux sur les chiroptères. Par exemple, il est nécessaire de déterminer si l'impact des antiparasitaires du bétail sur la faune coprophage – ou la destruction par les pesticides de différentes autres proies – peut avoir des conséquences sur la dynamique des populations de chiroptères. En France, dans le cadre d'un projet LIFE « Chiromed » du Parc Naturel Régional de Camargue, des expérimentations sont mises en place afin d'établir les effets de l'utilisation des antiparasitaires employés dans les élevages et donc sur l'alimentation du Grand Rhinolophe et du Murin à oreilles échancrées *Myotis emarginatus*, très bien représentés dans la région. Les résultats de ce projet sont en cours d'acquisition et seront disponibles en 2014.

Finalement, l'implication potentielle de la contamination par différents polluants sur la susceptibilité aux maladies est un domaine de recherche encore ouvert et qui mérite une attention particulière, notamment dans le cadre de la compréhension du syndrome du nez blanc, qui a actuellement un fort impact sur les populations des États-Unis. C'est globalement une nouvelle approche, beaucoup plus pluridisciplinaire que celles utilisées jusqu'à présent et que certains auteurs appellent l'écologie du stress (VAN STRAALLEN, 2003), qui serait à développer pour tenter de quantifier la contribution relative des différentes contraintes de l'environnement (pollution, maladies, habitat, etc.) sur les dynamiques des populations de chauves-souris.



Murin à oreilles échancrées *Myotis emarginatus* (© M. Ruedi)

4. PRÉCONISATIONS D' ACTIONS : RECHERCHE DE TOXIQUES CHEZ LES CHIROPTÈRES

Bien que le déclin des effectifs des chauves-souris en Europe, comme dans d'autres régions du monde, soit le résultat de nombreux facteurs qui agissent simultanément, le rôle des polluants environnementaux ne peut pas être nié. L'état des connaissances présenté ici sur ce sujet montre clairement que ces mammifères sont largement exposés dans leurs habitats à plusieurs toxiques qui peuvent avoir des effets délétères sur leur survie.

Pourtant, en France, et dans la plupart des pays européens, très peu de mesures sont adoptées par les acteurs de la protection de l'environnement et des chauves-souris pour évaluer leur exposition aux polluants. Ceci a été clairement mis en évidence par l'enquête réalisée dans le cadre de cette synthèse à destination des organisations de défense de l'environnement et des gestionnaires de la biodiversité en France. Lors de la découverte de cas de mortalité inexpliquée de chauves-souris, des analyses toxicologiques sont très rarement effectuées, alors que le test de la rage est réalisé systématiquement. Les raisons de cette situation sont liées essentiellement au manque d'un dispositif d'action accepté au niveau national avec des indications claires sur la démarche à suivre pour la réalisation d'analyses toxicologiques. Ce chapitre présente donc des préconisations d'actions pour la recherche de toxiques dans les tissus et le guano des

chiroptères. En ce sens, il peut apporter des informations complémentaires aux réflexions entreprises dans le cadre de l'action 22 du PNA chiroptères.

En raison de la faible taille des chauves-souris européennes, la recherche de toxiques dans leurs tissus présente des limites techniques d'analyse. Il convient donc de suivre des recommandations précises afin que les échantillons récoltés puissent effectivement être analysés dans les laboratoires.

Les techniques d'analyse nécessitent en général un gramme de matière fraîche pour doser un groupe de contaminants (les composés organochlorés par exemple), le rassemblement d'organes de plusieurs individus de chauves-souris est donc à envisager pour le dosage de plusieurs groupes de substances. Pour toute analyse, dans les tissus aussi bien que dans le guano, la quantité minimale de matière fraîche nécessaire est de 1 g. Les cadavres doivent être aussi frais que possible (mais des analyses peuvent être réalisées même sur cadavres relativement anciens) et conservés au congélateur à l'obscurité. Or, des températures de -20°C (congélateurs habituels) sont appropriées pour la recherche de substances comme les OC, les PCB et les métaux, mais pour assurer la détection d'autres composés, notamment ceux qui sont utilisés dans les pesticides plus modernes (PS, OP et carbamates), il est préférable, dans la mesure du possible, de conserver les échantillons à des températures inférieures (-60°C) (O'SHEA & JOHNSTON, 2009). Les cadavres doivent être conservés individuellement dans des sacs plastiques à zip contenant une étiquette en papier cartonné annotée au crayon de papier. Les sacs peuvent également être annotés à l'extérieur au marqueur indélébile, mais, l'encre étant souvent effacée en raison de la condensation dans les congélateurs puis des manipulations, l'étiquette en carton à l'intérieur des sacs est indispensable. Le guano doit être récolté en quantité la plus importante possible (dans la limite de 1 kg par colonie, une masse supérieure serait inutile) pour permettre l'analyse du plus grand nombre de substances possibles et conservé au congélateur dans des sacs plastiques à zip, contenant une étiquette en papier cartonné annotée au crayon de papier, comme les cadavres. Idéalement, les échantillons sont transmis rapidement au laboratoire d'analyse, en évitant autant que possible de rompre la chaîne du froid. Certains laboratoires mettent à disposition, sur demande, des colis prêts à l'emploi pour le conditionnement et l'envoi.

Le laboratoire de toxicologie vétérinaire « Vet Tox » de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon peut réaliser l'analyse de tous les contaminants susceptibles d'affecter les chiroptères, tant dans les tissus que dans le guano. Les tarifs précisés dans le Tableau 4 sont indicatifs, les différents laboratoires pratiquant des tarifs dégressifs en fonction du nombre d'échantillons. Le dosage des métaux, qui ne peut être effectué qu'élément par élément en spectrométrie d'absorption atomique au laboratoire de Lyon, pourrait être réalisé par ICP-MS au Laboratoire d'Hydrologie et de Géochimie de Strasbourg (CNRS

Tableau 4 : Détails techniques et tarifs de l'analyse de différents polluants effectués par le laboratoire de toxicologie vétérinaire « Eco Tox » de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon et par le Laboratoire d'hydrologie et de géochimie de Strasbourg (CNRS – Unité Mixte de Recherche 7517).

Polluants	Technique d'analyse ¹	Tissu à analyser de préférence	Seuil de détection (mg kg ⁻¹ , MF)	Prix de l'analyse ² (TTC) €
OC	CPG/ECD	Foie, cerveau, lipides	0,01	69,50 ³
OP et carbamates	HPTLC/HPLC ou HPTLC/GC-MS	Foie	0,025; 0,5 ou 1 selon la substance	61,50 ³
PS	GC-ECD/MS	Foie	0,1	69,50 ³
Mercure	AAS	Foie, rein	0,01	66,50 ³
Métaux				
Arsenic	AAS	Foie, CG ⁴	0,01	66,50
Cadmium	AAS	Foie, rein	0,01 (MF)	25,50
Chrome	AAS	Foie, rein	NC	25,50
Cuivre	AAS	Foie, rein	0,5 MS	25,50
		Plasma	0,1	20,50
Fer	AAS	Foie, rein	NC	25,50
		Plasma	0,1	20,50
Plomb	AAS	Foie, rein	0,01 (MF)	25,50
		Plasma	0,01 (mg/L)	20,50
Zinc	AAS	Foie, rein	0,1 (MF)	25,50
		Plasma	0,1	20,50
6 éléments ⁵	ICP-MS	Foie, rein, plasma	NC	51,00

NC : non communiqué.

¹ Techniques d'analyse : CPG Chromatographie en phase gazeuse; ECD Détecteur à capture électronique; HPTLC Chromatographie en couche mince haute performance; HPLC Chromatographie en phase liquide haute performance; GC-MS Chromatographie en phase gazeuse couplée à la spectrométrie de masse; GC-ECD Chromatographie en phase gazeuse couplée à un détecteur à capture électronique; AAS Spectrométrie d'absorption atomique; ICP-MS Spectrométrie par torche à plasma couplée à la spectrométrie de masse.

² Les prix donnés se réfèrent aux tarifs 2011.

³ Prix d'analyse globale de présence ou absence de la famille de substances. Si présente, ce prix comprend également l'identification de la molécule.

⁴ CG : contenu gastrique.

⁵ Réalisé par le Laboratoire d'Hydrologie et de Géochimie de Strasbourg (CNRS-UMR 7517).

– Unité Mixte de Recherche 7517), qui dose, sur un même échantillon, jusqu'à 6 éléments métalliques à la fois à un prix compétitif. D'autres prestataires pourraient également être sollicités.

Deux configurations pour la recherche de substances toxiques peuvent être rencontrées :

- Une première approche repose sur une recherche de substances toxiques à effet aigu, dans un but diagnostique, dans le cadre de la surveillance de mortalité anormale de chiroptères.
- Une seconde approche peut concerner des programmes de recherche spécifiques (compréhension d'effets sublétaux, recherche d'interactions entre pathogènes infectieux ou parasitaires et substances toxiques, etc.).

4.1 Surveillance passive : actions en cas de découverte de cadavres

Comme illustré par GRÉMILLET & BOIREAU (2004) pour le cas d'intoxication au plomb et au PCP d'une colonie de Grands Rhinolophes, le diagnostic de contamination s'avère très difficile et nécessite l'observation minutieuse du comportement des chauves-souris survivantes. Il est important de noter le lieu, l'heure et la date, mais aussi la situation globale qui se présente lors de la découverte de cadavres (la position des animaux, des signes de lutte, etc.) et tous les éléments susceptibles d'aider l'enquête, d'où l'utilité de la fiche « Surveillance sanitaire des chauves-souris » proposée par le PNA 2009-2013.

Pour effectuer une analyse toxicologique aussi pertinente que possible, il faut connaître la classe chimique des substances potentiellement responsables

de l'intoxication. Pour connaître le(s) contaminant(s) concerné(s), il faut se renseigner sur les sources potentielles de pollution à proximité du lieu de découverte et/ou de la colonie :

- Produits de traitement du bois et d'entretien, désinfectants
 - Si le nom du produit est connu, la substance active peut être retrouvée sur: <http://public-biocides.developpement-durable.gouv.fr> (attention, les produits peuvent garder le même nom commercial, même si les adjuvants et/ou la substance active ont changé)
- Pollutions industrielles
 - <http://basol.environnement.gouv.fr>: base de données sur les sites et sols pollués (ou potentiellement pollués) en France
 - <http://basias.brgm.fr>: inventaire historique de sites industriels et activités de service
 - <http://installationsclassees.ecologie.gouv.fr>: base de données des exploitations industrielles ou agricoles susceptibles de créer des risques ou des pollutions ou nuisances
- Pollutions agricoles : à l'heure actuelle, la plupart des insecticides utilisés en France ont comme substance active des composés anti-ChE (OP et carbamates) ou des PS. On peut consulter la base e-Phy du Ministère de l'Agriculture qui recense l'intégralité des produits phytosanitaires commercialisés en France: <http://e-phy.agriculture.gouv.fr/>.

Une fois qu'un ou des contaminants sont identifiés, plusieurs détails sur les caractéristiques physico-chimiques, sur le comportement dans l'environnement

et sur la toxicité peuvent être retrouvés sur les sites suivants :

- AFFSA: <http://www.dive.afssa.fr/agritox/index.php>
- INERIS: <http://www.ineris.fr/fr/rapports-d%C3%A9tude/toxicologie-et-environnement/fiches-de-donn%C3%A9es-toxicologiques-et-environnementales->

Pour aider au diagnostic, le Tableau 5 présente une synthèse des circonstances probables d'intoxication, selon ce qui ressort de l'analyse de la littérature scientifique. Il est évident qu'il ne s'agit que d'une généralisation et que beaucoup de situations différentes peuvent se présenter, notamment en cas de pollution ponctuelle intense.

Exemples de cas

1) Découverte de plusieurs cadavres de chauves-souris dans une colonie. Après nécropsie, qui devrait être réalisée systématiquement si la cause du décès n'est pas évidente, la mort ne semble pas être liée à une cause épidémiologique ou à un choc, l'intoxication est donc suspectée. Si la recherche de sources potentielles de pollution à proximité est infructueuse, une recherche globale de toxiques doit alors être envisagée.

- *Pool* d'organes possible; les organes rassemblés servent à la recherche de substances actives différentes.
- Dans la plupart des cas, pour des raisons économiques ou techniques, toutes les molécules ne pourront pas être analysées. En évaluant les circonstances de la découverte de la mort (Tableau 5), et en ayant l'objectif d'analyser un maximum de substances, la recherche toxicologique pourrait être réalisée comme suit :

Tableau 5: Résumé des caractéristiques d'intoxication probables des différents polluants analysés dans la synthèse.

Contaminant	Circonstances d'exposition majeures	Toxicité et dangers	Effets sublétaux possibles	Lieu probable de découverte du corps
OC	Transfert par la chaîne alimentaire ¹ ; contact (oral, cutané, respiratoire) avec produits chimiques en milieu bâti (traitement du bois, désinfectants, etc.)	Effets chroniques; très toxiques si mobilisés (métabolisation des graisses)	Prostration	Dans la colonie ou à proximité, surtout en fin d'hibernation; lors de la migration en milieu ouvert également
OP et carbamates (anti-ChE) et PS	Pulvérisation de pesticides dans les champs; contact (oral, cutané, respiratoire) avec produits chimiques en milieu bâti (traitement du bois, désinfectants, etc.)	Effets aigus; faible toxicité, mais mortalité indirecte possible	Perturbation de la capacité de vol, des mouvements	Loin de la colonie, terrains de chasse
PCB, HAP et autres contaminants	Transfert par la chaîne alimentaire; contact avec sites industriels	Effets chroniques; Intoxication mortelle improbable ²	Cancérogènes	-
Métaux	Transfert par la chaîne alimentaire; contact avec sites industriels	Effets chroniques; intoxication mortelle Improbable ²	Lésions internes	-

¹ Insectes intoxiqués par des pesticides par exemple

² Sauf pollution ponctuelle importante, anciens sites industriels par exemple

- *Pool* de foies : analyse des PS et/ou OP et carbamates (selon la quantité de matière)
 - 69,50 € si l'un des deux, 139 € si les deux
 - Graisses : analyse d'OC et PCB (l'analyse des deux peut être réalisée sur le même échantillon)
 - OC 69,50 €, PCB totaux 61,50 €
 - *Pool* de reins : analyse des métaux et métalloïdes les plus toxiques
 - 6 éléments (dont cadmium et plomb) 51,00 €
 - mercure 66,50 €
 - Total : 117,50 €
 - Si toutes les substances sont analysées : Total 387,50 € (prix inclusif de toutes les opérations, de la réception des échantillons à l'envoi des résultats, mais frais d'envoi des échantillons à la charge de l'expéditeur)
- 2) Découverte d'un cadavre dans un champ cultivé, une intoxication par des pesticides PS et/ou OP et carbamates est suspectée. Or, la quantité de tissus présents dans un seul individu ne sera pas suffisante pour l'analyse toxicologique. Le laboratoire « Vet Tox » offre la possibilité de réaliser un dosage sur la carcasse entière de l'individu. Cependant, cela implique une dilution importante des substances chimiques potentiellement présentes et donc l'éventualité de ne pas les détecter. Il faut donc s'interroger selon le cas sur l'utilité de l'analyse.

4.2 Surveillance active de la contamination des colonies par analyse du guano

Si la recherche de toxiques dans les tissus de chauves-souris présente des limitations techniques, la recherche dans le guano peut être très poussée, puisque la matière disponible est virtuellement importante. Lorsque des cadavres sont retrouvés dans une colonie et que la cause de mortalité n'est pas évidente, il serait très intéressant d'analyser aussi le guano pour aider au diagnostic. Cependant, toutes les substances chimiques auxquelles les chauves-souris peuvent être exposées ne sont pas forcément excrétées dans les fèces, et si elles le sont, pas forcément sous la même forme chimique. Par exemple, parmi les substances organiques lipophiles métabolisables, certaines sont détoxifiées par l'organisme en étant rendues plus hydrophiles : elles sont donc excrétées dans les urines sous des formes différentes de la molécule-mère.

De plus, une analyse régulière du guano sur un même site ou colonie permettrait une surveillance active de l'exposition des animaux aux polluants environnementaux. La contamination du guano est le signe d'une exposition récente aux toxiques, donc un suivi régulier dans le temps permettrait de déceler l'apparition d'une exposition et de prendre des mesures préventives.

Or la pénurie, voire le manque total pour plusieurs espèces, de référentiels de la concentration en

polluants dans le guano de chauves-souris représente une indiscutable difficulté à la mise en place de cette démarche de surveillance, mais devrait également servir d'élément motivant pour de nouvelles recherches. Afin d'aider à l'interprétation de dosages futurs dans le guano des chiroptères de France, un tableau récapitulatif des concentrations en métaux et certains pesticides dans le guano d'espèces européennes est présenté en annexe (Annexe 4).

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient M. Kasheff et C. Mougin du Muséum d'Histoire naturelle de Genève pour la mise à disposition d'une grande partie de la bibliographie utilisée dans la présente synthèse, E. Afonso, L. Debiesse, C. Druart, D. Gauthier, P. Lambret, R. Shore et P. Tournant pour avoir fourni des informations et des références bibliographiques essentielles à la rédaction de la synthèse.

Merci également à J. Vein du laboratoire de toxicologie vétérinaire « Vet Tox » de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon pour leur contribution à la partie « Préconisations d'actions : recherche de toxiques chez les chiroptères ». Cette partie a également bénéficié des avis du groupe de travail de l'Action 12 du Plan National d'Action Chiroptères.

Merci également à tout le réseau des chiroptérologues, dont M. Hessemann, A. Dervaux, G. Larcher, et en particulier à S. Dutilleul, C. Schönbächler et G. Testud.

Nous remercions enfin P. Berny de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon et Anouk Decors, responsable scientifique du réseau SAGIR à l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, pour leur relecture et leurs corrections du manuscrit, ainsi que pour leur participation à la partie « Préconisations d'actions ».

RÉSUMÉ

Avec d'autres grandes causes d'érosion de la biodiversité telles que la destruction et la fragmentation des habitats, le dérangement ou les zoonoses, la contamination de l'environnement est susceptible d'affecter les populations de chiroptères. En laboratoire, toutes les substances abordées dans cette synthèse peuvent être létales pour les chauves-souris, en fonction de la dose et/ou de la durée d'exposition. En conditions naturelles, de nombreux cas d'intoxication létale par des pesticides organochlorés (OCs : DDT, lindane, etc.) ont été rapportés aux Etats-Unis d'Amérique et en Europe. Des effets sur le métabolisme énergétique ont été observés à des doses sublétales. Les transferts placentaire et maternel sont avérés et pourraient affecter la survie des jeunes. Les pesticides organophosphorés (OPs : malathion, carbofuran, etc.) sont beaucoup moins rémanents que les OCs et sont peu accumulés dans les tissus. Quelques cas de mortalité en

conditions naturelles ont été attribués aux OPs. L'effet rapide de ces molécules et leur rapide disparition dans les tissus pourraient conduire à sous-estimer leur impact. Une mortalité indirecte liée à la perte de coordination motrice chez les individus intoxiqués, ou à des perturbations de la thermorégulation et de l'écholocation est suspectée. Les pesticides pyréthrinoïdes (cyperméthrine, par exemple, utilisée pour le traitement du bois) sont des insecticides généralement peu persistants et faiblement toxiques chez les mammifères. Bien que des résidus de ces molécules aient été détectés chez des chiroptères, aucun cas de mortalité directe n'a été rapporté en conditions naturelles. Les polychlorobiphényles (PCBs) ou le cyanure, polluants émis par les activités industrielles et minières, les hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAPs) ou les polybromodiphényléthers (PBDEs : ignifugeants) ont été détectés dans des tissus de chauves-souris. En dehors du cyanure impliqué dans la mortalité de chiroptères au voisinage de mines, les études actuelles ne permettent pas d'attribuer des mortalités aux autres composés. Des expositions de laboratoire montrent des effets métaboliques (perte de poids, stockage des graisses) des PCBs, qui sont également suspectés de perturber le système endocrinien. Les éléments traces métalliques (ETMs, autrefois appelés métaux lourds) peuvent entraîner des mortalités bien que les cas démontrés en conditions naturelles soient assez rares. De nombreux effets sublétaux ont été démontrés en laboratoire mais l'impact des ETMs sur les populations naturelles est pour l'instant peu connu. Les effets des sels de bore, utilisés dans le traitement du bois, sont peu connus chez les chauves-souris (aucune référence trouvée dans des revues internationales). Les lacunes scientifiques au sujet des effets des polluants sur les chiroptères concernent également les effets chroniques de pollutions diffuses (par opposition aux effets aigus liés à des pollutions massives, mieux documentés), les effets de mélanges de polluants, les effets indirects des polluants (par exemple sur les ressources alimentaires des chauves-souris), ainsi que les interactions entre pollution et susceptibilité aux zoonoses ou à d'autres stress environnementaux.

BIBLIOGRAPHIE

- ABBOTT, I.M., SLEEMAN, D.P. & HARRISON, S. 2009. Bat activity affected by sewage effluent in Irish rivers. *Biological Conservation* 142: 2904-2914.
- ARTHUR, L. & LEMAIRE, M. 1999. *Les chauves-souris : maîtresses de la nuit*. Delachaux et Niestlé.
- BOYD, I.L., MYHILL, D.G. & MITCHELL-JONES, A.J. 1988. Uptake of gamma-HCH (lindane) by pipistrelle bats and its effect on survival. *Environmental Pollution* 51: 95-111.
- BRAUN, M. 1986. Rückstandsanalysen bei Fledermäusen. *Zeitschrift für Säugetierkunde-International Journal of Mammalian* 51: 212-217 (1986).
- CAROFF, C., DURANEL, A. & ROUÉ, S. 2003. Traitements anti-parasitaires du bétail, insectes coprophages et chauves-souris. *L'Envol des chiros* 7: 7-14.
- CLARK, D.R.J. 1979. Lead concentration - bats VS terrestrial small mammals collected near a major highway. *Environmental Science and Technology* 13: 338-341.
- CLARK, D.R.J. 1981a. Death in bats from DDE, DDT or dieldrin - diagnosis via residues in carcass fat. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 26: 367-374.
- CLARK, D.R.J. 1981b. *Bats and environmental contaminants: a review*. U.S. fish and Wildlife Service Special Scientific Report - Wildlife number 235, Washington, DC, 1-27.
- CLARK, D.R.J. 1986. Toxicity of methyl parathion to bats - mortality and coordination loss. *Environmental Toxicology and Chemistry* 5: 191-195.
- CLARK, D.R.J. 1988. How sensitive are bats to insecticides. *Wildlife Society Bulletin* 16: 399-403.
- CLARK, D.R.J. 1991. Bats, cyanide, and gold mining. *Bats* 9: 17-18.
- CLARK, D.R.J. 2001. DDT and the decline of free-tailed bats (*Tadarida brasiliensis*) at Carlsbad Cavern, New Mexico. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 40: 537-543.
- CLARK, D.R.J., CLAWSON, R.L. & STAFFORD, C.J. 1983. Gray bats killed by dieldrin at 2 additional Missouri caves - aquatic macroinvertebrates found dead. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 30: 214-218.
- CLARK, D.R.J. & KROLL, J.C. 1977. Effects of DDE on experimentally poisoned free-tailed bats (*Tadarida brasiliensis*) - lethal brain concentrations. *Journal of Toxicology and Environmental Health* 3: 893-901.
- CLARK, D.R.J. & KRYNITSKY, A. 1978. Organochlorine residues and reproduction in the little brown bat, Laurel, Maryland - June 1976. *Pesticides Monitoring Journal* 12: 113-116.
- CLARK, D.R.J., KUNZ, T.H. & KAISER, T.E. 1978. Insecticides applied to a nursery colony of little brown bats (*Myotis lucifugus*) - brain - tissues. *Journal of Mammalogy* 59: 84-91.
- CLARK, D.R.J. & LAMONT, T.G. 1976. Organochlorine residues and reproduction in big brown bat. *Journal of Wildlife Management* 40: 249-254.
- CLARK, D.R.J., LOLLAR, A. & COWMAN, D.F. 1996. Dead and dying Brazilian free-tailed bats (*Tadarida brasiliensis*) from Texas: Rabies and pesticide exposure. *Southwestern Naturalist* 41: 275-278.
- CLARK, D.R.J., MARTIN, C.O. & SWINEFORD, D.M. 1975. Organochlorine insecticide residues in the free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis*) at Bracken Cave, Texas. *Journal of Mammalogy* 56: 429-443.
- CLARK, D.R.J. & PROUTY, R.M. 1977. Experimental feeding of DDE and PCB to female big brown bats (*Eptesicus fuscus*). *Journal of Toxicology and Environmental Health* 2: 917-928.
- CLARK, D.R.J. & PROUTY, R.M. 1984. Disposition of dietary dieldrin in the little brown bat and correlation of skin levels with body burden. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 33: 177-183.
- CLARK, D.R.J. & RATTNER, B.A. 1987. Orthene toxicity to little brown bats (*Myotis lucifugus*) - acetylcholinesterase inhibition, coordination loss, and mortality. *Environmental Toxicology and Chemistry* 6: 705-708.
- CLARK, D.R.J. & SHORE, R.F. 2001. Chiroptera. In: SHORE R.F. & RATTNER B.A. (eds). *Ecotoxicology of Wild Mammals*. John Wiley and Sons, Chichester, United Kingdom, 159-214.

- CLARK, D.R.J. & STAFFORD, C.J. 1981. Effects of DDE and PCB (Aroclor 1260) on experimentally poisoned female little brown bats (*Myotis lucifugus*) - lethal brain concentrations. *Journal of Toxicology and Environmental Health* 7: 925-934.
- DE MARCO, J.H., HEARD, D.J., FLEMING, G.J., LOCK, B.A. & SCASE, T.J. 2002. Ivermectin toxicosis after topical administration in dog-faced fruit bats (*Cynopterus brachyotis*). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 33: 147-150.
- DIETZ, C., HELVERSEN, O. VON & NILL, D. 2009. *L'encyclopédie des chauves-souris d'Europe et d'Afrique du Nord : Biologie, caractéristiques, protection*. Delachaux et Niestlé.
- DIXIT, V.P. & LOHIYA, N.K. 1974. Histological changes in testis of the non-scrotal mammal, *Rhinopoma kinneari* (Wroughton) following the administration of cadmium chloride. *Indian Journal of Experimental Biology* 12: 200-202.
- DUNCAN, M. *et al.* 1996. Multicentric hyperostosis consistent with fluorosis in captive fruit bats (*Pteropus giganteus*, *P. poliocephalus*, and *Rousettus aegyptiacus*). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 27: 325-338.
- EIDELS, R. 2010. Bats and insecticides. Documenting toxins in the environment. *Bats* 28: 10-11.
- EIDELS, R.R. & WHITAKER, J.O.J. 2007. Insecticide residues in bats and guano from Indiana. *Proceedings of the Indiana Academy of Science* 116: 50-57.
- FERNANDEZ, M.A. *et al.* 1993. Congeners of PCBs in 3 bat species from Spain. *Chemosphere* 26: 1085-1097.
- FRICK, W.F., RAINEY, W.E. & PIERSON, E.D. 2007. Potential effects of environmental contamination on Yuma *Myotis* demography and population growth. *Ecological Applications* 17: 1213-1222.
- GELUSO, K.N., ALTENBACH, J.S. & WILSON, D.E. 1976. Bat mortality - pesticide poisoning and migratory stress. *Science* 194: 184-186.
- GRÉMILLET, X. 2006. Difficultés techniques d'isoler efficacement une colonie de parturition des sources diffuses d'intoxication mortelle (plomb et PCP): exemple d'une colonie de Grands Rhinolophes du Finistère. *Symbioses* 14: 53-56.
- GRÉMILLET, X. & BOIREAU, J. 2004. Intoxication mortelle par le plomb et par le fongicide P.C.P. des juvéniles dans un gîte de parturition de Grands Rhinolophes, *Rhinolophus ferrumequinum*, dans le Finistère : difficultés du diagnostic et réalisation d'un gîte alternatif. *Symbioses* 10: 59-61.
- GUILLEN, A., IBANEZ, C., PEREZ, J.L., HERNANDEZ, L. & GONZALEZ, M.J. 1991. Efecto de los biocidas en las poblaciones de murciélagos. In: BENZAL J. & DEPAZ O. (eds), *Los Murciélagos de España y Portugal ICONA*, Colección Técnica M.A.P.A. Madrid, 211-226.
- HAMON, B. 1987. Recherche de métaux lourds dans du guano de Petits Rhinolophes (*Rhinolophus hipposideros* - Bechstein, 1800). *Le Rhinolophe* 3: 37-44.
- HAMON, B. 1988. Recherche d'organochlorés dans le guano de chauves-souris. *Société d'Histoire naturelle du Pays de Montbéliard* 163-169.
- HAMON, B. & GERARD, Y. 1990. Recherche de métaux lourds dans des ossements de *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797), *Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber, 1774) et *Miniopterus schreibersii* (Kuhl, 1819). *Société d'Histoire naturelle du Pays de Montbéliard* 157-168.
- HERNANDEZ, L.M. *et al.* 1993. Organochlorine insecticide and PCB residues in 2 bat species from 4 localities in Spain. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 50: 871-877.
- HOFFMAN, D.J., RATTNER, B.A., SCHEUNERT, I. & KORTE, F. 2001. Environmental Contaminants. In: SHORE R.F. & RATTNER B.A. (eds). *Ecotoxicology of Wild Mammals* John Wiley and Sons, Chichester, United Kingdom, 1-48.
- HURLEY, S. & FENTON, M.B. 1980. Ineffectiveness of fenthion, zinc phosphide, DDT and 2 ultrasonic rodent repellents for control of populations of little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 25: 503-507.
- INRA. 2008. *Agriculture et biodiversité : rapport d'expertise*.
- JEFFERIES, D.J. 1972. Organochlorine insecticide residues in British bats and their significance. *Journal of Zoology* 166: 245-263.
- KANNAN, K., YUN, S.H., RUDD, R.J. & BEHR, M. 2010. High concentrations of persistent organic pollutants including PCBs, DDT, PBDEs and PFOS in little brown bats with white-nose syndrome in New York, USA. *Chemosphere* 80: 613-618.
- LAND, T.A. 2001. Population size and contaminant exposure of bats using caves on Fort Hood Military Base, Texas. M.S. thesis, Texas A&M University, College Station, Texas.
- LEEUWANGH, P. & VOUTE, A.M. 1985. Bats and wood-preserved - pesticides-residues in the Dutch pond bat (*Myotis dasycneme*) and its implications. *Mammalia* 49: 517-524.
- LUFTL, S., FREITAG, B., DEUTZ, A., STEINECK, T. & TATARUCH, F. 2005. Concentrations of organochlorine pesticides and PCBs in the liver of European bats (Microchiroptera). *Fresenius Environmental Bulletin* 14: 167-172.
- LUFTL, S., FREITAG, B., DEUTZ, A. & TATARUCH, F. 2003. Concentrations of heavy metals in European bats (Microchiroptera). *Fresenius Environmental Bulletin* 12: 353-358.
- LUMARET, J.P. & ERROUSSI, F. 2002. Use of anthelmintics in herbivores and evaluation of risks for the non target fauna of pastures. *Veterinary Research* 33: 547-562.
- MCFARLAND, C.A. 1998. Potential agricultural insecticide exposure of Indiana bats (*Myotis sodalis*) in Missouri. M.S. Thesis, University of Missouri, Columbia, Missouri.
- MISPAGEL, C. *et al.* 2004. DDT and metabolites residues in the southern bent-wing bat (*Miniopterus schreibersii bassanii*) of south-eastern Australia. *Chemosphere* 55: 997-1003.
- MITCHELLJONES, A.J., COOKE, A.S., BOYD, I.L. & STEBBINGS, R.E. 1989. Bats and remedial timber treatment chemicals - a review. *Mammal Review* 19: 93-110.
- O'SHEA, T.J. & CLARK, D.R.J. 2002. An overview of contaminants and bats, with special reference to insecticides and the Indiana bat. In: KURTA A. & KENNEDY J. (eds), *The Indiana Bat: Biology and Management of an Endangered Species*, Bat Conservation International, Austin, Texas.
- O'SHEA, T.J., CLARK, D.R.J. & BOYLE, T.P. 2001b. Impacts of mine-related contaminants on bats. In: VOORIES K.C. & THROGMORTON D. (eds) *Proceedings of bat conservation and mining: a technical interactive forum*, November 14-16, 2000, Saint Louis, Missouri, 205-215.
- O'SHEA, T.J., EVERETTE, A.L. & ELLISON, L.E. 2001a. Cyclodiene insecticide, DDE, DDT, arsenic, and mercury contamination of big brown bats (*Eptesicus fuscus*) foraging at a Colorado Superfund site. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 40: 112-120.

- O'SHEA, T. & JOHNSTON, J.J. 2009. Environmental contaminants and bats : investigating exposure and effects. *In*: KUNTZ T.H. & PARSONS S. (eds) *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 500-528.
- PIKULA, J. *et al.* 2010. Heavy metals and metallothionein in vespertilionid bats foraging over aquatic habitats in the Czech Republic. *Environmental Toxicology and Chemistry* 29: 501-506.
- RACEY, P.A. & SWIFT, S.M. 1986. The residual effects of remedial timber treatments on bats. *Biological Conservation* 35: 205-214.
- RACHWALD, A., WODECKA, K., MALZAHN, E. & KLUZINSKI, L. 2004. Bat activity in coniferous forest areas and the impact of air pollution. *Mammalia* 68: 445-453.
- REINHOLD, J.O., HENDRIKS, A.J., SLAGER, L.K. & OHM, M. 1999. Transfer of microcontaminants from sediment to chironomids, and the risk for the pond bat *Myotis dasycneme* (Chiroptera) preying on them. *Aquatic Ecology* 33: 363-376.
- SANDEL, J.K. 1999. Insecticides and bridge-roosting colonies of Mexican free-tailed bats (*Tadarida brasiliensis*) in Texas. M.S. Thesis, Texas A. & M. University College Station, Texas.
- SCHMIDT, A., BRACK, V.J., ROMMÉ, R., TYRELL, K. & GEHRT, A. 2001. Bioaccumulation of Pesticides in Bats from Missouri. *In*: JOHNSTON J.J. (Ed) *Pesticides and Wildlife*, ACS symposium series N°771, Oxford University Press, Oxford, Mississippi.
- SENTHILKUMAR, K., KANNAN, K., SUBRAMANIAN, A. & TANABE, S. 2001. Accumulation of organochlorine pesticides and polychlorinated biphenyls in sediments, aquatic organisms, birds, bird eggs and bat collected from South India. *Environmental Science and Pollution Research* 8: 35-47.
- SHORE, R.F., MYHILL, D.G., FRENCH, M.C., LEACH, D.V. & STEBBINGS, R.E. 1991. Toxicity and tissue distribution of pentachlorophenol and permethrin in pipistrelle bats experimentally exposed to treated timber. *Environmental Pollution* 73: 101-118.
- SHORE, R.F., MYHILL, D.G. & WRIGHT, J. 1996. A comparison of the toxicity to laboratory mice and pipistrelle bats *Pipistrellus pipistrellus* of exposure to remedially-treated timber. *Environmental Toxicology and Pharmacology* 2: 125-129.
- STANLEY, W., ROSCOE, D.E., HAWTHORNE, E. & MEYER, R. 2001. Food chain aspects of chlordane poisoning in birds and bats. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 40: 285-291.
- STREIT, B. & NAGEL, A. 1993a. Heavy metal transfer by lactation in a bat colony. *Fresenius Environmental Bulletin* 2: 168-173.
- STREIT, B. & NAGEL, A. 1993b. Element assessment in tissue samples from European bats (Microchiroptera). *Fresenius Environmental Bulletin* 2: 162-167.
- STREIT, B., WINTER, S. & NAGEL, A. 1995. Bioaccumulation of selected organochlorines in bats and tits: influence of chemistry and biology. *Environmental Science and Pollution Research* 2: 194-199.
- SWANPOEL, R.E., RACEY, P.A., SHORE, R.F. & SPEAKMAN, J.R. 1999. Energetic effects of sublethal exposure to lindane on pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*). *Environmental Pollution* 104: 169-177.
- VAN STRAALLEN, N. 2003. Ecotoxicology becomes stress ecology. *Environmental Science and Technology* 37: 324A-330A.
- VAUGHAN, N., JONES, G. & HARRIS, S. 1996. Effects of sewage effluent on the activity of bats (Chiroptera : Vespertilionidae) foraging along rivers. *Biological Conservation* 78: 337-343.
- WALKER, C.H., HOPKIN, S.P., SIBLY, R.M. & PEAKALL, D.B. 2012. *Principles of Ecotoxicology, Fourth Edition*. CRC Press, Taylor and Francis Group, Boca Raton, Florida.
- WALKER, L.A., SIMPSON, V.R., ROCKETT, L., WIENBURG, C.L. & SHORE, R.F. 2007. Heavy metal contamination in bats in Britain. *Environmental Pollution* 148: 483-490.
- WICKRAMASINGHE, L.P., HARRIS, S., JONES, G. & VAUGHAN, N. 2003. Bat activity and species richness on organic and conventional farms: impact of agricultural intensification. *Journal of Applied Ecology* 40: 984-993.

Notes:

- ¹ *Chemical Abstract Service*, référence mondiale pour l'indexation des substances chimiques (www.cas.org)
- ² Association de Coordination Technique Agricole, Index Phytosanitaire 2011 (www.acta.asso.fr)
- ³ Ce paragraphe s'appuie essentiellement sur le résumé d'une communication d'O. Mastain, F. Millot, A. Decors et P. Berny, intitulée «De la difficulté de la relation de cause à effet en toxicovigilance animale» et présentée au colloque de la société française d'écotoxicologie fondamentale et appliquée (SEFA), Muséum national d'histoire naturelle (MNHN), Paris, 22 juin 2011.
- ⁴ *United States Environmental Protection Agency* (<http://www.epa.gov/pesticides/about/types.htm>)
- ⁵ *European Food Safety Authority* (<http://www.efsa.europa.eu>)
- ⁶ La partie concernant les procédures d'évaluation des risques est essentiellement basée sur la référence suivante : Réseau SAGIR, 2010, Surveillance sanitaire de la faune sauvage. Lettre n°165. Ed. Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Paris, 16p. Disponible sur <http://www.oncfs.gouv.fr/Reseau-SAGIR-ru105/Consulter-les-lettres-SAGIR-ar297>.
- ⁷ <http://chm.pops.int/Home/tabid/2121/language/en-US/Default.aspx>
- ⁸ Temps nécessaire pour que la quantité d'une substance chimique soit réduite de moitié (dans un organisme ou dans un milieu).
- ⁹ Capacité à absorber et concentrer une substance chimique dans les tissus de l'organisme.
- ¹⁰ Augmentation de la concentration d'une substance chimique à chaque maillon de la chaîne alimentaire.
- ¹¹ Effets pouvant modifier des processus physiologiques (métabolisme énergétique, reproduction, développement, croissance, etc.) ou des comportements (reproductif, de recherche alimentaire, de défense contre les prédateurs, etc.) et pouvant résulter, à terme, en la mort de l'individu.
- ¹² Processus liés à l'assimilation et l'excrétion d'une substance, déterminant son accumulation.
- ¹³ Processus de distribution de la substance aux organes-cible et d'effets toxiques induits.

- ¹⁴ Dose de substance causant la mort de 50 % des individus exposés.
- ¹⁵ Dose de substance causant la mort de 50 % des individus exposés, 24 heures après administration.
- ¹⁶ Cette distinction est essentiellement clinique chez les rongeurs et l'homme, mais n'est pas très pertinente pour la faune sauvage. La perméthrine, par exemple, provoque une salivation et des tremblements chez les félins, signes cliniques généralement attribués aux PS de type II (Berny, comm. pers.).
- ¹⁷ Molécules possédant la même formule chimique, mais des configurations spatiales différentes.
- ¹⁸ Molécules possédant le même squelette, mais pouvant comporter des configurations spatiales différentes et/ou un nombre d'hydrogènes variable, et donc de différente formule chimique.
- ¹⁹ Substances chimiques étrangères à l'organisme ou présentes à des concentrations très élevées par rapport à la normale.
- ²⁰ Composés chimiques dont la chaîne carbonée est linéaire, ne présente pas de cycle aromatique.
- ²¹ Institut National de l'Environnement Industriel et des Risques (www.ineris.fr)

Annexe 1. Informations réglementaires et toxicologiques sur les substances chimiques utilisées comme pesticides présentées dans la synthèse.

Substance chimique (ordre d'apparition dans la synthèse)	N° CAS ¹	Utilisation principale ¹	Réglementation française et/ou de l'Union Européenne (UE) ²	Données toxicologiques	
				DL ₅₀ * orale (mg kg ⁻¹ , masse fraîche) chez le rat adulte ²	Concentration létale (mg kg ⁻¹ , masse fraîche) chez les chauves-souris (tissu, espèce, nombre d'individus testés) (Données présentées dans la synthèse avec les références)
Organochlorés (OC)					
DDT	59-29-3	Insecticide	POP, interdit en France depuis les années 1970	113	24,5 (cerveau, <i>Myotis lucifugus</i> , 11)
DDE	72-55-9	-	Métabolite du DDT	?	603 (cerveau, <i>Myotis lucifugus</i> , 4) 519 (cerveau, <i>Tadarida brasiliensis</i> , 8)
DDD	72-54-8	-	Métabolite du DDT	?	-
Dicofol	115-32-2	Acaricide	Interdit dans l'UE	690 ³	-
Méthoxychlore	72-43-5	Insecticide	Interdit dans l'UE	?	-
Lindane (γ -HCH)	58-89-9	Insecticide, protection du bois	POP, interdit en France	88	560 (lipides corporels <i>Pipistrellus pipistrellus</i>)
Aldrine	309-00-2	Insecticide	POP, interdite en France depuis 2004	38 à 47	-
Dieldrine	60-57-1	Insecticide, protection du bois	POP, interdite en France, métabolite de l'aldrine aussi	25	12,1 (cerveau, <i>Myotis grisescens</i> , 9) 27,1 (cerveau, <i>Pipistrellus pipistrellus</i> , 6)
Endrine	72-20-8	Insecticide, rodenticide	POP, interdite en France	?	-
Endosulfane	115-29-7	Insecticide, acaricide	Interdit en France	80	-
Chlordane	57-74-9	Insecticide	POP, interdit en France	460	-
Heptachlore	76-44-8	Insecticide	POP, interdit en France	-	-
Toxaphène	8001-35-2	Insecticide	POP, interdit en France	-	-
Mirex	2385-85-5	Insecticide	POP, interdit en France	-	-
Chlordécone	143-50-0	Insecticide	POP, interdit en France	-	-
HCB	118-74-1	Fongicide, insecticide	POP, interdit en France	10000 ⁴	-
PCP	87-86-5	Fongicide, insecticide	POP, interdit en France	80 ⁴	-

Substance chimique (ordre d'apparition dans la synthèse)	N° CAS ¹	Utilisation principale ¹	Réglementation française et/ou européenne ²	Données toxicologiques	
				DL ₅₀ orale (mg kg ⁻¹ , masse fraîche) chez le rat adulte ²	Concentration létale (mg kg ⁻¹ , masse fraîche) chez les chauves-souris (tissu, espèce, nombre d'individus testés) (Données présentées dans la synthèse avec les références)
Organophosphorés (OP)					
Parathion méthyl	298-00-0	Insecticide	POP, interdit (avec exceptions) dans l'UE	13	372 (carcasses, <i>Myotis lucifugus</i> , 35)
Malathion	121-75-5	Insecticide	Interdit dans l'UE	2100 ³	-
Fénitrothion	122-14-5	Insecticide	Interdit dans l'UE	503	-
Méthamidophos	10265-92-6	Insecticide	POP, interdit (avec exceptions) dans l'UE	30	-
Diazinon	333-41-50	Insecticide	Interdit dans l'UE	1000	-
Chlorpyrifos-éthyl	2921-28-2	Insecticide	Interdit dans l'UE ?	-	-
Fenthion	55-38-9	Insecticide	Interdit dans l'UE	586 ⁴	-
Acéphate	30560-19-1	Insecticide	Interdit dans l'UE	945	>1500 (carcasses, <i>Myotis lucifugus</i> , 50)
Carbamates					
Carbofuran	1563-66-2	Insecticide	Interdit dans l'UE	8	-
Carbaryl	63-25-2	Insecticide	Interdit dans l'UE	300 ³	-
Methiocarb	2032-65-7	Insecticide	Autorisée en France et dans l'UE	20	-
Fénoxycarbe	79127-80-3	Insecticide	Autorisée en France et dans l'UE	>10000 ³	-
PS					
Perméthrine	52315-07-8	Insecticide	Usage agricole interdit, non agricole autorisé (France, UE)	250 ³	-
Alléthrine	584-79-2	Insecticide	Usage agricole interdit, non agricole autorisé (France, UE)	685 ³	-
Cyperméthrine	52315-07-8	Insecticide	Autorisée en France et dans l'UE	250 ³	-
Fenvalérate	51630-58-1	Insecticide	Interdit dans l'UE	450 ³	-
Deltaméthrine	52918-63-5	Insecticide	Autorisée en France et dans l'UE	135 ³	-
Esfenvalérate	66230-04-4	Insecticide	Autorisée en France et dans l'UE	87	-
Resméthrine	10453-86-8	Insecticide	Interdit dans l'UE	2000	-

¹ Rapport de l'Organisation Mondiale de la Santé « Recommended Classification of Pesticides by Hazard 2009 »

² Base de données européenne sur les substances actives phytosanitaires (http://ec.europa.eu/sanco_pesticides/public/index.cfm) et base de données française sur les biocides disponibles sur le marché (<http://public-biocides.developpement-durable.gouv.fr>)

³ Valeur très supérieure aux concentrations utilisées dans les produits commerciaux

⁴ DL₅₀ cutanée, car plus faible que la DL₅₀ orale (risque d'absorption par voie cutanée plus important)

Annexe 2. Concentrations (mg kg⁻¹, masse fraîche) en contaminants (pesticides et PCB) dans les carcasses ou le foie de chiroptères européens collectés sur le terrain.

Localisation	Espèce	Concentration ¹ en contaminant (min-max)		Taille de l'échantillon	Age et condition	Référence
		Carcasses	Foie			
Organochlorés (OC)						
DDT						
Pays-Bas	<i>Myotis dasycneme</i>	64,4 (36-100) ^{a,b}	-	3 ^c	Juveniles ; Momifiés ^d	LEEuwANGH & VOÛTE (1985)
Angleterre	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	1,99 (0,28-5,9) ^{a,b}	-	4	Adultes ; Vivants, morts ou en fin de vie	JEFFERIES (1972)**
Autriche (Somme de DDT et de ses métabolites)	<i>Eptesicus serotinus</i>	-	0,830 (0,030-4,029)	10	Juveniles et adultes ; morts ou en fin de vie	LÜFTL <i>et al.</i> (2005)
	<i>Myotis emarginatus</i>	-	0,078 (<LD*-2,344)	11		
	<i>Myotis mystacinus</i>	-	0,099 (0,007-5,839)	26		
	<i>Nyctalus noctula</i>	-	0,810 (0,712-0,974)	5		
	<i>Pipistrellus kuhlii</i>	-	0,597 (0,003-4,904)	23		
	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	-	0,177 (<LD*-8,731)	43		
	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	-	0,328 (0,093-1,317)	5		
	<i>Vespertilio murinus</i>	-	0,026 (0,003-0,113)	6		
Pays-Bas	<i>Myotis dasycneme</i>	64,4 (36-100) ^{a,b}	-	3 ^c	Juveniles ; Momifiés ^d	LEEuwANGH & VOÛTE (1985)
DDE						
Pays-Bas	<i>Myotis dasycneme</i>	41,0 (30-50) ^{a,b}	-	3 ^c	Juveniles ; Momifiés ^d	LEEuwANGH & VOÛTE (1985)
Espagne	<i>Miniopterus schreibersii</i>	8,33 (2,93-23,5) ^b	-	5	Adultes ; Vivants	HERNANDEZ <i>et al.</i> (1993)
DDD						
Pays-Bas	<i>Myotis dasycneme</i>	62,7 (43-110) ^{a,b}	-	3 ^c	Juveniles ; Momifiés ^d	LEEuwANGH & VOÛTE (1985)
Lindane (γ-HCH)						
Allemagne	<i>Myotis myotis</i>	8,57 (1,9-53,4) ^{a,b}	-	3	Adultes ; morts	BRAUN (1986)**
Autriche	<i>Eptesicus serotinus</i>	-	0,005 (<LD*-0,037)	10	Juveniles et adultes ; morts ou en fin de vie	LÜFTL <i>et al.</i> (2005)
	<i>Myotis emarginatus</i>	-	0,034 (0,003-0,727)	11		
	<i>Myotis mystacinus</i>	-	0,010 (<LD*-0,204)	26		
	<i>Nyctalus noctula</i>	-	0,004 (<LD*-0,007)	5		
	<i>Pipistrellus kuhlii</i>	-	0,013 (<LD*-0,075)	23		

Localisation	Espèce	Concentration ¹ en contaminant (min-max)		Taille de l'échantillon	Age et condition	Référence
		Carcasses	Foie			
Organochlorés (OC)						
Lindane (γ-HCH)						
Autriche	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	-	0,017 (<LD*-0,138)	43	Juvéniles et adultes ; morts ou en fin de vie	LÜFTL <i>et al.</i> (2005)
	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	-	0,032 (<LD*-0,352)	5		
	<i>Vespertilio murinus</i>	-	0,010 (<LD*-0,044)	6		
HCB						
Autriche	<i>Eptesicus serotinus</i>	-	0,006 (<LD*-0,081)	10		
	<i>Myotis emarginatus</i>	-	0,000 (<LD*-0,182)	11		
	<i>Myotis mystacinus</i>	-	0,000 (<LD*-0,084)	26		
	<i>Nyctalus noctula</i>	-	0,018 (0,003-0,094)	5		
	<i>Pipistrellus kuhlii</i>	-	0,014 (<LD*-0,040)	23		
	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	-	0,010 (<LD*-4,762)	43		
	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	-	0,000 (<LD*-0,070)	5		
<i>Vespertilio murinus</i>	-	0,010 (<LD*-0,018)	6			
PCP						
Pays-Bas	<i>Myotis dasycneme</i>	882 (746-1105) ^{a,b}		3 ^c	Juvéniles ; momifiés ^d	LEE UWANGH & VOÛTE (1985)
Organophosphorés (OP)						
Fénitrothion						
Espagne	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	1,05 ^e	-	5	Jeune à l'envol ; vivant	GUILLEN <i>et al.</i> (1991)**
		0,63 ^e	-	6	Adulte ; Vivant	
PCB						
Pays-Bas	<i>Myotis dasycneme</i>	11,3 (10-12) ^{a,b}	-	3 ^c	Juvéniles ; momifiés ^d	LEE UWANGH & VOÛTE (1985)
Espagne	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	5,06 (3,73-6,57) ^b	-	1	Jeunes à l'envol ; vivants	FERNANDEZ <i>et al.</i> (1993)
		3,93 (2,98-5,97) ^b	-	6	Adulte ; vivant	
Autriche	<i>Eptesicus serotinus</i>	-	0,225 (0,015-3,563)	10	Juvéniles et adultes ; morts ou en fin de vie	LÜFTL <i>et al.</i> (2005)
	<i>Myotis emarginatus</i>	-	0,245 (0,033-1,091)	11		

Localisation	Espèce	Concentration ¹ en contaminant (min-max)		Taille de l'échantillon	Age et condition	Référence
		Carcasses	Foie			
PCB						
Autriche	<i>Myotis mystacinus</i>	-	0,647 (0,084-21,581)	26	Juvéniles et adultes ; morts ou en fin de vie	LÜFTL <i>et al.</i> (2005)
	<i>Nyctalus noctula</i>	-	0,120 (0,048-1,683)	5		
	<i>Pipistrellus kuhlii</i>	-	0,899 (0,034-9,534)	23		
	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	-	0,639 (0,034-10,912)	43		
	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	-	0,939 (0,300-4,043)	5		
	<i>Vespertilio murinus</i>	-	0,119 (0,019-2,048)	6		

¹ Médiane en mg kg⁻¹, masse fraîche, sauf indication contraire

^a Calculé par CLARK & SHORE (2001) à partir des données des auteurs

^b Moyenne géométrique

^c Nombre de *pools* composés de 2 à 5 chauves-souris chacun

^d Les corps étant momifiés, la concentration donnée est probablement équivalente à une concentration exprimée en masse sèche

^e Moyenne arithmétique ; chauves-souris récoltées 21 jours après épandage des pesticides dans les champs

* <LD: valeur inférieure aux limites de détection

** *in* CLARK & SHORE (2001)

Annexe 3. Concentrations (mg kg⁻¹, masse fraîche) en métaux dans les reins, le foie ou les muscles pectoraux de chiroptères européens collectés sur le terrain.

Localisation et référence	Espèce	Concentrations ¹ en métaux (min-max)			Taille de l'échantillon	Condition
		Foie	Reins	Muscles pectoraux		
Plomb						
ALLEMAGNE						
STREIT & NAGEL (1993a)	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	12,2 ^b (5,0-38,5)	-	-	3	Vivants
	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	2,95 ^b	-	-	14	Morts ou vivants
STREIT & NAGEL (1993b)	5 espèces rassemblées ^d	4,4 ^b (0,9-38,5)	-	-	10	Morts
Angleterre	<i>Myotis mystacinus</i>	-	4,05 ^b	-	17	Morts ou en fin
WALKER <i>et al.</i> (2007)	<i>Myotis nattererii</i>	-	1,16 ^b	-	13	de vie
	<i>Pipistrelle</i> sp.	-	2,45 ^b	-	172	
	<i>Plecotus auritus</i>	-	3,38 ^b	-	59	
Autriche	<i>Eptesicus serotinus</i>	-	0,373 (0,174-0,962)	-	10 (5M, 5F)	Morts ou en fin
LÜFTL <i>et al.</i> (2003)	<i>Myotis emarginatus</i>	-	1,209 (0,457-3,500)	-	11 (6M, 5F)	de vie
	<i>Myotis mystacinus</i>	-	1,167 (0,131-13,810)	-	26 (10M, 16F)	
	<i>Nyctalus noctula</i>	-	0,406 (0,312-0,879)	-	11 (3M, 2F)	
	<i>Pipistrellus kuhlii</i>	-	0,864 (0,416-2,550)	-	23 (9M, 14F)	
	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	-	0,957 (0,385-15,854)	-	43 (16M, 27F)	
	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	-	0,847 (0,374-2,318)	-	5 (4M, 1F)	
	<i>Vespertilio murinus</i>	-	0,676 (0,335-1,415)	-	6 (4M, 2F)	
France	<i>Miniopterus schreibersii</i>	Carcasses et ossements de plusieurs autres individus : 8,8 (4-20)			7 (et ossements)	Morts
HAMON & GÉRARD (1990)	<i>Myotis myotis</i>	Carcasses : 28,8 (8-70)			7	
	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	Carcasses et ossements de plusieurs autres individus : 11,8 (10-16)			4 (et ossements)	
République Tchèque	<i>Eptesicus serotinus</i>	2,51 ^a	0,66 ^a	0,17 ^a	1/2/1	Morts ou en fin
PIKULA <i>et al.</i> (2010)	<i>Myotis brandtii</i>	0,37 ^a	0,40 ^a	0,35 ^a	1/1/1	de vie
	<i>Myotis daubentonii</i>	0,70 ^a	0,32	0,21	1/6/7	
	<i>Myotis emarginatus</i>	-	-	-	0/0/0	
	<i>Myotis myotis</i>	0,38	0,30	0,18	33/32/32	
	<i>Myotis mystacinus</i>	1,82 ^a	0,08 ^a	-	1/1/0	

Localisation et référence	Espèce	Concentrations ¹ en métaux (min-max)			Taille de l'échantillon	Condition
		Foie	Reins	Muscles pectoraux		
Plomb						
République Tchèque	<i>Myotis nattererii</i>	-	0,88 ^a	-	0/1/0	Morts ou en fin
PIKULA <i>et al.</i> (2010)	<i>Nyctalus noctula</i>	0,71 ^a	0,60 ^a	-	2/3/0	de vie
	<i>Pipistrellus nathusii</i>	0,59 ^a	0,40	0,21 ^a	3/6/4	
	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	0,33	0,13	0,18	23/23/18	
	<i>Pipistrellus pygmeus</i>	0,21	0,54	0,28	5/7/4	
Cadmium						
Allemagne						
STREIT & NAGEL (1993a)	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	1,53 ^{b,c}	-	-	14	Morts ou vivants
STREIT & NAGEL (1993b)	5 espèces rassemblées ^d	0,21 ^{b,c} (0,03-2,98)	-	-	10	Morts
Angleterre	<i>Myotis mystacinus</i>	-	1,61 ^b	-	17	Morts ou en fin
WALKER <i>et al.</i> (2007)	<i>Myotis nattererii</i>	-	6,27 ^b	-	13	de vie
	<i>Pipistrelle sp.</i>	-	1,42 ^b	-	172	
	<i>Plecotus auritus</i>	-	0,83 ^b	-	59	
Autriche	<i>Eptesicus serotinus</i>	-	0,108 (<LD*-1,974)	-	10 (5M, 5F)	Morts ou en fin
LÜFTL <i>et al.</i> (2003)	<i>Myotis emarginatus</i>	-	0,035 (0,001-2,914)	-	11 (6M, 5F)	de vie
	<i>Myotis mystacinus</i>	-	0,304 (<LD -6,052)	-	26 (10M, 16F)	
	<i>Nyctalus noctula</i>	-	0,192 (0,077-1,290)	-	11 (3M, 2F)	
	<i>Pipistrellus kuhlii</i>	-	0,202 (0,007-4,000)	-	23 (9M, 14F)	
	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	-	0,147 (0,014-2,817)	-	43 (16M, 27F)	
	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	-	0,103 (0,003-0,388)	-	5 (4M, 1F)	
	<i>Vespertilio murinus</i>	-	0,363 (0,215-1,307)	-	6 (4M, 2F)	
France	<i>Miniopterus schreibersii</i>	Carcasses et ossements de plusieurs autres individus : 2,5 (1-7)			7 (et ossements)	Morts
HAMON & GÉRARD (1990)	<i>Myotis myotis</i>	Carcasses : 1,5 (0-3)			7	
	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	Carcasses et ossements de plusieurs autres individus : 36,6 (0,2-180)			4 (et ossements)	
Pays-Bas	<i>Myotis dasycneme</i>	-	0,29 ^b	-	1	Mort
REINHOLD <i>et al.</i> (1999)	(3 sites)	-	0,06 ^b	-	4	Morts
		-	0,17 ^b	-	1	Mort

Localisation et référence	Espèce	Concentrations ¹ en métaux (min-max)			Taille de l'échantillon	Condition
		Foie	Reins	Muscles pectoraux		
Mercure						
Angleterre	<i>Myotis mystacinus</i>	-	3,00 ^b	-	17	Morts ou en fin
WALKER <i>et al.</i> (2007)	<i>Myotis nattererii</i>	-	2,65 ^b	-	13	de vie
	<i>Pipistrelle</i> sp.	-	0,93 ^b	-	172	
	<i>Plecotus auritus</i>	-	1,52 ^b	-	59	
Autriche LÜFTL <i>et al.</i> (2003)	<i>Eptesicus serotinus</i>	-	0,287 (0,092-0,668)	-	10 (5M, 5F)	Morts ou en fin
	<i>Myotis emarginatus</i>	-	0,312 (<LD*-1,087)	-	11 (6M, 5F)	de vie
	<i>Myotis mystacinus</i>	-	0,853 (<LD*-3,211)	-	26 (10M, 16F)	
	<i>Nyctalus noctula</i>	-	0,181 (0,168-0,337)	-	11 (3M, 2F)	
	<i>Pipistrellus kuhlii</i>	-	0,245 (<LD*-1,051)	-	23 (9M, 14F)	
	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	-	0,322 (<LD*-3,200)	-	43 (16M, 27F)	
	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	-	0,211 (<LD*-0,649)	-	5 (4M, 1F)	
	<i>Vespertilio murinus</i>	-	0,251 (0,152-0,695)	-	6 (4M, 2F)	
France HAMON & GÉRARD (1990)	<i>Miniopterus schreibersii</i>	Carcasses et ossements de plusieurs autres individus : 0,9 (0,3-2)			7 (et ossements)	Morts
	<i>Myotis myotis</i>	Carcasses : 0,8 (0,3-1,6)			7	
	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	Carcasses et ossements de plusieurs autres individus : 0,6 (0,1-1,5)			4 (et ossements)	
Pays-Bas REINHOLD <i>et al.</i> (1999)	<i>Myotis dasycneme</i>	-	0,72 ^b	-	1	Adulte, mort
	(3 sites)	-	0,07 ^b	-	4	Juveniles, morts
		-	0,78 ^b	-	1	Adulte, mort
Chrome						
Allemagne						
STREIT & NAGEL (1993a)	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	4,6 ^{b,c}	-	-	7	Morts ou vivants
STREIT & NAGEL (1993b)	5 espèces rassemblées ^d	2,0 ^{b,c} (1,0-9,6)	-	-	10	Morts
France HAMON & GÉRARD (1990)	<i>Miniopterus schreibersii</i>	Carcasses et ossements de plusieurs autres individus : 24,3 (15-35)			7 (et ossements)	Morts
	<i>Myotis myotis</i>	Carcasses : 6,8 (4-10)			7	
	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	Carcasses et ossements de plusieurs autres individus : 36,4 (10-120)			4 (et ossements)	

Localisation et référence	Espèce	Concentrations ¹ en métaux (min-max)			Taille de l'échantillon	Condition
		Foie	Reins	Muscles pectoraux		
Nickel						
Allemagne						
STREIT & NAGEL (1993a)	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	3,36 ^{b,c}	-	-	7	Morts ou vivants
STREIT & NAGEL (1993b)	5 espèces rassemblées ^d	1,1 ^{b,c} (0,4-3,0)	-	-	10	Morts
France	<i>Miniopterus schreibersii</i>	Carcasses et ossements de plusieurs autres individus : 7,5 (3-13)			7 (et ossements)	Morts
HAMON & GÉRARD (1990)	<i>Myotis myotis</i>	Carcasses : 3,5 (1-5)			7	
	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	Carcasses et ossements de plusieurs autres individus : 2,6 (1-7)			4 (et ossements)	
Cuivre						
Autriche						
LÜFTL <i>et al.</i> (2003)	<i>Eptesicus serotinus</i>	-	5,72 (3,40-11,10)	-	10 (5M, 5F)	Morts ou en fin de vie
	<i>Myotis emarginatus</i>	-	5,15 (2,75-118,51)	-	11 (6M, 5F)	
	<i>Myotis mystacinus</i>	-	8,11 (2,29-38,05)	-	26 (10M, 16F)	
	<i>Nyctalus noctula</i>	-	8,57 (4,59-14,54)	-	11 (3M, 2F)	
	<i>Pipistrellus kuhlii</i>	-	8,44 (4,16-20,38)	-	23 (9M, 14F)	
	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	-	8,43 (3,31-36,18)	-	43 (16M, 27F)	
	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	-	7,34 (4,38-17,81)	-	5 (4M, 1F)	
	<i>Vespertilio murinus</i>	-	5,53 (2,62-8,10)	-	6 (4M, 2F)	
France	<i>Miniopterus schreibersii</i>	Carcasses et ossements de plusieurs autres individus : 40 (14-57)			7 (et ossements)	Morts
HAMON & GÉRARD (1990)	<i>Myotis myotis</i>	Carcasses : 15,6 (10-30)			7	
	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	Carcasses et ossements de plusieurs autres individus : 48,4 (10-180)			4 (et ossements)	
Zinc						
Autriche						
LÜFTL <i>et al.</i> (2003)	<i>Eptesicus serotinus</i>	-	52,9 (22,4-122,5)	-	10 (5M, 5F)	Morts ou en fin de vie
	<i>Myotis emarginatus</i>	-	118,1 (34,5-597,8)	-	11 (6M, 5F)	
	<i>Myotis mystacinus</i>	-	76,5 (28,2-820,9)	-	26 (10M, 16F)	
	<i>Nyctalus noctula</i>	-	25,2 (13,6-33,8)	-	11 (3M, 2F)	
	<i>Pipistrellus kuhlii</i>	-	40,8 (14,0-425,5)	-	23 (9M, 14F)	
	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	-	53,1 (17,01-440,0)	-	43 (16M, 27F)	
	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	-	163,5 (25,3-389,6)	-	5 (4M, 1F)	
	<i>Vespertilio murinus</i>	-	39,5 (26,9-89,4)	-	6 (4M, 2F)	

Localisation et référence	Espèce	Concentrations ¹ en métaux (min-max)			Taille de l'échantillon	Condition
		Foie	Reins	Muscles pectoraux		
Zinc						
France	<i>Miniopterus schreibersii</i>	Carcasses et ossements de plusieurs autres individus : 957,5 (185-2500)			7 (et ossements)	Morts
HAMON & GÉRARD (1990)	<i>Myotis myotis</i>	Carcasses : 203,3 (100-420)			7	
	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	Carcasses et ossements de plusieurs autres individus : 222,2 (11-450)			4 (et ossements)	
République Tchèque	<i>Eptesicus serotinus</i>	0,95 ^a	0,43 ^a	0,25 ^a	1/2/1	Morts ou en fin
PIKULA <i>et al.</i> (2010)	<i>Myotis brandtii</i>	0,50 ^a	0,29 ^a	0,69 ^a	1/1/1	de vie
	<i>Myotis daubentonii</i>	0,54 ^a	0,36	0,21	1/6/7	
	<i>Myotis myotis</i>	0,34	0,41	0,30	33/32/32	
	<i>Myotis mystacinus</i>	0,46 ^a	0,59 ^a	-	1/1/0	
	<i>Myotis nattererii</i>	-	1,12 ^a	-	0/1/0	
	<i>Nyctalus noctula</i>	0,27 ^a	0,67 ^a	-	2/3/0	
	<i>Pipistrellus nathusii</i>	0,38 ^a	0,85	0,32 ^a	3/6/4	
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	0,28	0,47	0,25	23/23/18		
<i>Pipistrellus pygmeus</i>	0,30	0,63	0,36	5/7/4		

¹ Médiane en mg kg⁻¹, masse fraîche (sauf indication contraire) dans les reins, le foie et/ou les muscles (sauf indication contraire)

^a Moyenne arithmétique

^b Valeur en masse sèche (approximativement 4 fois plus importante qu'en masse fraîche)

^c Moyenne géométrique

^d *Eptesicus serotinus*, *Myotis mystacinus*, *Nyctalus noctula*, *Pipistrellus pipistrellus*, *Plecotus auritus*

* <LD: valeur inférieure aux limites de détection

Annexe 4. Concentrations (mg kg⁻¹, masse sèche) en contaminants (OC et métaux) dans le guano de chiroptères européens.

Localisation	Espèce	Concentration ¹ en contaminant (min-max)	Référence
Organochlorés (OC)			
Aldrine			
France (Lorraine)	<i>Miniopterus schreibersii</i>	0,035	HAMON (1988)
DDD			
France (Lorraine)	<i>Myotis myotis</i>	0,144	HAMON (1988)
DDT			
Italie	Non explicitée	0,15 ^a	BOCCELLI <i>et al.</i> (1993) ^b
Endrine			
Italie	Non explicitée	0,1 ^a	BOCCELLI <i>et al.</i> (1993) ^b
Lindane (γ-HCH)			
France (Lorraine)	<i>Myotis myotis</i>	0,035	HAMON (1988)
	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	0,050	
Italie	Non explicitée	0,11 ^a	BOCCELLI <i>et al.</i> (1993) ^b
Métaux			
Plomb			
France (Franche-Comté)	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	6,71 (0,52-25,23)	Scheifler (communication personnelle)
France (Lorraine)	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	32 (6-55)	HAMON (1987)
	<i>Miniopterus schreibersii</i>	16 ^c	
	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	15 ^c	
	<i>Myotis myotis</i>	17,6 ^c	
Cadmium			
France (Franche-Comté)	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	1,74 (0,03-4,20)	Scheifler (communication personnelle)
France (Lorraine)	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	1,5 (1-2)	HAMON (1987)
	<i>Miniopterus schreibersii</i>	2,6 ^c	
	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	3,2 ^c	
	<i>Myotis myotis</i>	18 ^c	

Localisation	Espèce	Concentration ¹ en contaminant (min-max)	Référence
Métaux			
Mercure			
France (Franche-Comté)	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	1,74 (0,03-4,20)	Scheiffler (communication personnelle)
	<i>Rhinolophus hipposideros</i>	0,6 (0,3-1,6)	
France (Lorraine)	<i>Miniopterus schreibersii</i>	<1 ^c	HAMON (1987)
	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	0,87 ^c	
	<i>Myotis myotis</i>	0,83 ^c	

¹ Moyenne en mg kg⁻¹, masse sèche

^a Pas de correction selon le contenu aqueux, qui n'est pas reporté

^b In CLARK & SHORE (2001)

^c Résultats publiés dans des travaux précédents de l'auteur

Foraging habitat use by bats in a large temperate oak forest: importance of mature and regeneration stands

Frédéric Archaux¹, Laurent Tillon², Bruno Fauvel³ & Hilaire Martin⁴

¹ Irstea, UR EFNO, Domaine des Barres, F-45290 Nogent sur Vernisson, France, email: frederic.archaux@irstea.fr

² ONF, Direction de l'Environnement et du Développement Durable, 2 avenue de Saint Mandé, F-75570 Paris cedex 12, France

³ ONF, Direction territoriale Bourgogne-Champagne-Ardenne, 3 rue des Mets, F-10200 Couvignon, France

⁴ Irstea, Domaine des Barres, F-45290 Nogent sur Vernisson, France

Abstract: The importance of forests as privileged roosting and feeding areas for bats is well-established. How bats select their feeding places within large forests is less documented, while we may expect bats to react on habitat features at different spatial scales. In this study, ten teams recorded bat activity with bat detectors in 101 within-stand plots on two consecutive nights in a large French oak-dominated forest. Three groups of bat species that could be distinguished by their echolocation calls were considered. Splitting bat point counts into ten consecutive 1-minute periods made it possible to simultaneously model the probability of detection and the probability of occupancy. Explanatory variables included local stand features, landscape composition features and point count features. The probability of detection varied among teams and nights for the *Nyctalus-Eptesicus* group, among teams and with time of count and vegetation cover for the *Pipistrellus* group; none of these variables influenced the probability of detection of the *Myotis* group. This group showed a (moderate) preference for mature woods, while the *Pipistrellus* and *Nyctalus-Eptesicus* groups preferred regeneration stands (all groups within 250-m radius disks). The latter group was also more frequent at the edge of the forest than in the interior. Our study points to the fact that imperfect detectability needs to be accounted for in bat point count data analysis and that long rotations and natural regeneration are management practices beneficial to bat diversity in managed forests, even for forest-edge species.

Keywords: Bat detector, Detectability, Forest management, Observer effect, Patch-Occupancy model, Forest management.

INTRODUCTION

Thanks to an increasing worldwide interest for bats, certain aspects of bat ecology is becoming well-studied. In northern temperate regions, bat activity is generally greater along forest edges and over aquatic habitats than in urban and agricultural areas (MAYLE, 1990; WALSH & HARRIS, 1996a; BOONMAN, 1996; GRINDAL & BRIGHAM, 1999; FORD *et al.*, 2005). At a landscape scale, some bat species seem restricted to large forest fragments, suggesting that they may be considered as forest-core species (EKMAN & DE JONG, 1996; JOHANSSON & DE JONG, 1996; CELUCH & KROPIL, 2008). At the forest scale, many studies have been devoted to the selection of roosting places (KUNZ & LUMSDEN, 2003; KALCOUNIS-RÜPPELL *et al.*, 2005; RUCZYNSKI & BOGDANOWICZ, 2005; BOYLES & AUBREY, 2006) and of foraging places. For example, *Pipistrellus*, *Nyctalus* and *Eptesicus* species feed mostly in gaps, along roads/tracks and above the canopy, while *Myotis* species seem to prefer foraging in tree foliage (CELUCH & KANUCH, 2004; FORD *et al.*, 2005; RIEGER & NAGEL, 2007; BROOKS, 2009). Thus forest management is likely to have balanced impact on bat populations. On one hand, trails and roads created for timber harvest are likely to be used as corridors and

as privileged feeding areas, especially for non-forest bats (GRINDAL & BRIGHAM, 1998; BROOKS, 2009). On the other hand, logging is likely to be detrimental to many forest-specialist bats by removing veteran trees and snags, known to be important roosting and foraging places (CRAMPTON & BARCLAY, 1998; JUNG *et al.*, 1999).

Yet, a number of questions related to bat foraging places in forests remain largely unanswered: at what spatial scale do bats preferentially select their feeding areas? Are forest-specialist bats forest-core species? In addition to these ecological issues, we think important to account for imperfect bat detectability when analysing bat detector data, a problem which is most usually neglected in bat studies (but see DUCHAMP *et al.*, 2006). Yet, the probability of detecting flying bats by bat detectors is generally small (e.g. between 0.42 and 0.62 for one-night long point counts, DUCHAMP *et al.*, 2006). In addition, detection depends on the intensity of the bat signals, so that not all species have the same probability of being detected (BOONMAN, 1996). Moreover, identifying bats from their calls is often problematic: echolocation calls, unlike territorial bird songs, often vary only slightly among related species (AHLÉN & BAAGØE, 1999). As a result, the experience of the observer is certainly crucial

for bat point counts. Finally, many other factors are likely to affect the detectability of bats, including weather conditions (temperature, hygrometry) (O'DONNELL, 2000), season (DE JONG & AHLÉN, 1992; ARLETTAZ, 1996), night (HAYES, 1997), time of the count (HAYES, 1997; CELUCH & KROPIL, 2008), and the structure of the habitat. For instance, calls may not penetrate as far in closed stands as in more open spaces (FORD *et al.*, 2005; RIEGER & NAGEL, 2007). As a result, imperfect detectability can bias the estimator of the slope for the effect of covariates in statistical models, potentially leading to erroneous conclusions (TYRE *et al.*, 2003).

In this study, ten teams used bat detectors for a total of 101 counts to map bat feeding activity during two nights at the scale of a large forest. Splitting bat point counts into ten consecutive 1-minute periods made it possible to simultaneously model the probability of detection and the probability of occupancy. To link the feeding activity of bats to stand management, we related the probability of occupancy to variables describing the surroundings of each point, at two different scales. We expected (1) bat species foraging in open spaces (genus *Nyctalus*, *Serotinus* and *Pipistrellus*) to be more frequent in regeneration stands and at the edge of the forest, (2) bat species gleaning in tree foliage (many *Myotis* species) to be more frequent in mature stands and in areas dominated by such stands.

MATERIALS AND METHODS

Study area

The study area, the state forest of Citeaux (3600 ha), is located in East-Central France (Côte d'Or, Burgundy), an area that has been forested since the XIVth century at least. The Citeaux forest is dominated by *Quercus petraea* stands, formerly managed as coppices with standards and now being converted into high forest. A total of 101 bat point counts were carried out on June 12 and 13, 2007, between 10:00 pm and 1:00 am. For both days, the temperature was approximately 20°C at 10:00 pm, and 18°C at 11:30 pm; hygrometry was above 84%. As stated earlier, one study aim was to relate the feeding activity of bats to stand management. Therefore all our count points were located inside stands at least 100 m from the stand edge.

Data collection

Count duration was 10 minutes and the heterodyne mode was used with Pettersson detectors (D980 and D240x) connected to an electronic recorder (Marrantz PMD620); it is possible to distinguish four groups of bat species in heterodyne detection by their acoustic signal (AHLÉN & BAAGØE 1999):

- species emitting in steep frequency modulations “*Myotis*”, including *Myotis*, *Plecotus* and *Barbastellus* genera,
- species emitting in frequency modulations with constant mean or high end frequencies “*Pipistrellus*”, including *Pipistrellus*, *Miniopterus* and *Hypsugo* genera,
- species emitting in frequency modulations with a constant frequency tail or a nearly constant low frequency “*Nyctalus-Eptesicus*”, including *Nyctalus*, *Vespertilio*, *Eptesicus* and *Tadarida* genera,
- species emitting in a constant frequency “*Rhinolophus*”, concerning only the *Rhinolophus* genus.

We used groups of species rather than individual species because (1) bat identification from echolocation calls at the species level is a difficult task (AHLÉN & BAAGØE, 1999), and some operators had relatively limited experience in bat identification, (2) it is usually easier to identify bats at the species level with detectors that allow for time expansion (AHLÉN & BAAGØE, 1999) and few of the teams participating in our study had such detector. Even though their ecological requirements may be quite different, feeding techniques are relatively similar among species of the same group (WALSH & HARRIS, 1996a,b; VAUGHAN, 1997). Species identity was recorded only by the most experienced observers, either during the counts or by analysing sonograms with the Batsound software (v. 3.3): during the two sampling nights, *M. daubentonii* was the most frequent *Myotis* species (identified in 7 of the 101 points) but several other *Myotis* were also recorded (*M. bechsteini*, *M. myotis/blythi*, *M. mystacinus*, *M. emarginatus*, *M. alcaethoe*, *M. nattereri* and *M. brandti*) as well as *Plecotus auritus/austriacus* and *Barbastellus barbastellus*. The *Pipistrellus* group was dominated by *P. pipistrellus* (10 points) but *P. kuhli* and *P. pygmaeus* were also noted several times. The *Nyctalus-Eptesicus* group included *Eptesicus serotinus*, *Nyctalus noctula* and *N. leisleri*. Finally, the *Rhinolophus* group was not detected during the 101 counts, although *R. ferrumequinum* is present in the forest.

Recording time was divided into ten 1-min time periods and the detection or non-detection of each group was recorded for each period separately. A group was noted as detected as soon as at least one call was recorded during the 1-min time period. This division of the recording time allowed us to take into account the probability of detecting the species group in our occupation rate analyses. The modelled occupancy rate was considered as a measure of the feeding activity.

To relate the occupancy rate of the three species groups to forest management, for each point we recorded:

- the dominant height of the stand,
- the total basal area (G in m²), and
- the vegetation cover in eight vertical layers (0-0.5 m, 0.5-1 m, 1-2 m, 2-4 m, 4-8 m, 8-16 m, 16-32 m, >32 m).

In addition, the entire forest and its surroundings (up to 500 m) were GIS mapped from field observations (French National Forestry data) and aerial photographs (French National Geographic Institute data). We then used the `nearfeat.avx` function for Arcview 3.8 (JENNESS, 2004) to calculate the distance from each point to the nearest major aquatic habitat (D.water: stream, lake or pond; many bats species are known to forage preferentially along riparian habitats, GRINDAL *et al.*, 1999) and to the edge of the forest (D.forest.border). Indeed, some species roost outside the forest and may forage only close to the edge. The surface area of various habitat types surrounding the points was also extracted from the GIS within a 250-m-radius centred on the points (covering ca 20 ha, representing roughly the mean area of the stands in our forest). Originally, we had also considered a 500-m radius (78.5 ha, representing ca 4 neighbouring stands) but since this did not improve our models, we only present results obtained for a 250-m radius. In an early phase of GIS construction, we considered the following habitat/stand types: (1) open regeneration stands (0 to 1.5 m in height), originating either from plantation or from natural regeneration after cutting the last seed trees, (2) very young stands (from 1.5 m in height to c. 40 years of age), (3) young stands (40 to 70 years), (4) mature stands (70-120 years), (5) regeneration cuts with standing seed trees, (6) coppices with standards, (7) pure coppices, (8) poplar plantations, (9) heathland, (10) crop fields and pastures, (11) farm buildings, (12) urban areas, (13) lakes and ponds (above 0.8 ha), (14) streams and rivers, (15) paths, and finally, (16) paved roads. To reduce the number of habitat categories, we considered for analysis only five types: very young forests (VYF: coppices, poplar plantations and high forest stands less than 40 years old), young forests (YF: high forest stands between 40 and 70 years old), mature forest (MF: high forest stands more than 70 years old and coppices with standards), regeneration stands (rege) and other habitats (heath, farm, urban and aquatic areas). Figures 1-3 show the 101 points and their associated habitats.

OCCUPANCY MODELLING

The detection of a bat group during a count depends on the probability that at least one bat belonging to the focal group was flying around the point during the count, and the probability that it was detected (given its presence). The first probability can be interpreted as an occupancy probability (ψ), whereas the second one is traditionally called detection probability (p) (MACKENZIE *et al.*, 2002).

To model the factors associated with ψ and p of each of the three bat species groups, we performed three “single-season, single-species, custom occupancy estimation” analyses using the PRESENCE statistical software package, version 2.0 (HINES, 2006). Candidate models including different covariates were compared

using the information-theoretic approach recommended by Anderson *et al.* (2000). To limit the risk of model over-parameterisation caused by our fairly small sample size, we converted the Akaike Information Criterion (AIC) scores provided by PRESENCE to corrected AIC (AICc = $AIC + 2K(K+1)/(n-K-1)$ with n the number of plots and K the number of model parameters). AICc puts more emphasis on models with fewer covariates (ANDERSON *et al.*, 2000). The first modelling step consisted in assessing model fit to the data: we ran a parametric bootstrap test ($n = 10,000$) on the most global model, i.e. the full model including all covariates for ψ and p (see below for the list of covariates used). This test compares the frequency of observed and expected detection histories assuming the global model is correct (MACKENZIE & BAILEY, 2004). When there was evidence of substantial lack of fit due to overdispersion in the data (i.e. the estimated variance inflation factor \hat{c} was significantly greater than 1), AICc scores and standard errors of model estimates were adjusted accordingly by fixing $c = \hat{c}$ in PRESENCE. In case of data overdispersion, AIC were converted into quasi-AICc:

$$QAICc = AIC/\hat{c} + 2K*(\hat{c}-1)/\hat{c} + 2K*(K+1)/(n-K-1).$$

Similarly, standard errors (SE) of the model estimates were multiplied by the square root of \hat{c} (BURNHAM & ANDERSON, 2002). QAICc favours models with fewer parameters by inflating the standard error, while condensing the AICc values between competing models. When, on the contrary, there was data underdispersion ($\hat{c} < 1$), we followed COOCH & WHITE (2007)'s recommendation to not adjust to AIC and SE.

After this first step of model fit assessment, we began the model selection process. We started with the null model, $\psi(.) p(.)$, where occupancy and detection probabilities are constant (i.e. do not depend on any covariate). We then modelled the detection probability as a linear additive function of (1) the identity of the team (1 to 8; we grouped together three of the ten teams, who had carried out only one count each), (2) the night and time of the count (taken at the beginning of the 10 minute count), (3) the vegetation cover around the point (considering two vertical strata: cover2-4 = 2 to 4 m, and cover4-8 = 4 to 8 m in height).

We then modelled the occupancy probability as a linear additive function of (1) mean height of the dominant trees, (2) total basal area (G in $m^2 \cdot ha^{-1}$, all tree species), (3) landscape composition, (4) vegetation cover (same two strata as for p), (5) night and time (bats were recorded when feeding and feeding activity may vary during the night and from one night to the next), (6) distance to the nearest forest edge and (7) distance to the nearest aquatic habitat (stream or pond). Landscape composition included the five habitat types defined above (as % of the total disk area). All covariates were normalised before analysis.

RESULTS

The *Myotis* group was the most frequently encountered (42 points), compared to the *Pipistrellus* (26 points) and *Nyctalus-Eptesicus* groups (18 points). Figs 1-3 locate the records and Fig. 4 shows the co-occurrences among groups. The frequency of the three bat groups is given in Fig. 5 for the five stand types with at least 9 points each.

The PRESENCE GOF test indicated a significant overdispersion in the data for the *Myotis* group (median $\hat{c}=3.0233$, GOF test=91.85, $P=0.0004$), so we used QAICc for model selection. This resulted in a poor capacity to discriminate between alternative competing models (Table 1); at most, the occupation rate tended to be highest in most mature stands (Fig. 5).

Contrary to the *Myotis* group, the GOF test indicated underdispersion in the data for the *Nyctalus-Eptesicus* group (median $\hat{c}=0.4867$, GOF test=33.655, $P=0.92$) and therefore, models were ranked according to their AICc value (Table 2). Night and team were the two variables that most influenced the probability of detecting the group (Table 3, Fig. 6). The occupation rate decreased with increasing distance to the forest edge and increased when the forested area was under regeneration around the point (Table 3).

Although the GOF test indicated that the

Table 1: Model comparison for the *Myotis* group. Models are ordered by QAICc (with $\hat{c}=3.0233$). w: Akaike weight, K: number of model parameters. See Method section for a description of the covariates.

Model	QAICc	Δ QAICc	w	K
$\psi(\text{height}) p(\cdot)$	186.21	0	0.104	3
$\psi(\cdot) p(\cdot)$	186.43	0.22	0.094	2
$\psi(\text{MF}) p(\cdot)$	186.87	0.66	0.075	3
$\psi(\cdot) p(\text{cover4-8})$	186.94	0.73	0.072	3
$\psi(\text{height}) p(\text{date})$	186.95	0.74	0.072	4
$\psi(\cdot) p(\text{date})$	187.01	0.8	0.070	3
$\psi(\text{YF}) p(\cdot)$	187.15	0.94	0.065	3
$\psi(\text{G}) p(\cdot)$	187.52	1.31	0.054	3
$\psi(\text{hour}) p(\cdot)$	187.61	1.40	0.052	3
$\psi(\text{date}) p(\cdot)$	187.76	1.55	0.048	3
$\psi(\cdot) p(\text{hour})$	188.05	1.84	0.042	3
$\psi(\text{D.water}) p(\cdot)$	188.09	1.88	0.041	3
$\psi(\cdot) p(\text{cover2-4})$	188.27	2.06	0.037	3
$\psi(\text{rege}) p(\cdot)$	188.50	2.29	0.033	3
$\psi(\text{VYF}) p(\cdot)$	188.52	2.31	0.033	3
$\psi(\text{D.forest.border}) p(\cdot)$	188.52	2.31	0.033	3
$\psi(\cdot) p(\text{team})$	191.93	5.71	0.006	9
$\psi(\text{full}) p(\text{full})$	228.38	42.17	0.000	25

Table 2: Model comparison for the *Nyctalus-Eptesicus* group. Models are ordered by AICc. w: Akaike weight, K: number of model parameters.

Model	AICc	Δ AICc	w	K
$\psi(\text{D.forest.border+rege}) p(\text{night+team})$	232.28	0	0.466	12
$\psi(\text{rege}) p(\text{night+team})$	235.11	2.83	0.113	11
$\psi(\text{D.forest.border}) p(\text{night+team})$	238.37	6.09	0.022	11
$\psi(\text{D.forest.border}) p(\text{night+hour+team})$	239.08	6.80	0.016	12
$\psi(\text{D.forest.border+MF}) p(\text{night+hour+team})$	240.07	7.79	0.009	13
$\psi(\text{D.forest.border+cover4-8}) p(\text{night+hour+team})$	241.15	8.87	0.006	13
$\psi(\text{D.forest.border+G}) p(\text{night+hour+team})$	241.34	9.06	0.005	13
$\psi(\text{D.forest.border+cover2-4}) p(\text{night+hour+team})$	241.64	9.36	0.004	13
$\psi(\text{D.forest.border+height}) p(\text{night+hour+team})$	241.65	9.37	0.004	13
$\psi(\cdot) p(\text{night+hour+team})$	242.29	10.01	0.003	11
$\psi(\cdot) p(\text{night+hour+team+cover2-4})$	243.45	11.17	0.002	12
$\psi(\text{Gtot}) p(\text{night+hour+team})$	244.01	11.73	0.001	12
$\psi(\cdot) p(\text{night+hour+team+cover4-8})$	244.01	11.73	0.001	12
$\psi(\text{D.water}) p(\text{night+hour+team})$	244.30	12.02	0.001	12
$\psi(\text{hauteur}) p(\text{night+hour+team})$	244.48	12.20	0.001	12
$\psi(\text{cover4-8}) p(\text{night+hour+team})$	244.65	12.37	0.001	12
$\psi(\text{hour}) p(\text{night+hour+team})$	244.67	12.39	0.001	12
$\psi(\text{cover2-4}) p(\text{night+hour+team})$	244.84	12.56	0.001	12
$\psi(\cdot) p(\text{night+hour+team+cover2-4+cover4-8})$	246.00	13.72	0.000	13
$\psi(\text{D.forest.border+rege}) p(\text{team})$	248.72	16.44	0.000	11
$\psi(\text{D.forest.border+rege}) p(\text{date})$	250.79	18.51	0.000	5
$\psi(\text{full}) p(\text{full})$	255.44	23.17	0.000	25
$\psi(\cdot) p(\text{night+hour})$	257.95	25.67	0.000	4
$\psi(\cdot) p(\cdot)$	264.64	32.36	0.000	2

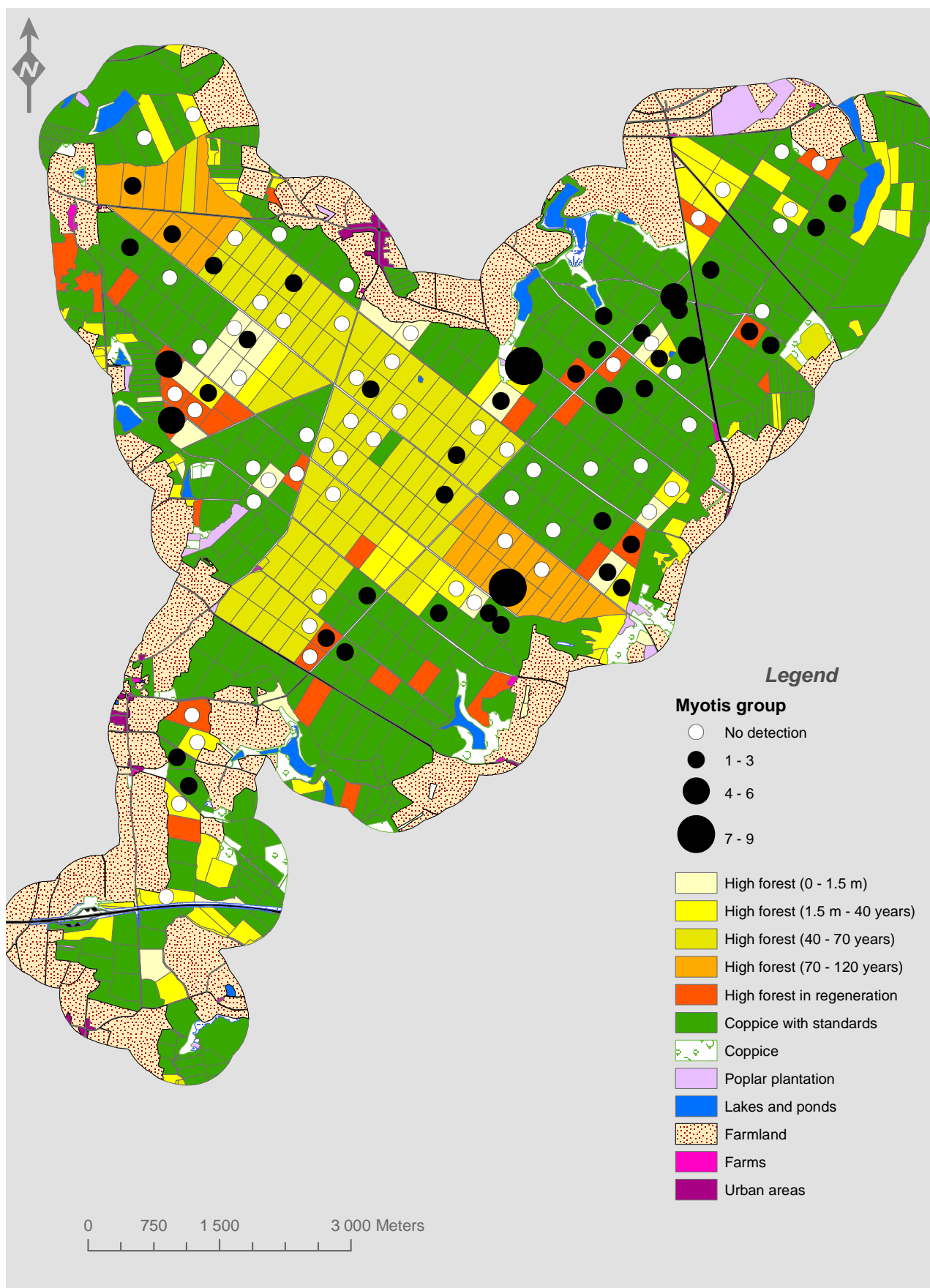


Fig. 1: Map of the records of the *Myotis* group among the 101 bat point counts.

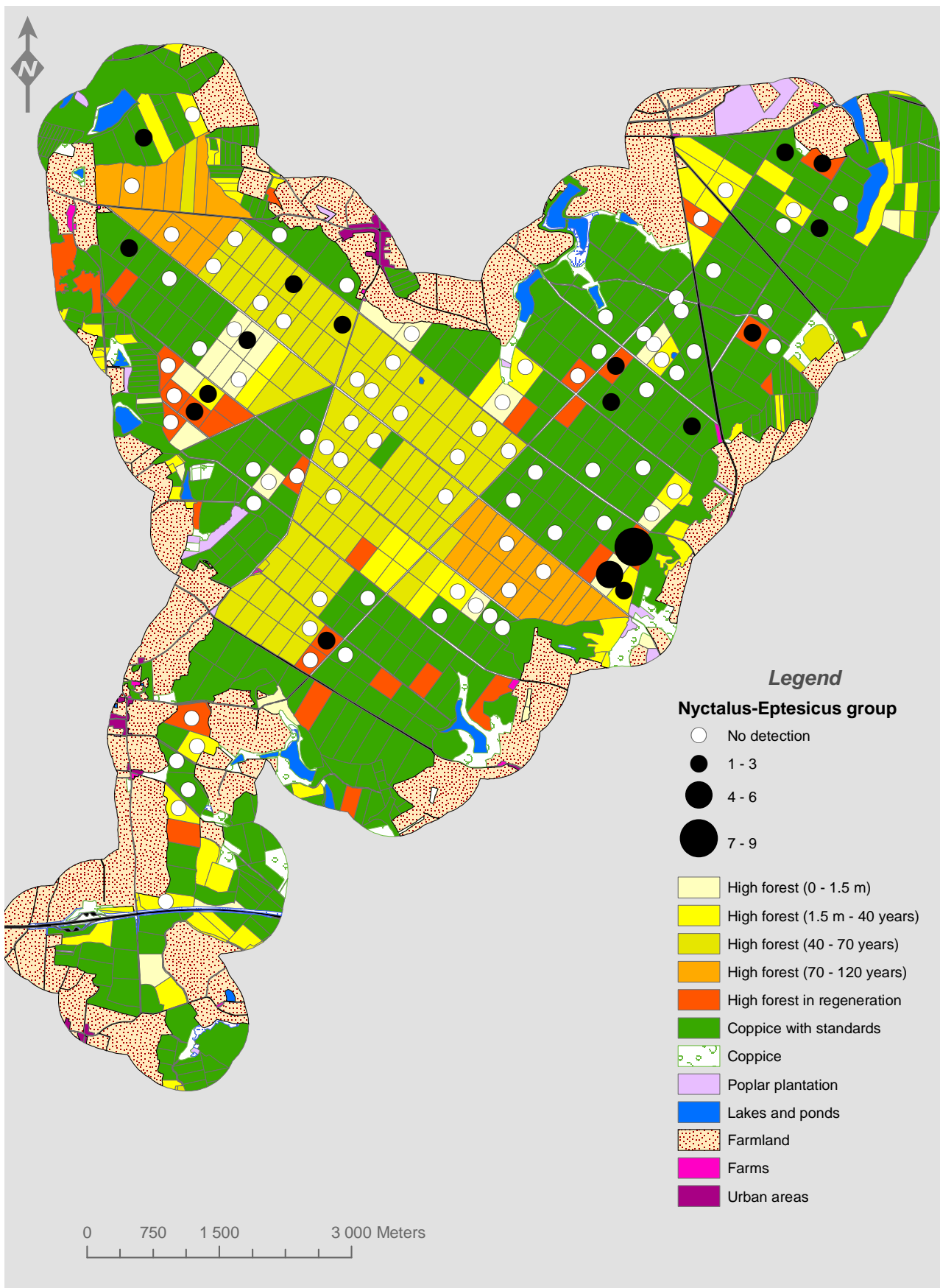


Fig. 2: Map of the records of the *Nyctalus-Eptesicus* group among the 101 bat point counts.

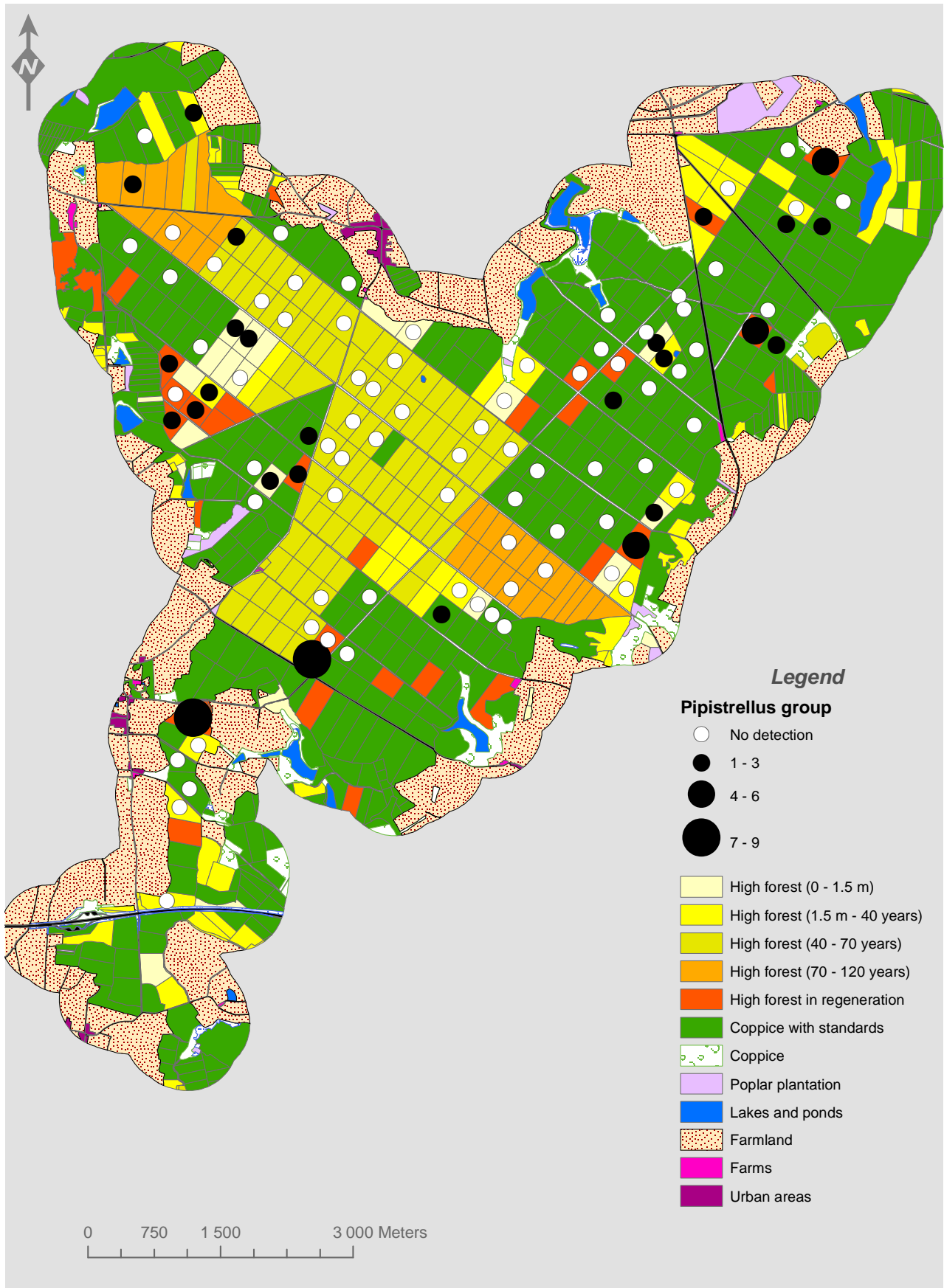


Fig. 3: Map of the records of the *Pipistrellus* group among the 101 bat point counts.

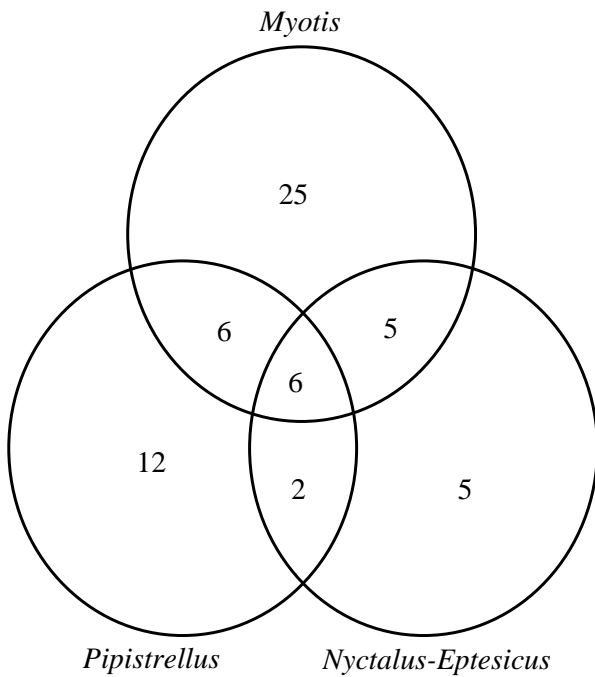


Fig. 4: Co-occurrences of the three bat groups among the 101 bat point counts.

overdispersion in the *Pipistrellus* group data was not significant (median \hat{c} = 1.4224, GOF test = 61.01, P = 0.12), we preferred to adjust the data with $c = \hat{c}$ and to rank our models with QAICc (Table 4). As for the *Nyctalus-Eptesicus* group, the probability of detecting the group varied with the team (Table 5, Fig. 7). In addition, it was lower for counts carried out later during the night and when the vegetation between 2 and 4 m was denser. However, bat detectability was higher for points with a dense vegetation layer between 4 and 8 m. The occupancy rate for the *Pipistrellus* group varied between the two nights of the survey. It increased with area under regeneration around the point and with the density of the vegetation cover between 2 and 4 m but decreased with the density of the vegetation cover between 4 and 8 m.

DISCUSSION

Sampling biases

Analyses revealed that a number of factors affected the probability of detecting the *Nyctalus-Eptesicus* and *Pipistrellus* groups. This may also have happened for the *Myotis* group but the full model's significant lack of fit seriously limited our ability to select complex models. The teams differed in their capacity to detect *Nyctalus-Eptesicus* and *Pipistrellus* bats, the probability of recording the group when present ranging from nearly 0 to a low maximum value of 0.5 (Fig. 6 & 7). To our knowledge, this finding is the first evidence of an observer

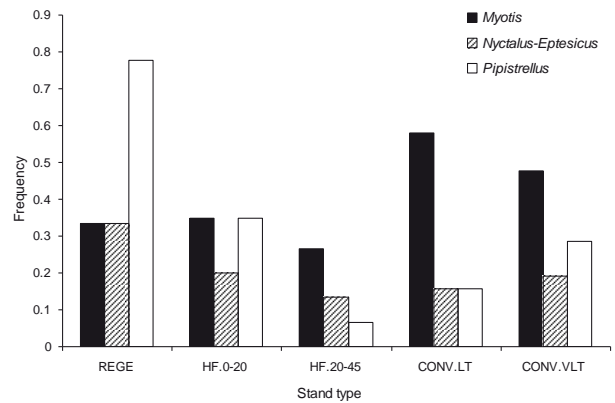


Fig. 5: Frequency of occurrence of the three bat groups studied depending on stand type at the point (REGE regeneration stand, n=9; HF.0-20 high forest stand less than 20 years after the regeneration cut, n=20; HF.20-45 high forest 20 to 45 year old, n=15; CONV.LT stand being converted into high forest dominated by large trees DBH < 67.5 cm, n=19; CONV.VLT stand being converted into high forest dominated by very large trees DBH > 67.5 cm, n=21).

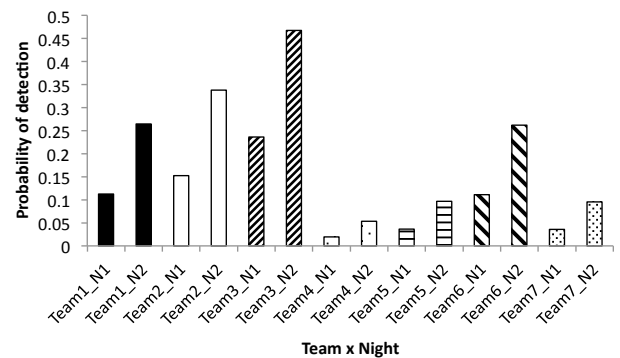


Fig. 6: Detection probability for the *Nyctalus-Eptesicus* group depending on team and night.

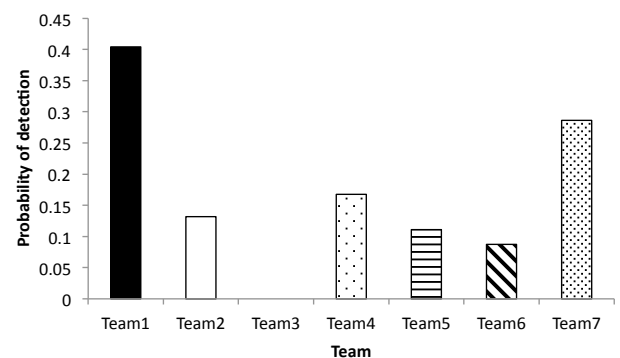


Fig. 7: Detection probability for the *Pipistrellus* group depending on team (estimated from Presence incorporating additional covariates influencing the probability, see Table 5).

Table 3: Estimates of the best model for the *Nyctalus-Eptesicus* group.

Prob.	Variable	Effect (SE)
ψ	intercept	-0.915 (2.858)
	D.forest.border	-1.028 (2.113)
	rege	1.188 (2.216)
p	intercept	-17.331 (4.462)
	night	-2.861 (3.232)
	team1	14.783 (1.560)
	team2	17.475 (1.628)
	team3	17.166 (0.860)
	team4	13.821 (0.940)
	team5	18.726 (2.097)
	team6	17.831 (1.555)
team7	16.960 (2.527)	

Table 5: Estimates of the best model for the *Pipistrellus* group.

Prob.	Variable	Effect (SE)
ψ	intercept	0.107 (0.903)
	night	1.946 (0.807)
	rege	1.626 (0.589)
	cover2-4	5.542 (3.119)
	cover4-8	-3.058 (1.947)
p	intercept	-0.239 (0.625)
	hour	-0.375 (0.178)
	team1	-1.182 (0.788)
	team2	-3.157 (0.819)
	team3	-22.715 (125400)
	team4	-3.038 (0.783)
	team5	-2.536 (0.747)
	team6	-2.965 (0.806)
	team7	0.050 (0.957)
	cover2-4	-3.924 (0.838)
	cover4-8	1.288 (0.487)

Table 4: Model comparison for the *Pipistrellus* group. Models are ordered by QAICc. w: Akaike weight, K: number of model parameters.

Model	QAICc	Δ QAICc	w	K
$\psi(\text{night+ rege+cover2-4+cover4-8}) p(\text{hour+team+cover2-4+cover4-8})$	271.64	0	0.326	16
$\psi(\text{night+ rege+cover2-4+cover4-8}) p(\text{team+cover2-4+cover4-8})$	272.13	0.49	0.255	15
$\psi(\text{night+rege+cover2-4+cover4-8}) p(\text{hour+team+cover2-4})$	273.86	2.22	0.107	15
$\psi(\text{night+rege+cover2-4}) p(\text{hour+team+cover2+cover4-8})$	274.20	2.56	0.091	15
$\psi(\text{night+rege+cover2-4+cover4-8}) p(\text{full})$	274.30	2.66	0.086	17
$\psi(\text{night+rege+cover4-8}) p(\text{hour+team+cover2-4+cover4-8})$	276.15	4.51	0.034	15
$\psi(\text{night+dist.aqua+rege+cover2-4+cover4-8}) p(\text{full})$	276.47	4.84	0.029	18
$\psi(\text{rege+cover2-4+cover4-8}) p(\text{full})$	276.54	4.90	0.028	16
$\psi(\text{night+rege+cover2-4}) p(\text{full})$	276.69	5.05	0.026	16
$\psi(\text{night+rege+cover4-8}) p(\text{full})$	278.63	6.99	0.010	16
$\psi(\text{night+rege+cover2-4+cover4-8}) p(\text{hour+cover2-4+cover4-8})$	280.29	8.65	0.004	9
$\psi(\text{night+D.water+VYF+YF+MF+rege+cover2-4+cover4-8}) p(\text{full})$	281.59	9.95	0.002	21
$\psi(\text{night+hour+D.water+VYF+YF+MF+rege+cover2-4+cover4-8}) p(\text{full})$	284.81	13.17	0.000	22
$\psi(\text{night+rege+cover2-4+cover4-8}) p(\text{hour+team})$	284.97	13.34	0.000	14
$\psi(\text{night+rege+cover2-4+cover4-8}) p(\text{hour+team+cover4-8})$	286.60	14.96	0.000	15
$\psi(\text{full}) p(\text{full})$	288.62	16.99	0.000	25
$\psi(.) p(\text{hour})$	290.61	18.98	0.000	3
$\psi(.) p(\text{team})$	290.88	19.24	0.000	9
$\psi(.) p(\text{cover2-4})$	294.18	22.55	0.000	3
$\psi(.) p(\text{cover4-8})$	297.99	26.36	0.000	3
$\psi(\text{hour}) p(.)$	298.05	26.42	0.000	3
$\psi(\text{date}) p(.)$	298.93	27.30	0.000	3
$\psi(.) p(.)$	299.17	27.53	0.000	2
$\psi(.) p(\text{night})$	300.57	28.94	0.000	3
$\psi(\text{D.forest.border}) p(.)$	300.68	29.05	0.000	3
$\psi(\text{height}) p(.)$	300.91	29.28	0.000	3
$\psi(\text{G}) p(.)$	300.95	29.32	0.000	3

effect for bat point counts, even though this was expected and the phenomenon is well-known for bird point counts (KENDALL *et al.*, 1996). Experience certainly plays a role in the ability to detect and identify each group, especially when only a few calls are recorded. Our findings strongly speak in favour of conducting longer counts than the 10 min used in our study.

Night and time of the count also had an influence on the probability of detecting bats, confirming the observations by HAYES (1997) and CELUCH & KROPIL (2008). *Pipistrellus* species were more frequently recorded at dusk than later on: these species may be recorded within stands mostly when they leave their roost to forage in regeneration stands, gaps or along forest roads. It follows that careful consideration of date and time is necessary when planning a bat survey, i.e. avoiding sampling contrasted areas on different days.

Finally, vegetation cover may have complex effects on species detectability, depending on the group of bats and the vegetation layer considered. For example, a dense vegetation layer may limit the range of echolocation calls, as we found for the *Pipistrellus* group, but on the other hand, bats probably adapt their echolocation calls to a denser environment (KALKO & SCHNITZLER, 1993). The proportion of unidentifiable calls is also known to increase with forest canopy (FORD *et al.*, 2005), leading to potential bias in occupancy rate estimates between cluttered and uncluttered habitats if imperfect detectability is ignored.

Habitat selection

Despite the relatively short duration of the counts (10 min), the frequency of occurrence was relatively high for the three groups of bats, in particular for the *Myotis* species which were present in almost 45% of the counts. The species from the genus *Nyctalus*, *Eptesicus* and *Pipistrellus* are known to be more reluctant to enter cluttered habitats (KAŃUCH *et al.*, 2006), yet they were recorded in 30% of the mature stands, indicating that they are not strictly forest-edge species. A number of variables were found to influence the occupancy rate of the three groups of bats. All three groups of bats were least frequently recorded in young high forest stands (Fig. 5), a pattern also recorded in North America (ERICKSON & WEST, 2003; but see GRINDAL & BRIGHAM, 1999). Most bat species in forests forage below, within and above the canopy, and for a number of species, the activity is highest above the canopy (KALCOUNIS *et al.*, 1999; MENZEL *et al.*, 2005). As bat activity above the canopy is not adequately monitored from the ground (FORD *et al.*, 2005; MENZEL *et al.*, 2005) and despite our effort to account for such potential detectability bias among stand types, complementary surveys above the canopy are needed to ensure that the lower activity below the canopy in young stands really reflects a lower usage of

these stands. Yet, previous studies comparing bat activity at different heights in forest stands have shown that bat activity is more spatially homogeneous above the canopy than below, suggesting that, in our case, counts above the canopy would probably not question the importance of mature stands for bats (KALCOUNIS *et al.*, 1999; MENZEL *et al.*, 2005).

Although loosely supported by our statistical analyses, the *Myotis* group appeared to feed preferentially in mature stands (Fig. 5), in accordance with the European (KAŃUCH *et al.*, 2006; SMITH & RACEY, 2008) and North-American literature (CRAMPTON & BARCLAY, 1998). The dense cover of the lower vertical layers in young forests is probably detrimental to the foraging efficiency of *Myotis spp.* Indeed, a Canadian study reported a lower-than-control foraging activity of *Myotis spp.* in plots where the cover of the lower vegetation stratum had been artificially increased without changing the prey availability (BRIGHAM *et al.*, 1997). We should note however that in our case, the occupation rate of the *Myotis* group was not related (negatively) to the cover of lower vegetation strata, nor (positively) to the area of regeneration stands: *Myotis* bats may not simply need space free of vegetation above ground to forage but would be advantaged by a structural diversity of the stands (ERICKSON & WEST, 2003). An alternative explanation for the preference for mature stands is that *Myotis* may preferentially forage close to their roosting places (JUNG *et al.*, 1999), so that the foraging preference for mature stands may actually reflect greater roosting site availability in these stands, rather than more abundant food resources. Finally, the lack of strong effect of mature stands on the species-rich *Myotis* group may potentially hide contrasted species-specific responses to stand age.

Regeneration stands were used preferentially by both the *Nyctalus-Eptesicus* and *Pipistrellus* groups (Fig. 5), possibly because these species need open space to feed on flying insects (RIEGER & NAGEL, 2007). Indeed, the *Pipistrellus* species seemed to avoid areas with a dense overstory (4–8 m in height). However, they appreciated areas with a dense understory (2–4 m in height), where they may have been feeding on insects escaping from the herbaceous and shrubby layers.

ERICKSON & WEST (2003) failed to find any effect of various landscape features on bat activity in North America. In our study, variations in the occupancy rates were mostly explained by local and stand features, possibly indicating little scale effects on food resources in large forests. Contrary to our expectation, none of the three bat groups could be considered as forest-core, i.e. being more frequent deeper into the forest. This result naturally does not necessarily imply that there were no forest-core bat species in our sample. The only evidence for an effect at the landscape scale (larger than the stand scale) was the apparent reluctance of the *Nyctalus-Eptesicus* group to penetrate deeply into the forest, i.e. to behave as forest-edge species. These species are

specialists of linear landscape elements and generally avoid foraging in foliage (VERBOOM & HUITEMA, 1997). Our study demonstrates that these species are not restricted to forest borders but forage also within forests, although they may not penetrate far. Interestingly, the *Pipistrellus* species were not more frequently detected at the margins of the forests than in the interior. Yet, as they often roost and feed in urban areas, they are generally considered open habitat species. Our study demonstrates that, even if they seem to preferentially feed in open forest stands, they are also true forest species. In addition, most of the bats detected were foraging and it should be remembered that roosting places may be quite different from foraging places. The fact that *Nyctalus-Eptesicus* and *Pipistrellus* species appeared less frequently in mature forest stands than in regeneration ones should not be interpreted as a negligible ecological role of mature stands. On the contrary, RUCZYNSKI & BOGDANOWICZ (2005) have emphasized the importance of such habitats for these species as roosting and breeding sites, and in our study, both bat groups were regularly found foraging in such stands.

CONCLUSIONS

Despite some obvious limitations in our study (short duration of the study, grouping of bat species based on their echolocation calls rather than on their ecological requirements, no survey of bat activity above the canopy), our results at the scale of a large forest are coherent with what is known about the ecology of these bat species (e.g. RIEGER & NAGEL, 2007). Our study points to the fact that:

- it is necessary to account for imperfect detection when using bat detectors to study bats' ecology. In practice, this means adopting replicated schemes, either by splitting counts into consecutive short periods of time or by repeating visits on different days. Counts over 10 min seem preferable in temperate forests,
- long rotations and natural regeneration (rather than plantations) are management practices beneficial to bats in managed forests, even for forest-edge species. As bat activity is correlated to the invertebrate abundance (O'DONNELL, 2000; KUSCH *et al.*, 2004), such recommendations are likely to be beneficial to biodiversity as a whole.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank all the field participants: J.-P. Barbier, F. Basset, I. Bassi, B. Bocquet, C. Coutiéras, B. Devaux, P. Favre, P. Gathelier, J.-C. Gattus, T. Gautrot, R.-M. Gonzalez, B. Guérin, D. Guicheteau, C. Lebihan, G. Le Reste, S. Laguet, G. Landais, J.-C. Louis, F. Loustalot-Forest, P. Maillet, F. Malgouyères, E. Massardier, B. Mous,

S. Paillard and J.-C. Raynaud (in particular F. Malgouyères and P. Gathelier for the logistical support).

REFERENCES

- AHLÉN, I. & H.J. BAAGØE. 1999. Use of ultrasound detectors for bat studies in Europe: experiences from field identification, surveys, and monitoring. *Acta Chiropterologica* 1(2): 137-150.
- ANDERSON, D.R., K.P. BURNHAM & W.L. THOMPSON. 2000. Null hypothesis testing: Problems, prevalence, and an alternative. *Journal of Wildlife Management* 64: 912-923.
- ARLETTAZ, R. 1996. Feeding behaviour and foraging strategy of free-living mouse-eared bats, *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Animal Behaviour* 51(1): 1-11.
- BOONMAN, A.M. 1996. Monitoring bats on their hunting grounds. *Myotis* 34: 17-25.
- BOYLES, J.G. & D.P. AUBREY. 2006. Managing forests with prescribed fire: implications for a cavity-dwelling bat species. *Forest Ecology and Management* 222: 108-115.
- BRIGHTON, R.M., S.D. GRINDAL, M.C. FIRMAN & J.L. MORISSETTE. 1997. The influence of structural clutter on activity patterns of insectivorous bats. *Canadian Journal of Zoology* 75: 131-136.
- BROOKS, R.T. 2009. Habitat-associated and temporal patterns of bat activity in a diverse forest landscape of southern New England, USA. *Biodiversity and Conservation* 18(3): 529-545.
- BURNHAM, K.P. & D.R. ANDERSON. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, 2nd ed. Springer-Verlag, New York.
- CELUCH, M. & P. KANUCH. 2004. Foraging and flight activity of bats in beech-oak forests (Western Carpathians). *Folia Oecologica* 31(1): 8-16.
- CELUCH, M. & R. KROPIL. 2008. Bats in a Carpathian beech-oak forest (Central Europe): habitat use, foraging assemblages and activity patterns. *Folia Zoologica* 57(4): 358-372.
- COOCH, E. & G. WHITE. 2007. *Program Mark. A gentle introduction*, 6th ed.
- CRAMPTON, L.H. & R.M.R. BARCLAY. 1998. Selection of roosting and foraging habitat by bats in different-aged aspen mixedwood stands. *Conservation Biology* 12: 1347-1358.
- DE JONG, J. & I. AHLÉN. 1992. Factors affecting the distribution pattern of bats in Uppland, Central Sweden. *Holarctic Ecology* 14(2): 92-96.
- DUCHAMP, J.E., M. YATES, R.M. MUZIKA & R.K. SWIHART. 2006. Estimating probabilities of detection for bat echolocation calls: an application of the double-observer method. *Wilson Society Bulletin* 34(2): 408-412.
- EKMAN, M. & J. DE JONG. 1996. Local patterns of distribution and resource utilization of four bat species (*Myotis brandti*, *Eptesicus nilssoni*, *Plecotus auritus* and *Pipistrellus pipistrellus*) in patchy and continuous environments. *Journal of Zoology* 238: 571-580.
- ERICKSON, J.L. & S. WEST. 2003. Associations of bats with local structure and landscape features of forested stands in western Oregon and Washington. *Biological Conservation* 109(1): 95-102.
- FORD, W.M., M.A. MENZEL, J.L. RODRIGUE, J.M. MENZEL & J.B. JOHNSON. 2005. Relating bat species presence to

- simple habitat measures in a central Appalachian forest. *Biological Conservation* 126: 528-539.
- GRINDAL, S.D. & R.M. BRIGHAM. 1998. Short-term effects of small-scale habitat disturbance on activity by insectivorous bats. *Journal of Wildlife Management* 62: 996-1003.
- GRINDAL, S.D. & R.M. BRIGHAM. 1999. Impacts of forest harvesting on habitat use by foraging insectivorous bats at different spatial scales. *Ecoscience* 6(1): 25-34.
- GRINDAL, S.D., J.L. MORISSETTE & R.M. BRIGHAM. 1999. Concentration of bat activity in riparian habitats over an elevational gradient. *Canadian Journal of Zoology* 77: 972-977.
- HAYES, J.P. 1997. Temporal variation in activity of bats and the design of echolocation-monitoring studies. *Journal of Mammalogy* 78: 514-524.
- HINES, J. 2006. *PRESENCE version 2.0*. United States Geological Survey, Patuxent Wildlife Research Center, Laurel Maryland, USA.
- JENNESS, J. 2004. *Nearest features (nearfeat.avx) extension for ArcView 3.x, v. 3.8a*. Jenness Enterprises. Available at: http://www.jennessent.com/arcview/nearest_features.htm.
- JOHANSSON, M. & J. DE JONG. 1996. Bat species diversity in a lake archipelago in central Sweden. *Biodiversity and Conservation* 5: 1221-1229.
- JUNG, T.S., I.D. THOMPSON, R.D. TITMAN & A.P. APPLEJOHN. 1999. Habitat selection by forest bats in relation to mixed-wood stand types and structure in central Ontario. *Journal of Wildlife Management* 63(4): 1306-1319.
- KALCOUNIS, M.C., K.A. HOBSON, R.M. BRIGHAM & K.R. HECKER. 1999. Bat activity in the boreal forest: Importance of stand type and vertical strata. *Journal of Mammalogy* 80(2): 673-682.
- KALCOUNIS-RÜPPELL, M.C., J.M. PSYLLAKIS & R.M. BRIGHAM. 2005. Tree roost selection by bats: an empirical synthesis using meta-analysis. *Wildlife Society Bulletin* 33: 1123-1132.
- KALKO, E.K.V. & H.U. SCHNITZLER. 1993. Plasticity in echolocation signals of European pipistrelle bats in search flight: implications for habitat use and prey detection. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33(6): 415-428.
- KAŇUCH, P., Š. DANKO, M. CELUCH, A. KRIŠTÍNA, P. PJENČÁK, Š. MATIS & J. ŠMÍDT. 2006. Relating bat species presence to habitat features in natural forests of Slovakia (Central Europe). *Mammal Biology* 73(2): 147-155.
- KENDALL, W.L., B.G. PETERJOHN & J.R. SAUER. 1996. First-time observer effects in the North American Breeding Bird Survey. *Auk* 113: 823-829.
- KUNZ, T.H. & L.F. LUMSDEN. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. In: KUNZ, T.H. & M.B. FENTON (eds), *Bat ecology*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 3-89.
- KUSCH, J., C. WEBER, S. IDELBERGER & T. KOOB. 2004. Foraging habitat preferences of bats in relation to food supply and spatial vegetation structures in a western European low mountain range forest. *Folia Zoologica* 53(2): 113-128.
- MACKENZIE, D.I. & L.L. BAILEY. 2004. Assessing the fit of site occupancy models. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics* 9: 300-318.
- MACKENZIE, D.I., J.D. NICHOLS, G.B. LACHMAN, S. DROEGE, J.A. ROYLE & C.A. LANGTIMM. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83: 2248-2255.
- MAYLE, B.A. 1990. A biological basis for bat conservation in British woodlands - a review. *Mammal Review* 20: 159-195.
- MENZEL, J.M., M.A. MENZEL JR, J.C. KILGO, W.M. FORD, J.W. EDWARDS & G.F. MCCracken. 2005. Effect of habitat and foraging height on bat activity in the coastal Plain of South Carolina. *Journal of Wildlife Management* 69(1): 235-245.
- O'DONNELL, C.F.J. 2000. Influence of season, habitat, temperature, and invertebrate availability on nocturnal activity of the New Zealand Long-tailed Bat (*Chalinolobus tuberculatus*). *New-Zealand Journal of Zoology* 27: 207-221.
- RIEGER, I. & P. NAGEL. 2007. Vertical stratification of bat activity in a deciduous forest. In: UNTERSEHER, M., W. MORAWETZ, S. KLOTZ & E. ARNDT (eds), *The canopy of a temperate floodplain forest - Results from five years of research at the Leipzig Canopy Crane*. University of Leipzig, Leipzig, pp. 141-149.
- RUCZYNSKI, I. & W. BOGDANOWICZ. 2005. Roost cavity selection by *Nyctalus noctula* and *N. leisleri* (Vespertilionidae, Chiroptera) in Bialowieza Primeval Forest, Eastern Poland. *Journal of Mammalogy* 86: 921-930.
- SMITH, P.G. & P.A. RACEY. 2008. Natterer's bats prefer foraging in broad-leaved woodlands and river corridors. *Journal of Zoology* 275: 314-322.
- TYRE, A.J., B. TENHUMBERG, S.A. FIELD, D. NIEJALKE, K. PARRIS & H.P. POSSINGHAM. 2003. Improving precision and reducing bias in biological surveys: estimating false-negative error rates. *Ecological Applications* 13: 1790-1801.
- VAUGHAN, N. 1997. The diets of British bats (Chiroptera). *Mammal Review* 27(2): 77-94.
- VERBOOM, B. & H. HUITEMA. 1997. The importance of linear landscape elements for the pipistrelle *Pipistrellus pipistrellus* and the serotine bat *Eptesicus serotinus*. *Landscape Ecology* 12: 117-125.
- WALSH, A.L. & S. HARRIS. 1996a. Factors determining the abundance of vespertilionid bats in Britain: geographical, land class and local habitat relationships. *Journal of Applied Ecology* 33: 519-529.
- WALSH, A.L. & S. HARRIS. 1996b. Foraging habitat preference of vespertilionid bats in Britain. *Journal of Applied Ecology* 33: 508-518.

Manuscrit soumis le 8 novembre 2011

Accepté le 27 mars 2012

Bioévaluation des peuplements de Mélèze commun (*Larix decidua*) dans le Parc National du Mercantour, par l'étude des chiroptères en activité de chasse

Michel Barataud¹, Daniel Demontoux², Philippe Favre³, Sylvie Giosa⁴ & Jimmy Grandadam⁵

¹ Colombeix, F-23400 Saint-Amand-Jartoudeix, France ; michel.barataud1@orange.fr

² F-06470 Entraunes, France ; daniel.demontoux@mercantour-parcnational.fr

³ Maison forestière des Itardes, F-04700 Le Castellet, France ; philippe.favre@onf.fr

⁴ Colombeix, F-23400 Saint-Amand-Jartoudeix, France ; sylvie.giosa@laposte.net

⁵ Rue Erckmann Chatrian 11, F-54000 Nancy, France ; jimmy.grandadam@gmail.com

Abstract: Hunting activity of bats in *Larix decidua* forests of Mercantour National Park (French Alps). Little is known about bat communities in mountain habitats. Between 2004 and 2009 we surveyed bat species using bat detectors in Larch (*Larix decidua*) woodlands in the Mercantour National Park, in the Southern French Alps, at elevations ranging from 1800 to 2200 m. Our results show that the overall species richness is high, with 21 species identified, and that contact frequency is similar to that found in some low-altitude woodland habitats, with 63.4 contacts per hour. The comparison of contact frequency between bat species and/or between woodland habitats shows that activity is, on the whole, greater in old-growth larch woods with Rhododendron understory, but that different ecological guilds of bats show divergent preferences for some habitat characteristics. We discuss whether the surveyed bat populations are resident or not. Not only do the results of this study shed new light on the ecology of bats at high altitude, but they also allow for recommendations to be made on the management of mountain habitats for bats.

Keywords: Acoustic survey, mountain forests, Chiroptera, Parc National du Mercantour, France.

INTRODUCTION

Les chiroptères forment un groupe diversifié d'espèces au régime insectivore plus ou moins spécialisé. Diverses adaptations les conduisent à se répartir les différentes strates aériennes et structures d'habitats au sein d'un paysage. Etant situés en haut de la chaîne alimentaire, ils constituent de remarquables indicateurs de la diversité biologique (entomofaune, avec plantes-hôtes et prédateurs associés). Le nombre et la nature des espèces de chiroptères en un lieu donné, associés à un indice mesurant leur activité de chasse, permettent un diagnostic ponctuel concernant l'intérêt des écosystèmes visités pour la biomasse concernée. La difficulté d'étudier l'activité des chiroptères (espèces petites, nocturnes, volantes et inaudibles) est aujourd'hui atténuée par la mise au point d'une technique de détection des ultrasons émis par les individus en vol associée à une méthode d'identification acoustique des espèces et de leur type d'activité. Il est donc désormais possible, moyennant un protocole adapté, de mettre en évidence le niveau d'activité des différentes espèces tout au long de la saison de chasse dans plusieurs types d'habitats. Les résultats permettent de hiérarchiser les paramètres influençant la fréquentation des milieux par les chauves-souris (AHLÉN

& BAAGØE, 1999 ; BARATAUD, 1999 ; BOONMAN, 1996 ; DE JONG, 1995 ; HAYES, 1997 ; MOESCHLER & BLANT, 1990 ; VAUGHAN *et al.*, 1997 ; WALSH & MAYLE, 1991). Le Parc National du Mercantour est situé à l'extrême sud occidental de l'arc alpin, dans les départements français des Alpes de Haute-Provence et des Alpes Maritimes. Il couvre une superficie de 214 720 ha, dont 68 450 en zone centrale, et s'étend sur sept vallées : la Roya, la Bévère, la Haute-Vésubie, la Tinée, le Haut Verdon, la Haute Ubaye et la Haute Vallée du Var-Cians, passant d'une altitude minimale de 490 m à des sommets de plus de 3000 m. Le Parc présente une très grande diversité écologique et constitue un carrefour biogéographique ; une partie de cette diversité est le fruit de la rencontre de trois influences climatiques : climat méditerranéen de type provençal, climat de montagne, climat méditerranéen de type ligurien. Près de 30% de la surface du cœur du Parc est forestier, avec une grande variété d'essences feuillues et résineuses, ce qui est remarquable pour un parc de haute montagne. Le Mélèze commun *Larix decidua* est fortement représenté, avec des boisements couvrant 37 000 ha sur l'ensemble du Parc, dont 11 000 ha dans la zone cœur (Fig. 1). De rares stations de mélézins anciens relictuels (Sestrière, Bachelard) subsistent, ayant survécu aux vastes déboisements agropastoraux du XIX^e

siècle. Aussi, les reboisements RTM (Restauration des Terrains de Montagne) effectués entre la fin du XIX^e et le début du XX^e siècle sont majoritaires en surface dans le Parc National, les peuplements anciens ayant de plus été régulièrement exploités et les arbres les plus âgés supprimés.

OBJECTIFS

Les mélézins d'altitude (1800-2200 m) constituent un habitat forestier remarquable du massif du Mercantour, certains peuplements étant âgés de 350 à plus de 500 ans. Ainsi, le Parc National du Mercantour est fortement demandeur d'expertises sur la richesse biologique et l'état de protection de ce type de milieu, dans l'objectif d'appliquer une gestion conservatoire adaptée. La valeur trophique du mélézin pour les chiroptères en chasse avait déjà été mise en évidence lors d'inventaires au détecteur d'ultrasons menés dans la zone centrale du Parc du Mercantour entre 1993 et 2000 (BARATAUD, 2005b), mais la variabilité intra peuplements de cette capacité d'accueil – en fonction des différences stationnelles,

structurales, et liées aux usages agricoles et forestiers – restait inconnue. Le but de cette étude commandée par le PN Mercantour est donc, en retenant les chiroptères en chasse comme indicateurs, de recueillir les données nécessaires à une meilleure connaissance de la biodiversité dans différents peuplements de Mélézes, afin de les comparer entre eux. Les mélézins s'inscrivant dans une dynamique de succession naturelle les amenant peu à peu vers la cembraie, il a semblé important, notamment dans le contexte particulier de la gestion d'une zone située au cœur d'un parc national, de prendre en compte les peuplements mixtes Mélèze-Pin cembro. Plusieurs variables de sous-types forestiers ont été retenues, pouvant expliquer théoriquement les différences potentielles d'abondance d'activité des chiroptères. Les 22 espèces fréquentant la zone d'étude n'ayant pas les mêmes degrés d'exigences dans la spécialisation à l'habitat forestier, l'identification spécifique peut permettre une interprétation plus fine des différences entre types de peuplements. Les résultats peuvent enfin fournir des orientations pour une gestion optimale de ces habitats, visant à maintenir, voire augmenter leur valeur biologique, et à rendre cette dernière la plus constante

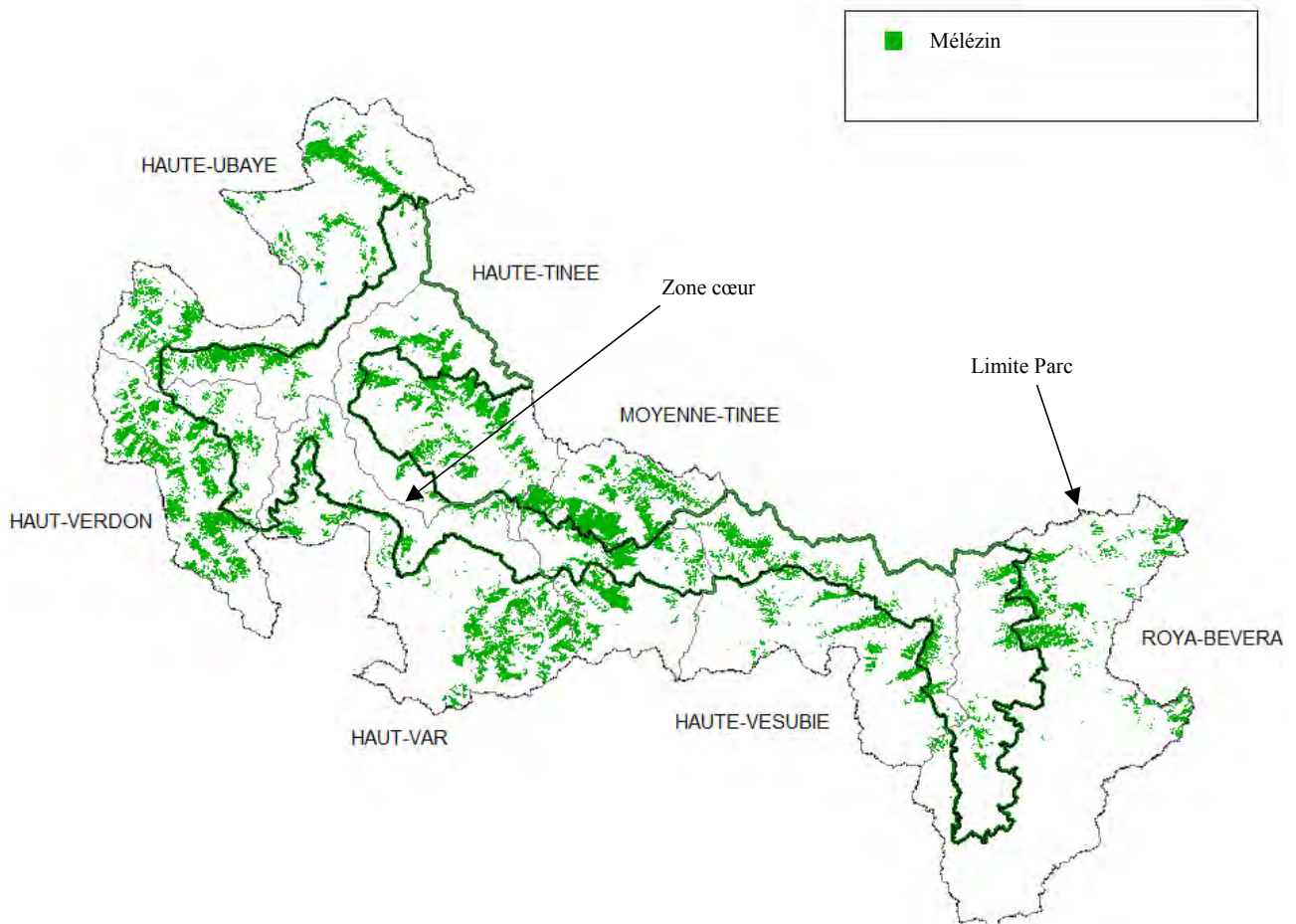


Fig. 1 : Répartition du mélézin dans le PN Mercantour.

possible à l'échelle d'un massif, sur une période de temps maximale.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Le matériel utilisé optimise les possibilités actuelles d'étude, en combinant les avantages de l'analyse auditive sur le terrain, et de l'analyse informatique postérieure : détecteurs hétérodyne / expansion de temps Pettersson D980 et D1000X, associés au logiciel BatSound (Pettersson Elektronik AB ; Suède).

Les séances d'écoute débutent dès le crépuscule (on retient l'heure moyenne du premier contact à une période donnée de la saison) et se déroulent à poste fixe. Le temps d'écoute est divisé en tranches de cinq minutes, à l'intérieur desquelles sont notés les contacts acoustiques et les informations s'y rattachant.

Les résultats quantitatifs expriment une mesure de l'activité et non une abondance de chauves-souris : un même individu chassant en aller et retour peut être noté plusieurs fois. La problématique est donc bien ici de mesurer et comparer l'attractivité des peuplements de Mélèzes pour les chiroptères à travers leur activité de chasse et non leur nombre d'individus.

Les méthodes de quantification de l'activité obéissent souvent prioritairement aux exigences des traitements statistiques ; elles doivent aussi tenir compte des biais liés à la collecte de l'information (qualité des microphones par exemple) ; enfin elles doivent s'efforcer de restituer au mieux la réalité de la pression d'utilisation de l'habitat par les chiroptères en activité nocturne, *via* leurs émissions acoustiques : un contact furtif dure environ cinq secondes, mais souvent l'individu émetteur reste audible en continu durant plusieurs minutes, et il serait fallacieux de donner la même valeur à deux séquences sonores durant respectivement 2 et 130 secondes. Les caractéristiques de l'unité de quantification de l'activité sont donc primordiales dans l'interprétation des résultats. De nombreuses études sur le continent américain appliquent la méthode de « site occupancy », dominée par des objectifs de traitements statistiques : simple probabilité de détection binaire (présence ou absence) sur des pas de temps très importants, allant de l'heure à la soirée d'enregistrement (MC KENZIE *et al.*, 2002). A l'opposé d'autres études opèrent une comptabilité des signaux (GORRESEN *et al.*, 2008), fastidieuse et trop sensible aux différences de sensibilité entre microphones. Beaucoup d'études en Europe définissent un contact comme l'occurrence d'une espèce pour chaque tranche de cinq secondes d'écoute (correspondant à la durée moyenne d'une séquence sonar) multipliée par le nombre d'individus entendus en simultanément (discernable en hétérodyne jusqu'à cinq individus maximum grâce aux différences individuelles de rythme, et de fréquence pour les signaux à composante QFC). Cette dernière méthode, utilisée dans la présente étude, a l'avantage



Photo 1 : Vieux Mélèze âgé de 700 ans environ dans le vallon de Sestrière.

de mettre en évidence à la fois des variations fines de l'activité instantanée et des variations de grandes amplitudes sur le long terme (BARATAUD, 2012) ; elle est cependant sensible aux variations de caractéristiques des détecteurs (Haquart, comm. pers.) et nécessite donc une harmonisation du matériel utilisé.

Le type d'activité est précisé : chasse (présence de phase de capture ou d'un rythme typique de recherche de proies), transit (rythme témoignant d'une recherche passive d'obstacles sur un long trajet linéaire) ou social (cris sociaux de types territoriaux ou nuptiaux). Ce paramètre qualitatif permet de pondérer les biais liés au simple calcul du temps d'utilisation d'un habitat par un chiroptère, comme dans les études de radio pistage où le type d'activité de l'animal reste largement inconnu.

Les contacts, selon le comportement acoustique plus ou moins discriminant de l'animal, et la qualité de réception (durée, intensité), sont attribués à une espèce, un genre, un groupe d'espèces ou à un chiroptère indéterminé. Dans la mesure du possible, les contacts sont identifiés instantanément ; pour les plus complexes, ils sont enregistrés et identifiés ultérieurement par analyses auditive et informatique combinées. L'identification est réalisée selon la méthode d'identification acoustique des chiroptères développée en France depuis 1988 (BARATAUD 1996, 2002b, 2012). Les contacts sont rattachés aux variables environnementales correspondant

à la station d'écoute, pour permettre de corréliser les indices d'activité (n. de contacts/heure) avec les habitats inventoriés.

Les inventaires ont été répartis sur 6 années (2004 à 2009), durant la période entre le 20 juillet et le 30 août. La tranche altitudinale de l'étude varie entre 1785 et 2220 m. Trois types de peuplements ont été retenus, chacun se déclinant selon deux sous-types (Tableau 1). Pour chacun des sous-types, des stations distantes d'au

moins 60 m sont inventoriées selon la méthode des points d'écoute; ces relevés ont lieu en cœur de peuplements homogènes et de manière à éviter que les résultats soient influencés par un autre type d'habitat proche.

Pour chaque sous-type, des stations sont sélectionnées, sur lesquelles trois heures d'écoute sont réparties sur trois soirées consécutives afin d'évaluer la variabilité d'une soirée à l'autre. La chronologie des heures d'écoute sur une même station est décalée d'un soir à l'autre afin

Tableau 1 : Typologie générale

Type de mélézin	Sous-type : faciès de sous-bois
Mélézin pur vieux (Mpv) (100 à 150 ans, avec arbres de 300 à 700 ans)	lande dominante (la)
	herbacé dominant (he)
Mélézin pur mature (Mpm) (100 à 150 ans)	lande dominante (la)
	herbacé dominant (he)
Mélézin mixte mature (Mmm) avec Pin cembro et Epicéa (100 à 150 ans)	lande dominante (la)
	(herbacé absent de la zone Parc)



Photo 2 : Lande à Rhododendron et Myrtille en sous-bois de Mélèzes.

d'estomper les éventuelles variations dues aux différents moments de la soirée. Le temps d'écoute par soirée est limité aux trois heures qui suivent le crépuscule, car elles correspondent au maximum d'activité de chasse des chiroptères toutes espèces confondues. Sur chaque station, 21 variables sont relevées (Tableau 2), afin d'évaluer l'influence de paramètres biotiques et abiotiques sur l'activité des chiroptères présents. La météo est dans la mesure du possible considérée comme une constante : en cas d'intempéries empêchant les relevés ou faussant leur validité, une soirée de remplacement est prévue sur les mêmes stations.

L'ensemble des analyses statistiques a été réalisé à l'aide du logiciel R (version 2.8.1). Le test de Shapiro-Wilk a été utilisé pour vérifier la normalité de chaque groupe au sein de chaque variable. Le test de Bartlett a vérifié l'équivalence de chaque groupe au sein de toutes les variables. Selon la nature des données basées sur des moyennes nous avons utilisé des tests paramétriques ou non paramétriques tels que le test de Kruskal-Wallis et celui de Wilcoxon.

Commentaires liés au Tableau 2 :

- Classes d'âges : les deux catégories retenues proviennent de l'historique des peuplements dans le massif du Mercantour (voir chapitre « Introduction »). La densité de vieux arbres sur une parcelle influence l'abondance des chiroptères de deux manières : la capacité d'accueil en gîte (nombre de cavités, fissures, cassures...), et la guildes des insectes saproxyliques, qui constitue une ressource alimentaire exploitée par de nombreuses espèces.
- Mixité des peuplements : le Mélèze est une essence post-pionnière, qui est appelée naturellement à préparer l'arrivée d'autres essences, en l'occurrence le Pin cembro et l'Épicéa sur la zone considérée. Quelques stations existent en zone centrale, pouvant permettre de tester l'influence de cette mixité sur l'activité des chiroptères et donc la disponibilité en insectes proies. Le choix des stations porte sur des peuplements où la couverture des essences secondaires se situe entre 20 et 40%.

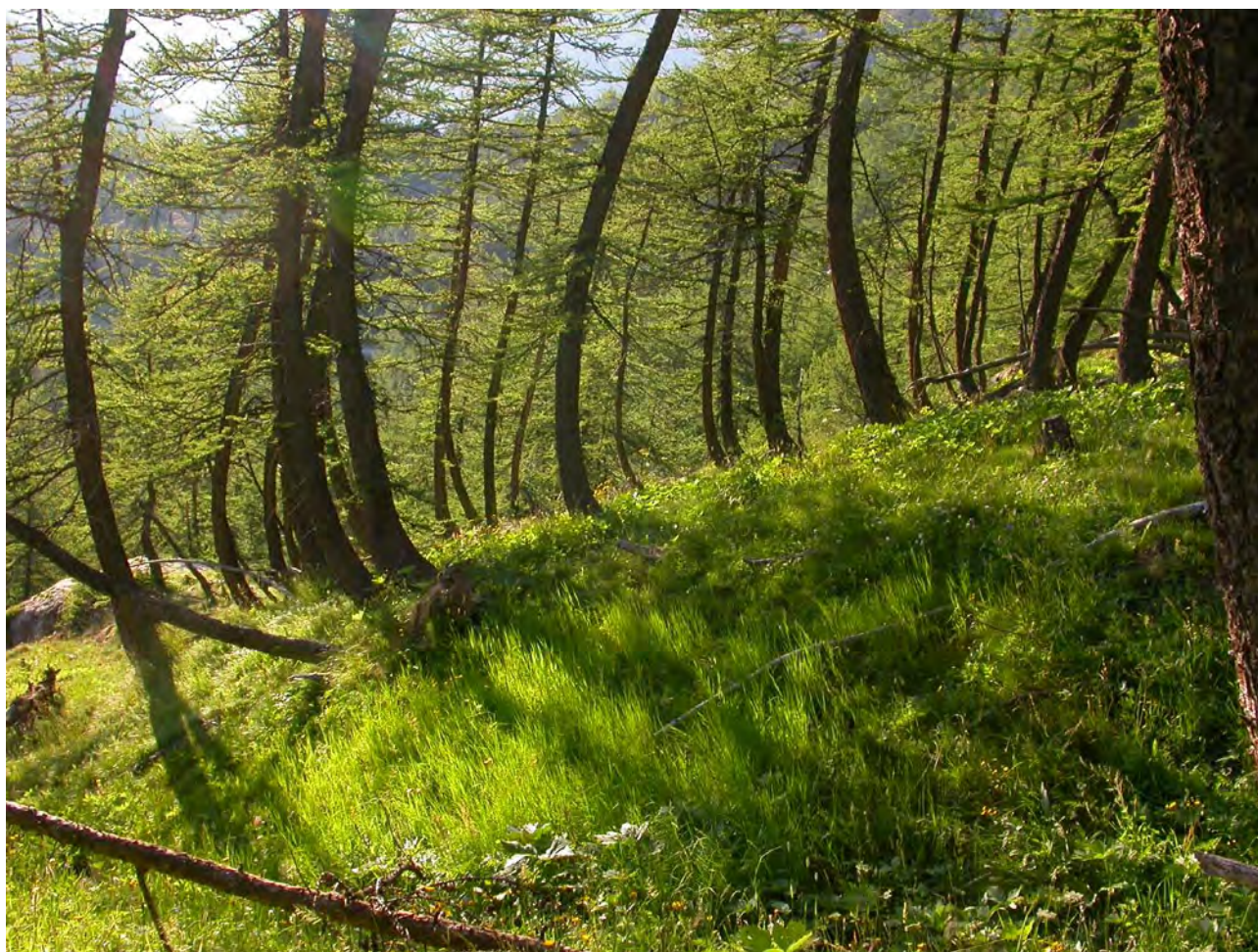


Photo 3 : Sous-bois de Mélèzes à végétation herbacée.

Tableau 2 : Informations générales et variables descriptives des peuplements notées sur chaque point d'écoute; liste des rubriques présentes sur les fiches de relevés (à gauche) et définition de certaines variables (à droite)

SECTEUR		TYPE	NOTE	DÉFINITION
COMMUNE		Taille station (description du type de végétation)		rayon de 20 m autour du point d'écoute, sauf pour la strate arborée: rayon de 30 m
SITE		diamètre arbres		diamètre (à 1,30 m de hauteur) moyen des tiges représentatives de la station
ALTITUDE		strate arbustive		ligneux hauteur 0,5 m à 4 m
EXPOSITION		strate buissonnante		ligneux hauteur < 0,5 m
CODE HABITAT		strate herbacée		végétation non ligneuse hauteur < 0,5 m
N° POINT ECOUTE		hauteur végétation herbacée	basse	< à 20 cm
Coordonnées UTM			haute	> à 20 cm
Strate arborée dominante	X	couverture strate végétale ou rochers	1	< 10%
	Y		2	10 à 40%
	Essence		3	40 à 80%
Diamètre	4		80 à 100%	
Strate arborée secondaire	Couverture	trouée		espace ouvert dans la canopée, d'une surface inf. à 500 m ²
	Essence	milieu forestier: distance du point d'écoute à une trouée	1	point distant de moins de 20 m de la lisière de la trouée
	Diamètre		2	point distant de plus 20 m
Couverture	distance du point d'écoute à la lisière	1	point distant de moins de 20 m de la lisière	
Essences		2	point distant de plus 20 m	
Strate arbustive	Couverture	densité de mélèzes > 300 ans	n / ha	n de tiges dans un rayon de 30 m autour du point d'écoute, à multiplier par 4 pour obtenir la densité à l'hectare
	Essences		hygro	sol engorgé ou présence de suintements
Strate buissonnante	Couverture		Distance cours d'eau ou sol hygromorphe	1
	Essences	2		cours d'eau entre 20 et 100 m
	Couverture	3		cours d'eau à plus de 100 m
Strate herbacée	dominante	pâturage	oui	sous-bois pâturé depuis moins de 2 semaines
	Couverture		non	sous-bois non pâturé depuis plus de 3 semaines
	Hauteur			
Couverture rochers				
Densité mélèzes > 300 ans				
Distance trouée				
Distance cours d'eau ou sol hygromorphe				
Distance lisière				
Pâturage				

- Type de sous-bois/usage: le pâturage est une composante ancienne et importante des écosystèmes montagnards. Sa pression et son ancienneté déterminent la nature du sous-bois: la couverture herbacée est positivement corrélée à la pression de pâturage, alors que les couvertures buissonnante et arbustive sont corrélées négativement à cette pression. Les types de sous-bois et d'usages conditionnent la diversité et l'abondance de l'entomofaune (insectes liés à telle ou telle sous-strate et aux déjections du bétail).
- Densité de la couverture arborée: elle influence dans une large mesure la qualité et la densité des strates du sous-bois, qui sont potentiellement l'hôte d'une entomofaune accessible aux chiroptères en chasse.

De plus, dans les mélézins clairsemés, la canopée en nappe disruptive augmente l'effet de lisière verticale, et par suite la surface de feuillage exploitable pour les espèces glaneuses comme la pénétrabilité des peuplements pour des espèces de chiroptères au vol rapide et peu manœuvrable.

- Distance à l'eau: la présence d'eau courante ou stagnante est susceptible d'influencer positivement (éclosion d'insectes au cycle larvaire aquatique) ou négativement (effet thermique négatif des fonds de vallon pouvant inhiber l'activité d'une partie de l'entomofaune) l'activité des chiroptères. Il est intéressant de tester ces influences en comparaison avec les stations éloignées de l'eau.

RÉSULTATS

Répartition des inventaires

La volonté de répartir au mieux les sites d'étude sur l'ensemble du Parc pour chacun des types de mélèzin étudié s'est heurtée à la faible représentation de plusieurs d'entre eux (mélèzin âgés, mélèzin mixte sur lande) ou à leur absence sur une surface significative (mélèzin mixte sur herbe). Au final sept sites (zone géographique cohérente constituée d'un vallon et ses crêtes) ont été sélectionnés ; ils totalisent 94 stations et se répartissant comme suit :

- mélèzin mixte (lande) : 1 site, 21 stations
- mélèzin pur vieux : 1 site, 13 stations
- mélèzin pur mature : 5 sites, 60 stations

La Figure 2 montre la disposition géographique des sites sur la zone Parc. De l'ouest à l'est les sites sont :

- Lac d'Allos
- Estenc
- Sestrière
- Amprène
- Vallon de Longon
- Haut-vallon de Mollières
- Vallon de Fontanalbe.

Ces sept sites contiennent de un à quatre groupes de stations (Tableau 3) suffisamment éloignés pour justifier des différences globales (type de peuplement, altitude, exposition du versant, etc.).

Face à la difficulté au sein du Parc de trouver plusieurs sites correspondant aux types «mélèzin pur avec vieux arbres > à 300 ans», et «mélèzin mixte à Pin cembro-Epicéa», il a été décidé de répéter l'écoute sur certaines des stations sélectionnées pour les seuls sites représentatifs de ces deux types (respectivement le vallon de Sestrière-la Braisse en Haute-Tinée, et le haut-vallon de Mollières en Vésubie) ; cette répétition, produisant 3 sessions à deux ans d'intervalle, a permis d'obtenir des temps d'écoute cumulés significatifs, mais aussi d'évaluer la variabilité interannuelle de l'abondance d'activité sur un même site.

Composition spécifique

La faune chiroptérologique potentiellement présente dans ce secteur géographique et à ces altitudes s'élève à 24 espèces (Groupe Chiroptères de Provence, comm. pers.). Cinq autres espèces (*Rhinolophus ferrumequinum*, *R. euryale*, *Plecotus austriacus*, *Myotis oxygnathus*, *M. capaccinii*) sont connues dans la région, mais leur

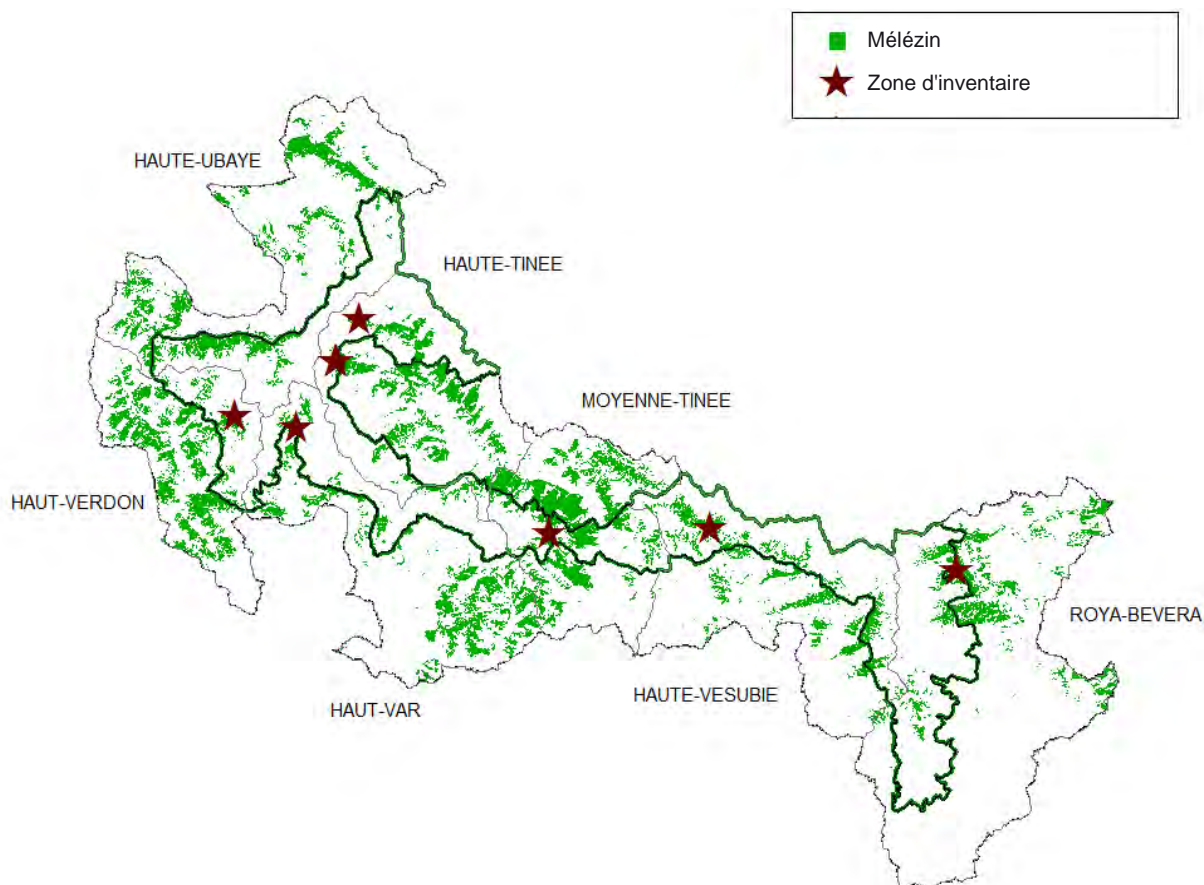


Fig. 2 : Répartition des sites d'étude dans le PN Mercantour.

Tableau 3 : Liste des sites inventoriés avec les secteurs du Parc National, les groupes de stations et les types forestiers qui leurs correspondent. Légende : Mpv = Mélézin pur vieux ; Mpm = Mélézin pur mature ; Mmm = Mélézin mixte mature ; la = sous-bois buissonnant ; he = sous-bois herbeux.

Secteur PN	Site	Groupe de stations	Type, sous-type
Haute-Tinée	Amprène	Bois d'Amprène	Mpm,la
	Sestrière	Vallon de la Braise	Mpv,he Mpv,la
Haut-Var	Estenc	Bois d'Estenc	Mpm,he
		Vallon de Sanguinière	Mpm,he
Haut-Verdon	Lac d'Allos	GR sous parking du Laus	Mpm,he
		lisière serpentine	Mpm,he
		sentier entre Tête ronde et lac d'Allos	Mpm,he
		sentier entre Tête ronde et sentier du Pelat	Mpm,he
Moyenne-Tinée	Vallon de Longon	Crête de Gravières	Mpm,he
		Les Goures	Mpm,he
		Mont Longon	Mpm,he
Roya	Vallon de Fontanalbe	Gias de l'Angelère	Mpm,he
		La Gasta	Mpm,he
Vésubie	Haut-vallon de Mollières	Agnellière	Mpm,la
		Germa	Mmm,la
		Ingolf	Mmm,la

Tableau 4 : Liste des sites inventoriés avec les espèces recensées ; *Rhinolophus hipposideros* et *Pipistrellus pygmaeus* sont potentiellement attendues dans la zone d'étude mais non contactées ; les complexes d'espèces au sein du genre *Plecotus* ne comptent dans le total des taxons que lorsque aucune des espèces incluses n'a été identifiée de façon certaine.

Espèces (nom latin)	Espèces (nom français)	Sestrière	Mollières	Amprène	Ht-Var	Fontanalbe	Allos	Longon	Total
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	Petit Rhinolophe								
<i>Myotis daubentonii</i>	Murin de Daubenton	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Myotis brandtii</i>	Murin de Brandt	X	X	X	X		X		X
<i>Myotis mystacinus</i>	Murin à moustaches	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Myotis alcaethoe</i>	Murin d'Alcaethoe	X	X	X	X	X	X		X
<i>Myotis emarginatus</i>	Murin à oreilles échancrées	X	X	X					X
<i>Myotis nattereri</i>	Murin de Natterer	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Myotis bechsteini</i>	Murin de Bechstein	X	X	X	X				X
<i>Myotis myotis</i>	Grand Murin		X	X					X
<i>Nyctalus noctula</i>	Noctule commune	X	X						X
<i>Nyctalus leisleri</i>	Noctule de Leisler	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Nyctalus lasiopterus</i>	Grande Noctule		X		X				X
<i>Eptesicus serotinus</i>	Sérotine commune	X				X			X
<i>Eptesicus nilssonii</i>	Sérotine de Nilsson	X					X		X
<i>Vespertilio murinus</i>	Sérotine bicolore	X			X	X			X
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	Pipistrelle commune	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Pipistrellus nathusii</i>	Pipistrelle de Nathusius	X	X						X
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	Pipistrelle de Kuhl	X	X		X	X	X		X
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	Pipistrelle pygmée								
<i>Hypsugo savii</i>	Vespère de Savi	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Plecotus auritus</i>	Oreillard roux	X	X	X			X	X	X
<i>Plecotus macrobullaris</i>	Oreillard montagnard	X					X		X
<i>P. auritus/macrobullaris</i>	O. roux/montagnard		[X]	[X]	X			[X]	
<i>P. austriacus/macrobullaris</i>	O. gris/montagnard						[X]	[X]	
<i>Barbastella barbastellus</i>	Barbastelle d'Europe	X	X	X					X
<i>Tadarida teniotis</i>	Molosse de Cestoni	X	X	X	X	X	X	X	X
TOTAL		20	18	14	14	11	13	8	22

Tableau 5 : Liste des espèces recensées pour chaque type de mélézin inventorié. Légende : Mpv = Mélézin pur vieux ; Mpm = Mélézin pur mature ; Mmm = Mélézin mixte mature ; la = sous-bois buissonnant ; he = sous-bois herbeux.

Espèces	Mpv,la	Mmm,la	Mpm,la	Mpv,he	Mpm,he
<i>Myotis daubentonii</i>	X	X	X	X	X
<i>Myotis brandtii</i>	X	X	X	X	X
<i>Myotis mystacinus</i>	X	X	X	X	X
<i>Myotis alcaethoe</i>	X	X	X	X	X
<i>Myotis emarginatus</i>	X	X	X	X	
<i>Myotis nattereri</i>	X	X	X	X	X
<i>Myotis bechsteini</i>	X	X	X		X
<i>Myotis myotis</i>		X	X		
<i>Nyctalus noctula</i>		X		X	
<i>Nyctalus leisleri</i>	X	X	X	X	X
<i>Nyctalus lasiopterus</i>		X			X
<i>Eptesicus serotinus</i>	X			X	X
<i>Eptesicus nilssonii</i>	X			X	X
<i>Vespertilio murinus</i>				X	X
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	X	X	X	X	X
<i>Pipistrellus nathusii</i>	X	X		X	
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	X	X		X	X
<i>Hypsugo savii</i>	X	X	X	X	X
<i>Plecotus auritus</i>	X	X	X		X
<i>Plecotus macrobullaris</i>	X			X	X
<i>Plecotus auritus/macrobullaris</i>		[X]	[X]	[X]	
<i>Plecotus austriacus/macrobullaris</i>					[X]
<i>Barbastella barbastellus</i>	X	X	X	X	
<i>Tadarida teniotis</i>	X	X	X	X	X
TOTAL	18	18	14	18	17

caractère thermophile rend peu probable l'occupation des zones au-dessus de 1800 m.

Au cours de ce programme, 22 espèces ont été contactées avec un niveau d'identification certain, ce qui représente 91,6% de la diversité attendue. Seuls manquent *Pipistrellus pygmaeus* et *Rhinolophus hipposideros*.

Les Tableaux 4 et 5 ventilent la présence des taxons respectivement sur les différents sites et dans les types de mélézins.

Hormis le vallon de Longon, tous les sites sont au-dessus de 50% de la diversité maximale, avec un record (20 espèces) pour le vallon de Sestrière, la seule station significative (par sa surface) de vieux Mélèzes dans le Parc du Mercantour. Le haut-vallon de Mollières, site unique de mélézin mixte, est un peu moins riche, mais très proche avec ses 18 espèces ; les trois espèces de sérotines présentes à Sestrière (phénomène remarquable, *E. serotinus* étant rare à ces altitudes) manquent à Mollières qui cependant accueille le Grand Murin. Par leur richesse spécifique, Sestrière et Mollières s'avèrent donc être des sites exceptionnels.

La répartition par types de mélézins montre peu de différences qualitatives, même si le mélézin pur

mature sur lande (Mpm,la), surtout représenté par le Bois d'Amprène, semble moins riche en espèces. Parmi les espèces absentes du mélézin pur mature sur herbe (Mpm,he), deux (*M. emarginatus* et *B. barbastellus*) sont présentes dans tous les autres types ; si l'on intègre le fait que le mélézin pur vieux sur herbe (Mpv,he) n'est représenté qu'à Sestrière (site dominé par une couverture buissonnante), on peut formuler l'hypothèse que ces deux espèces seraient liées majoritairement à une couverture de lande et secondairement à la présence de vieux arbres.

L'ubiquité de *M. daubentonii* est conforme à ce que l'on connaît de cette espèce en plaine dans les forêts proches de cours d'eau ; elle est pourtant trompeuse dans ce cas précis : bien qu'étant présent sur 100% des sites, il n'est relevé que sur 32% des stations, et les résultats quantitatifs montreront un niveau d'activité faible (voir chapitre suivant). Les cours d'eau montagnards, avec leur faciès torrentueux, se prêtent mal au comportement de chasse spécialisé de cette espèce, qui nécessite des plages d'eau calme où la moindre ride créée par l'activité d'un invertébré en surface est détectée et exploitée par le Murin de Daubenton.

Au contraire, l'omniprésence sur les sites et types de

mélézins de *M. mystacinus*, *M. nattereri*, *P. pipistrellus* et *H. savii* sont un bon reflet de leur fréquence sur les stations et de leur forte activité.

Niveau d'activité ; espèces

La disparité de l'intensité d'émission sonar des espèces contactées rend difficile toute comparaison des niveaux d'activités entre espèces (*N. lasiopterus* est audible à 200 mètres alors que *P. auritus* en sous-bois ne l'est qu'à moins de 5 mètres). Nous avons rassemblé les taxons par groupes d'intensités similaires, au sein desquels les indices d'activité peuvent être comparés (Tableau 6).

Au sein du groupe d'intensité d'émission faible, les chasseurs en poursuite (par ordre décroissant d'importance: *M. mystacinus*, *M. brandtii*, *M. daubentonii*, *M. alcahoë*) sont plus actifs (71,9 % de l'activité des

taxons identifiés jusqu'à l'espèce au sein de ce groupe) que les glaneurs (*M. nattereri*, *M. bechsteinii*, *M. emarginatus*, *Plecotus* spp). Le groupe *Myotis* sp. rassemble les signaux appartenant sans nul doute à ce genre, mais dont les caractéristiques ne permettent pas de trancher entre deux ou trois espèces. La représentativité à plus de 2000 m de *M. emarginatus*, considéré comme thermophile, est remarquable bien que faible en valeur relative. *M. daubentonii*, plutôt commun en plaine, affiche une valeur plus faible que *M. brandtii* (encore récemment considéré comme rare en France); ceci peut être relié à son statut de spécialiste des surfaces d'eau calmes, rares à ces altitudes. Le genre *Plecotus* (2 espèces) représente 8,7% des contacts contre 91,3% pour le genre *Myotis* (7 espèces); si l'on tient compte de la disparité du nombre d'espèces au sein de chaque genre le rapport est quand même de 1 à 3; une telle différence est difficilement explicable par l'intensité des émissions plus faible chez les

Tableau 6 : Valeurs des résultats quantitatifs par espèces (classées par ordre décroissant d'activité au sein de chaque classe d'intensité); l'indice d'activité est exprimé en nombre de contacts par heure; le pourcentage du nombre de stations montre, sur la totalité des points d'écoute réalisés (n= 95), la proportion de ceux où l'espèce a été contactée.

Intensité d'émission	Espèces	N. contacts	Indice activité	N. stations	% stations
faible	<i>Myotis mystacinus</i>	1911	6,5	67	70,5 %
	<i>Myotis</i> sp.	931	3,2	77	81,1 %
	<i>Myotis nattereri</i>	685	2,3	63	66,3 %
	<i>Myotis brandtii</i>	559	1,9	34	35,8 %
	<i>Plecotus</i> sp.	434	1,5	67	70,5 %
	<i>Myotis daubentonii</i>	408	1,4	30	31,6 %
	<i>Myotis alcahoë</i>	356	1,2	34	35,8 %
	<i>Myotis bechsteinii</i>	50	0,2	7	7,4 %
	<i>Myotis emarginatus</i>	42	0,1	11	11,6 %
	<i>Plecotus auritus</i>	31	0,1	11	11,6 %
	<i>Plecotus macrobullaris</i>	5	0,0	2	2,1 %
moyenne	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	7160	24,3	79	83,2 %
	<i>Hypsugo savii</i>	3631	12,3	85	89,5 %
	<i>Pipistrellus kuhlii</i>	460	1,6	42	44,2 %
	<i>Barbastella barbastellus</i>	96	0,3	18	18,9 %
	<i>Pipistrellus nathusii</i>	20	0,1	3	3,2 %
	<i>Myotis myotis</i>	6	0,02	3	3,2 %
forte	<i>Tadarida teniotis</i>	1217	4,1	28	29,5 %
	<i>Nyctalus leisleri</i>	566	1,9	51	53,7 %
	<i>Eptesicus nilssonii</i>	55	0,2	4	4,2 %
	<i>Eptesicus serotinus</i>	46	0,2	6	6,3 %
	<i>Vespertilio murinus</i>	17	0,1	6	6,3 %
	<i>Nyctalus lasiopterus</i>	6	0,0	4	4,2 %
	<i>Nyctalus noctula</i>	4	0,0	1	1,1 %
	<i>Nyctalus noctula</i>	1	0,0	1	1,1 %
	<i>Chiroptera</i> sp.	26	0,6	17	17,9 %
Total	18 717	63,4	95		

oreillards, car c'est surtout valable en forêt dense, ce qui n'est pas le cas ici ; ces chasseurs de lépidoptères ont une niche sans doute plus étroite que l'ensemble des murins.

Le groupe à intensité moyenne est largement dominé par *P. pipistrellus* ; *H. savii* affiche une valeur moitié moindre, bien qu'ayant un sonar plus intense. Les trois autres espèces ont un niveau très bas : *P. kuhlii* dont la seule présence est déjà remarquable à ces altitudes, *B. barbastellus* dont la spécialisation alimentaire limite certainement sa distribution comme son abondance, et *P. nathusii* dont le statut de visiteuse en migration rend très improbable l'existence d'une population résidente à ces altitudes. Concernant *P. nathusii*, sur les 20 contacts reçus, 18 proviennent de Sestrière (29 août 2004 et 7 août 2006) et un de Mollières (10 août 2007) ; ces dates correspondent bien aux arrivées des premières migratrices en provenance du nord-ouest de l'Europe.

Le groupe des espèces à forte intensité d'émission affiche des indices plus faibles que la plupart des espèces à intensité faible ou moyenne ; les milieux inventoriés attirent donc majoritairement des espèces de sous-bois et de canopée, ce qui confère un excellent niveau de confiance aux interprétations liées aux relations entre niveaux d'activité des chiroptères et variables forestières.

Le groupe *Chiroptera* sp. est constitué de quelques contacts (0,1%) trop furtifs ou mauvais en qualité pour être exploitables pour l'analyse auditive ou informatique.

Niveau d'activité ; habitats

Tranches horaires :

L'activité des chiroptères sur la zone d'étude est généralement centrée sur le milieu de la soirée (Fig. 3). La tranche 21-22 h plus faible pourrait indiquer une sortie plus tardive à ces altitudes, ou bien une arrivée décalée dans l'hypothèse où les individus ne gîteraient pas sur place (peut-être plus bas dans la vallée). Sestrière, unique site prospecté durant la session 2004 (Tableau 7), constitue l'exception : l'activité y était significativement supérieure en début de nuit (tranches 20-21 et 21-22 h) ; ce phénomène pourrait être lié aux nombreux vieux

Tableau 7 : Indices d'activités (exprimés en nombre de contacts / heure) selon la tranche horaire et les années (en italique : indices les plus faibles ; en gras : indices les plus forts).

Heure légale	Indice horaire						
	2004	2005	2006	2007	2008	2009	Moyenne
20	90						90,0
21	62	<i>33,8</i>	<i>93,5</i>	<i>52,1</i>	<i>45,8</i>	<i>22,8</i>	51,7
22	<i>49,7</i>	59,4	150,6	<i>107,7</i>	<i>55,9</i>	56,6	80,0
23	<i>22,2</i>	70,5	141,5	130,1	70,2	52,8	81,2
24	<i>16,3</i>	<i>31,5</i>	<i>125,8</i>	136,1	79,0	<i>32,6</i>	70,2
1						<i>15,7</i>	<i>15,7</i>

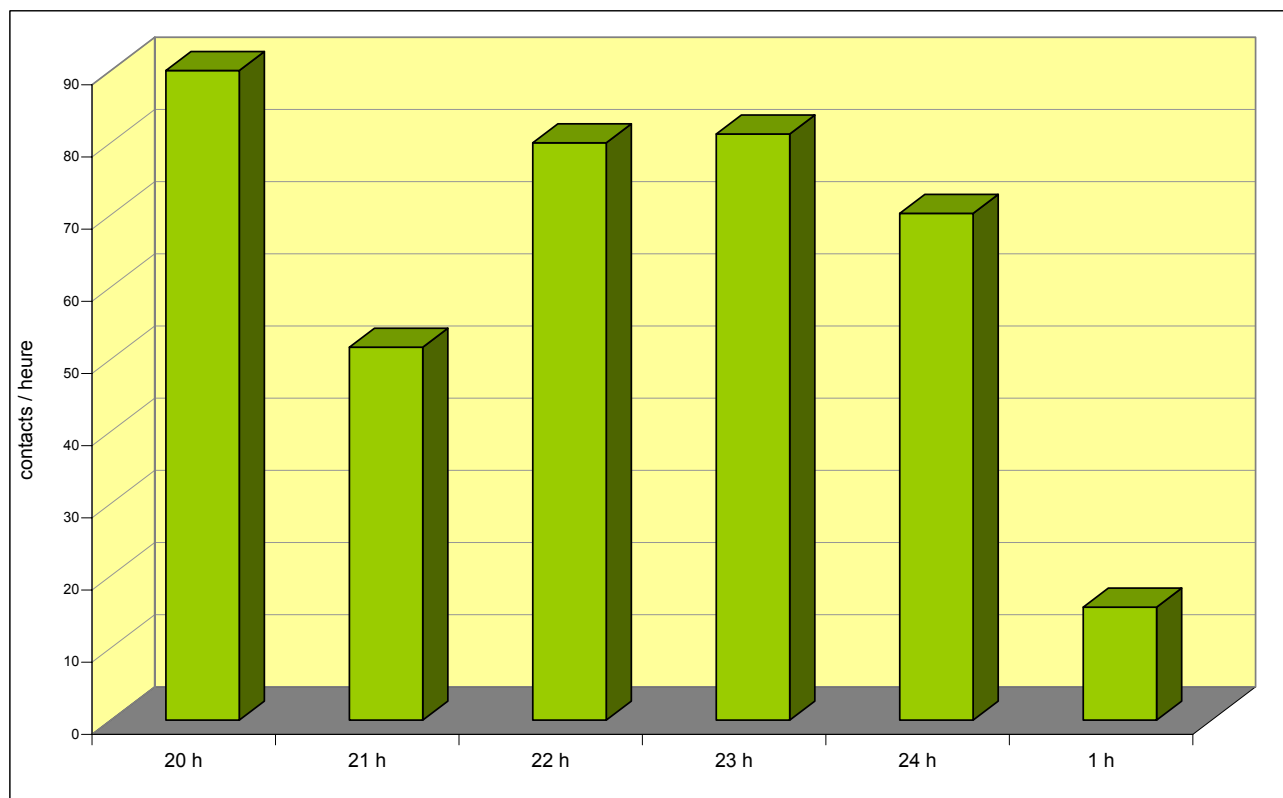


Fig. 3 : Indices d'activité (exprimés en nombre de contacts / heure) selon la tranche horaire.

arbres qui, ajoutés aux pierriers, offrent une disponibilité en gîtes certainement très supérieure à celle des autres sites inventoriés.

Quant à la dernière heure c'est sans doute la baisse d'activité des diptères (surtout crépusculaires) et la chute des températures qui pourraient être les facteurs limitants; ce phénomène se retrouve dans la plupart des écosystèmes, y compris en plaine.

Position sur pente :

Les stations d'écoute ont été réparties selon leur position sur la pente, entre les bas de vallon proches d'un ruisseau ou à fond humide (35,6% du temps d'écoute), les hauts de pente proches de la limite supérieure de la forêt (33,6% du temps d'écoute), et les peuplements à mi-pente (30,8% du temps d'écoute). L'activité évolue le long d'un gradient décroissant du bas vers le haut (Fig. 4), étant significativement supérieure en bas de pente par rapport au haut de pente ($p < 0,05$; test de Kruskal-Wallis). Il est probable que les causes soient liées d'une part à l'effet attractif des milieux humides pour la guildes d'insectes au cycle larvaire aquatique, augmentant la disponibilité alimentaire dans les fonds de vallon, et d'autre part aux facteurs limitants (vent, fraîcheur) des plus hautes altitudes. Il est apparu par ailleurs, sur plusieurs stations situées à mi-pente, que les valeurs étaient supérieures

lorsqu'elles étaient situées en bordure d'un talweg (sans eau courante la plupart du temps, mais générant quand même un effet d'humidité ambiante) formant un couloir plus ou moins encaissé courant le long de la pente.

Exposition :

Un seul site s'est prêté de façon significative à une comparaison d'activité entre versants d'expositions différentes: le vallon de Longon (Moyenne-Tinée); nos relevés effectués sur ce site en 2008 ont alterné entre versant nord et versant sud, les stations se faisant face à peu de distance. Aucune différence de structure forestière ni d'usage ne pouvait être notée entre les deux versants (tous deux pâturés), hormis un sous-bois manifestement plus sec côté sud; si une différence d'activité des chiroptères apparaissait entre versants, il y avait donc une forte probabilité pour qu'elle soit liée à ce facteur: la strate herbacée plus éparse et jaunée offrait certainement une capacité d'accueil amoindrie en cette période estivale pour des larves et adultes d'insectes. Cette hypothèse semble fondée (Fig. 5): le versant nord, avec un sous-étage herbeux dense et frais, cumule un indice de 113,9 c/h contre 16,3 c/h pour le versant sud; l'activité au sud est significativement inférieure à celle au nord ($p < 0,05$; test de Wilcoxon).

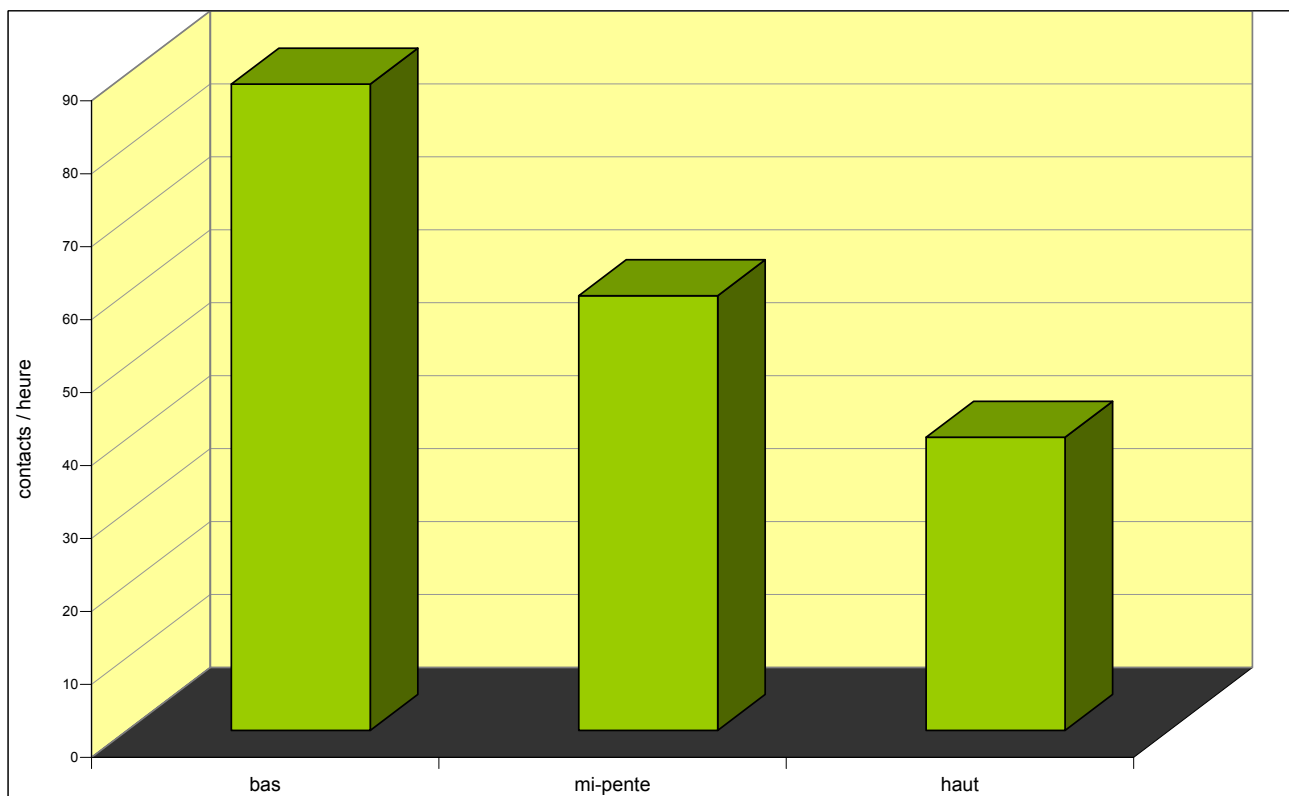


Fig. 4: Indices d'activités (exprimés en nombre de contacts / heure) selon la position sur pente.

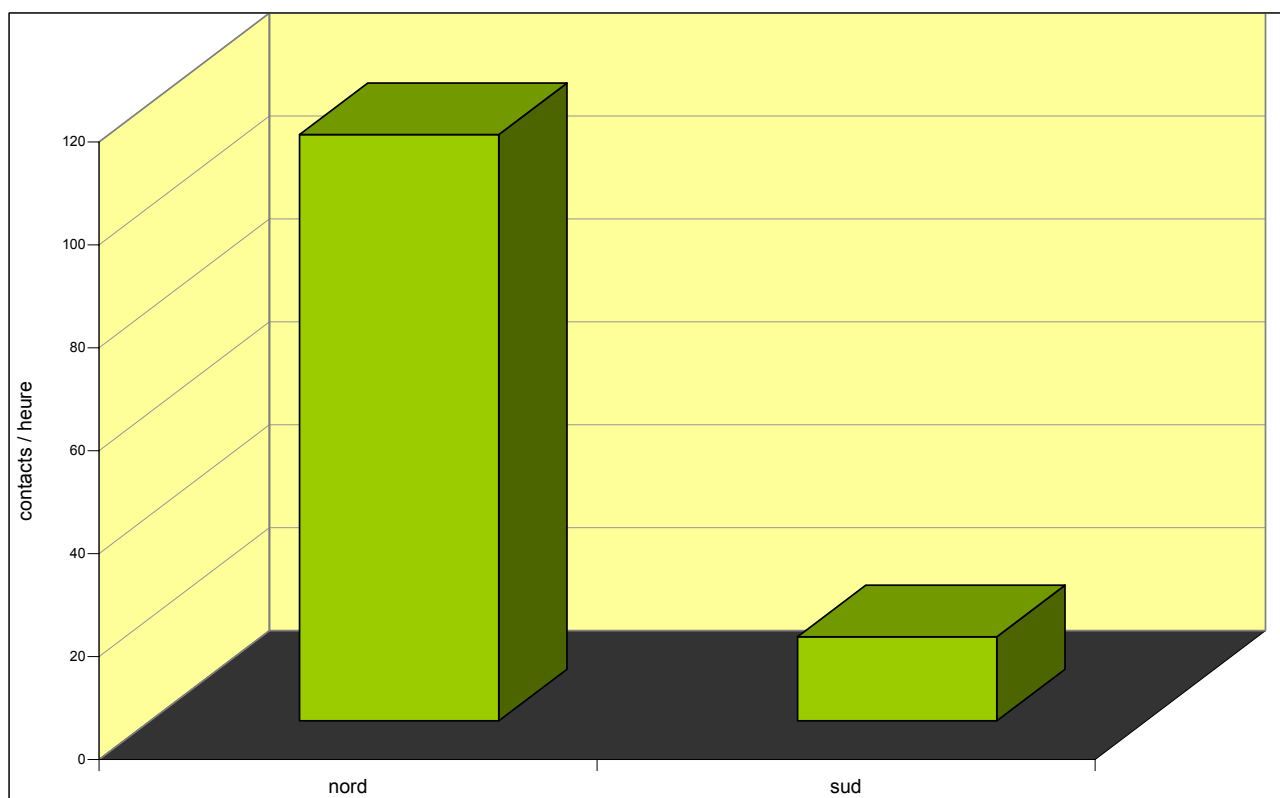


Fig. 5: Indices d'activités (exprimés en nombre de contacts / heure) selon l'orientation.

Sites :

Les valeurs d'activité d'un site à l'autre varient, mais dans une fourchette de relativement faible amplitude; ces variations sont souvent dues à la présence ou l'absence d'une espèce de haut vol, audible de loin, dont l'activité de chasse, s'inscrivant sur un parcours de plusieurs dizaines de kilomètres, peut s'exercer de façon ponctuelle à un endroit donné durant plusieurs minutes; c'est le cas par exemple au vallon de Longon où des individus de *T. teniotis* ont régulièrement fréquenté le site, lui accordant une activité globale forte sans que les espèces de sous-bois (meilleures indicatrices) en soient responsables.

Une exception remarquable s'est présentée en 2006 dans le vallon de Fontanalbe (secteur de la Roya) constitué de mélézin pur mature sur herbe: une première série de stations à la Gias de l'Angelère a été inventoriée, avec des résultats très faibles (plot le plus à droite sur la Figure 6); puis, au cours des trois soirées suivantes, une deuxième série de six stations a été couverte à 650 m de distance au sud sur le bas d'un autre versant (site de La Gasta); l'activité durant ces trois soirs a atteint des records, avec une moyenne de 345,8 c/h. Les espèces les plus actives sur ce site étaient :

- *P. pipistrellus*: 268,1 c/h, contre 8,4 c/h pour l'ensemble des autres sites cumulés;
- *M. mystacinus*: 44,6 c/h, contre 4 c/h pour l'ensemble des autres sites cumulés;

- *M. alcaethoe*: 13,1 c/h, contre 0,4 c/h pour l'ensemble des autres sites cumulés;
- *M. daubentonii*: 8,1 c/h, contre 0,9 c/h pour l'ensemble des autres sites cumulés;
- *Plecotus* spp: 5,2 c/h, contre 1,2 c/h pour l'ensemble des autres sites cumulés;

Les espèces de haut-vol, moins liées à la nature des micro habitats au sol, ne représentent que quatre contacts (deux de *N. leisleri*, deux de *T. teniotis*).

Cette activité digne des habitats les plus productifs, comme les forêts méso-hygrophiles des Antilles (BARATAUD *et al.*, 2010), est rarissime en forêts tempérées, y compris en plaine; il est regrettable de ne pas avoir pu revenir sur le site pour vérifier s'il s'agissait d'une concentration ponctuelle ou d'un phénomène constant. Quoiqu'il en soit, rien de concluant dans la nature et la structure forestières du site ne peut expliquer cette abondance étonnante (si ce n'est une herbe haute riche en ombellifères fleuries), contrastant fortement avec le site de Gias de l'Angelère pourtant tout proche et inventorié juste avant, qui lui a donné les résultats les plus faibles du programme (9,3 c/h). Nous considérons comme très probable l'hypothèse d'une influence extérieure dominante, liée à des facteurs autres que les variables forestières testées dans ce programme: présence des bâtiments de ferme tout proches pouvant accueillir des individus en repos diurne par exemple.

Ces éléments nous ont conduits à ne retenir les résultats

de La Gasta que pour les requêtes globales présentées ci-dessus; ce site a été retiré des analyses concernant les variables forestières, afin de neutraliser son influence écrasante sans doute étrangère à la problématique étudiée (Fig. 6).

Types et sous-types de mélèzin :

Seuls les sous-types appartenant au type mélèzin pur mature ont pu être étudiés sur plus d'un site (le mélèzin mixte n'étant présent qu'à Mollières, et le mélèzin vieux qu'à Sestrière). Pour les autres types les moyennes masquent une certaine disparité.

Au sein du type mélèzin pur mature sur lande, deux sites ont fait l'objet de relevés : le bois d'Amprène (56,2 c/h) et l'Agnellière au-dessus de Mollières (14,7 c/h);

Le type mélèzin pur mature sur herbe recouvre plusieurs groupes de stations : la Gias de l'Angelère (Fontanalbe) en Roya (9 c/h); Sanguinière (Estenc) dans le Haut-Var (15,8 c/h); le Bois d'Estenc dans le Haut-Var (49 c/h); Allos dans le Haut-Verdon (29,9 c/h); Longon et Gravières en Moyenne-Tinée (81,6 c/h).

- Ces variations sont classiques dans tous les inventaires, les sites ayant des caractéristiques historiques et un contexte global différents; mais elles sont souvent majoritairement dues aux espèces de haut vol, dont l'activité est plus aléatoire sur un site précis, car conditionnée par des facteurs échappant

plus à la nature du micro habitat forestier que pour les espèces de sous-bois. Pour évaluer l'influence des composantes tenant à la nature et à la structure d'un type de forêt, il est donc préférable de ne tenir compte que des espèces dont l'activité de chasse est intimement liée aux strates situées entre le sol et la canopée. Une exploitation séparée pour les sites de mélézins sur herbe (Fig. 7) montre les variations de l'influence des espèces de haut vol (*Nyctalus* spp, *T. teniotis*, *V. murinus*) sur un indice d'activité toutes espèces confondues; les chasseurs aériens ne représentent globalement que 6,3% des contacts, mais sur certains sites ils atteignent des valeurs très élevées (72% à Longon et 33,2% à Estenc par exemple). Les différences d'activité inter-sites sont estompées lorsqu'on ne retient que les espèces de sous-bois et de lisière; l'écart type est de 7,9 pour l'indice sans espèces de haut-vol et de 29,2 pour l'indice global; l'activité forte à Longon est due surtout à *T. teniotis*, qui est un mauvais indicateur du microhabitat au sol.

- Ainsi, afin d'avoir une vision plus juste des liens entre activité des chiroptères et variables forestières, les résultats ci-dessous ne prennent pas en compte les espèces de haut-vol.

Les types de mélézins n'ont pas tous la même potentialité d'accueil pour les chiroptères en chasse (Tableau 8; Fig. 8); ils s'étalent le long d'un gradient, où globalement

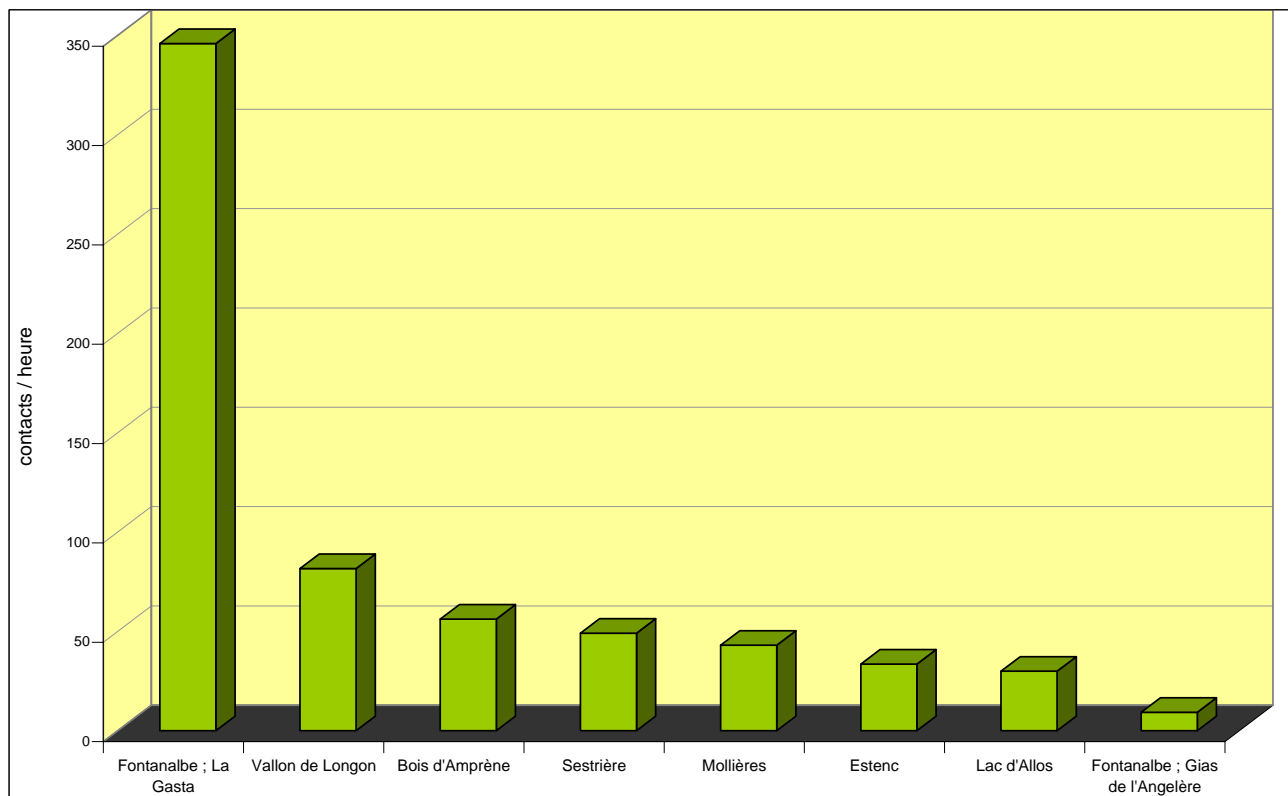


Fig. 6 : Indices d'activité (exprimés en nombre de contacts / heure) pour chacun des sites inventoriés; le site de Fontanalbe a été séparé en deux groupes pour mettre en évidence l'indice hors normes de La Gasta.

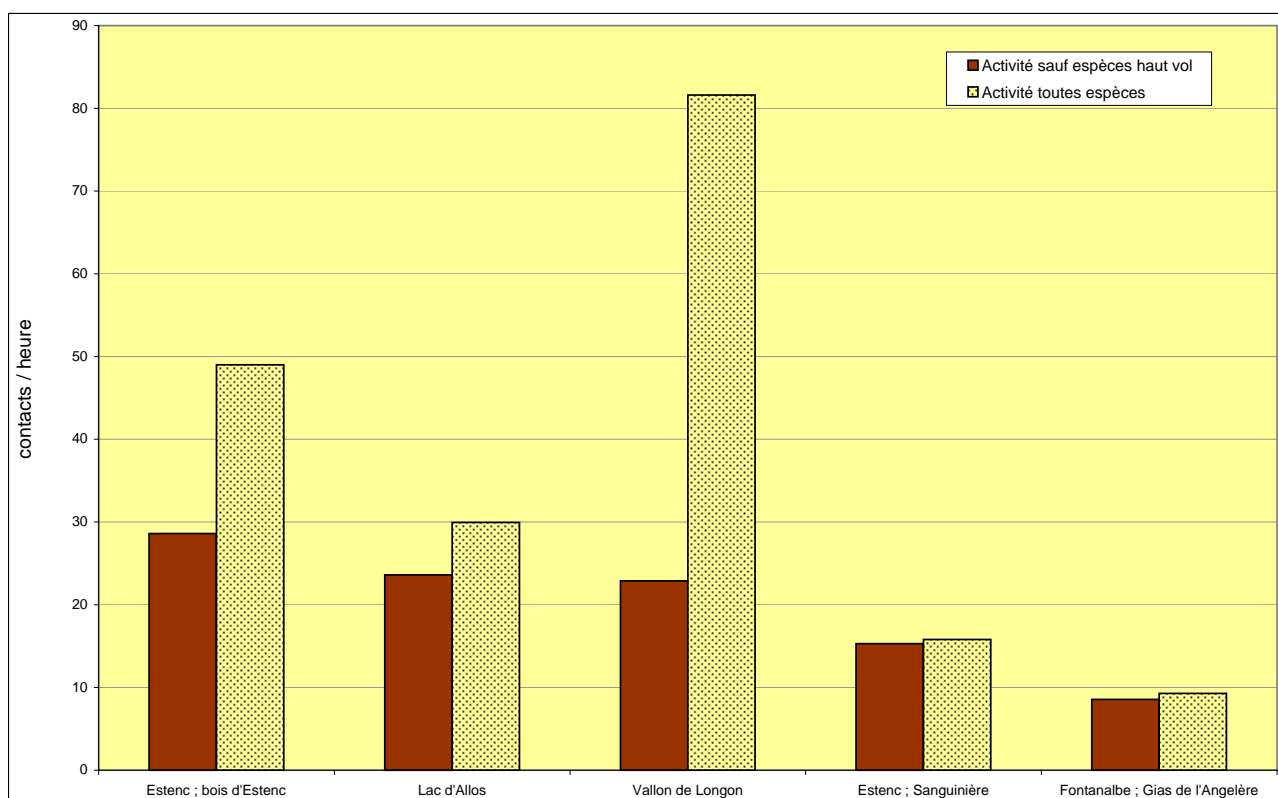


Fig. 7: Indices d'activité dans les différents groupes de stations appartenant au type «mélézin pur mature sur herbe (Mpm, he)»; plots de gauche (foncé): sans les espèces de haut vol; plots de droite (clair avec pointillés): toutes espèces.

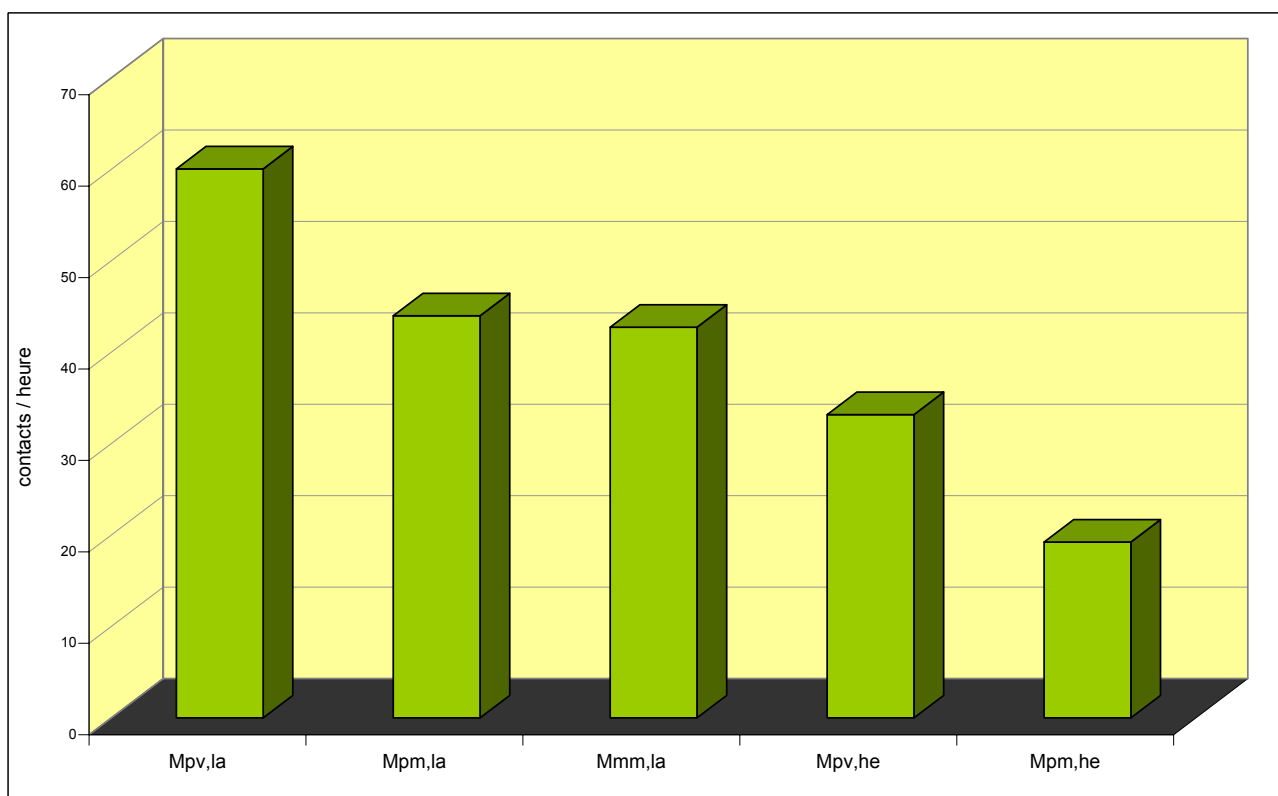


Fig. 8: Indices d'activité (exprimés en nombre de contacts / heure) selon la combinaison types et sous-types.
Légende: Mpv = Mélézin pur vieux; Mpm = Mélézin pur mature; Mmm = Mélézin mixte mature; la = sous-bois buissonnant; he = sous-bois herbeux .

Tableau 8 : Indices d'activité relevés dans les types et sous-types d'habitats inventoriés. Légende: Mpv = Mélèzin pur vieux; Mpm = Mélèzin pur mature; Mmm = Mélèzin mixte mature; la = sous-bois buissonnant; he = sous-bois herbeux .

Habitat	N. heures cumulées	Indice activité
Mpv,la	42	60,0
Mpm,la	42	44,0
Mmm,la	90	42,7
Mpv,he	34	33,2
Mpm,he	69	19,2

les sous-strates de lande génèrent une activité plus forte que les sous-strates herbacées. L'activité en Mpm,he est significativement inférieure ($p < 0,05$) à celles en Mpv,he, Mmm,la et Mpv,la (test de Kruskal-Wallis).

La présence de Mélèzes très âgés (Mpv) semble constituer un avantage créant un écart important: une augmentation de 35% sur lande et de 70% sur herbe.

Si l'on effectue une analyse séparée pour juger de l'influence des types et sous-types de mélézins sur l'activité des chiroptères, il apparaît dans un premier temps que c'est l'âge des peuplements qui constitue le facteur positif dominant (Fig. 9); l'activité en mélèzin pur mature est significativement inférieure ($p < 0,05$) à

celles en mélèzin mixte mature et mélèzin pur vieux (test de Kruskal-Wallis). Dans un second temps on constate une différence importante entre les peuplements mixte et mature, alors que ces deux catégories étaient très proches l'une de l'autre lorsqu'elles étaient sur lande (Fig. 8). Rappelons que le mélèzin mixte sur herbe n'a pu être étudié faute de stations représentatives. L'hypothèse que ce soit donc la lande, seule présente dans le mélèzin mixte de Mollières, qui soit la bonne variable explicative, est validée par la comparaison des sous-types (Fig. 10): la différence entre stations sur lande et stations sur herbe (respectivement 47,2 c/h *versus* 23,8 c/h) est significative ($p < 0,05$; test de Wilcoxon).

Nos résultats concluent donc sur une association entre vieux arbres et couverture de chaméphytes ligneux comme optimale pour l'activité de chasse des chiroptères dans les peuplements de Mélèzes.

Densité de couverture du sous-bois :

Parmi les variables descriptives relevées sur les stations d'écoute, les indices de couverture des strates herbacées et buissonnantes s'avèrent intéressants à interpréter.

Concernant l'activité des chiroptères dans les mélézins sur herbe en fonction de la densité de la couverture herbacée (Fig. 11), la distribution s'avère chaotique: aucune tendance n'est révélée; on note cependant que la valeur la plus faible est dans la tranche de couverture la plus dense: il s'agit de la seule tranche où la végétation

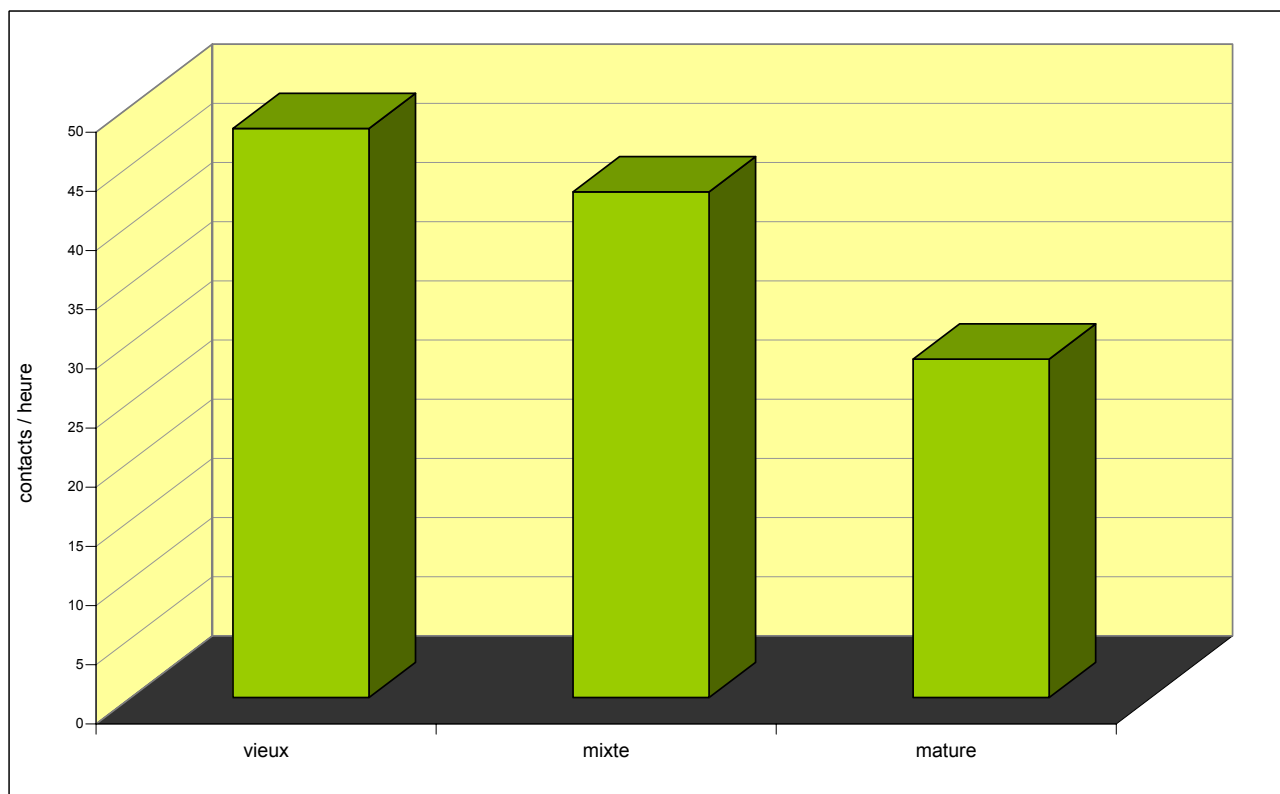


Fig. 9 : Indices d'activité (exprimés en nombre de contacts / heure) selon le type de mélèzin.

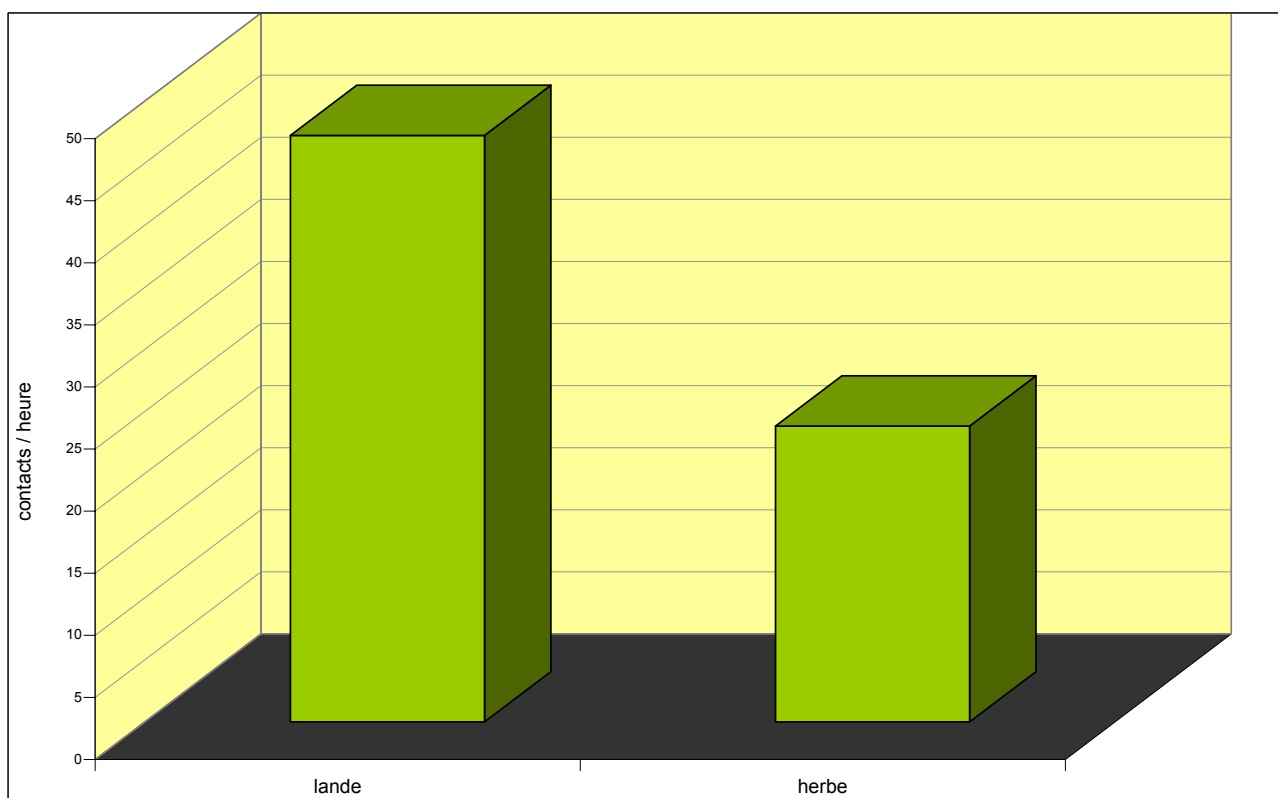


Fig. 10: Indices d'activité (exprimés en nombre de contacts / heure) selon le sous-type (nature du sous-bois) de mélézin.

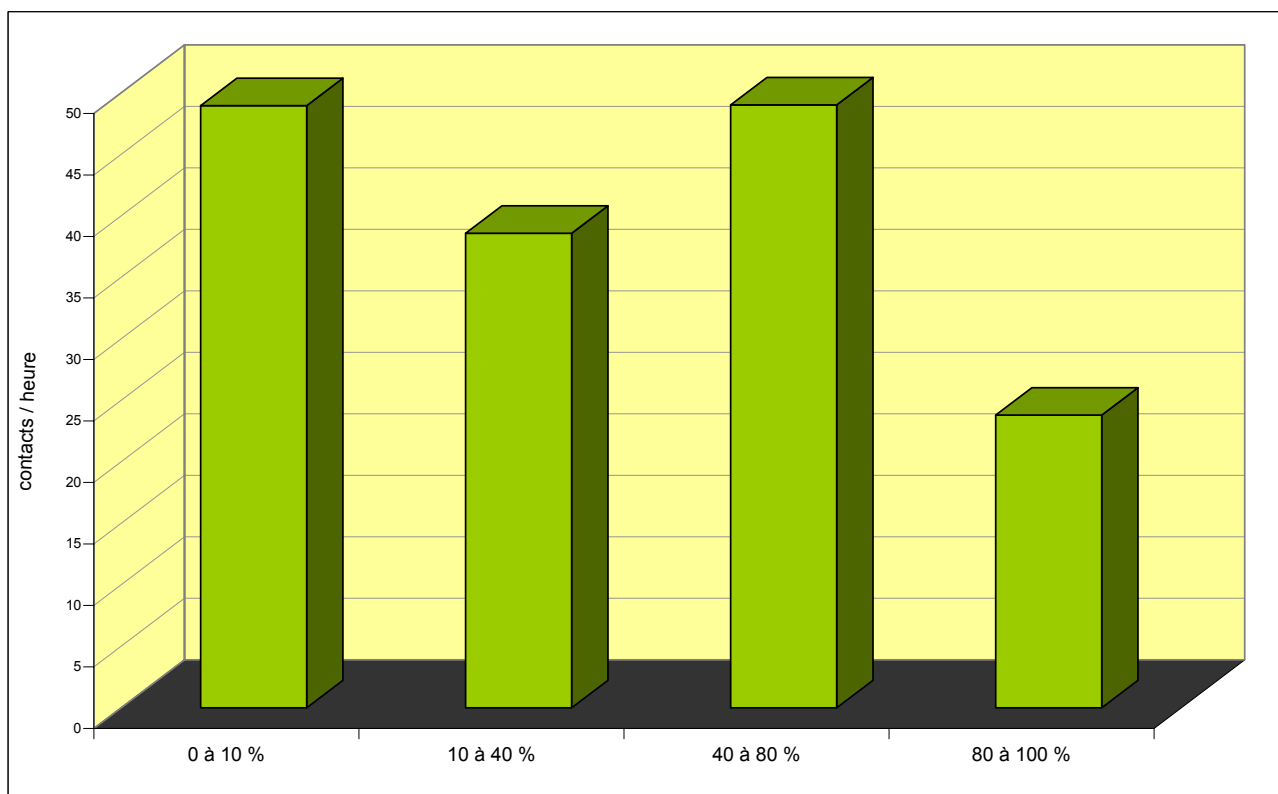


Fig. 11: Indices d'activité (exprimés en nombre de contacts / heure) selon le pourcentage de couverture de la strate herbacée.

typique de la lande (Myrtille, Rhododendron, Genévrier) est absente; en effet cette dernière tolérant souvent jusqu'à 50% de couverture herbacée, les trois premières catégories n'excluent pas la présence de chaméphytes ligneux. L'activité en couverture 80-100% est significativement inférieure ($p < 0,05$) à celles de 0-10% et 10-40% (test de Kruskal-Wallis).

La même analyse avec la couverture buissonnante (Fig. 12) affiche quant à elle une tendance marquée : plus la couverture de Rhododendron, Myrtille et Genévrier est dense, plus l'activité des chiroptères est forte; la couverture de lande entre 80-100% accueille une activité significativement supérieure ($p < 0,05$) à celle de la couverture inexistante (test de Kruskal-Wallis). Le fait que la tranche 10 à 40% ne se conforme pas à l'évolution globale est peut-être dû aux différences de pression d'observation: cinq heures consacrées à cette tranche, contre 60 heures en moyenne pour chacune des trois autres. Cette variable conforte ainsi l'influence positive de la lande: au-delà de 50% de couverture, ce type de végétation favorise l'activité de chasse des chiroptères, peut-être par une productivité en insectes plus abondante, plus diversifiée et/ou mieux répartie dans le temps.

Autres variables :

La distance du point d'écoute à une trouée dans la canopée semble induire des différences dans l'activité des chiroptères; les couvertures arborées les plus denses (distance à une trouée supérieure à 20 m) recueillent en

moyenne 23,6 c/h contre 40,5 c/h pour les stations proches d'une trouée (< 20 m); cependant la disparité entre les données n'a pas permis de valider statistiquement la différence globale.

En théorie, la présence de pâturage (ovins, bovins) au moment des relevés est censée apporter un supplément de biomasse en proies pour les chiroptères insectivores, grâce aux nombreux diptères et coléoptères coprophages. Cette hypothèse n'est pas vérifiée ici : les secteurs pâturés accueillent significativement ($p < 0,05$; test de Wilcoxon) moins d'activité (24,1 c/h) que ceux sans pâturage récent (40,6 c/h). Les zones pâturées sont presque toujours herbacées, or nos résultats montrent que c'est la présence d'une strate buissonnante qui est favorable; il semble donc que l'apport des insectes coprophages (dont la quantité est peut-être par ailleurs limitée par les traitements antiparasitaires du bétail) ne compense pas la productivité de la lande en insectes. Enfin une strate herbacée rendue très rase par un pâturage intensif est sans doute peu productrice d'une entomofaune variée et abondante.

Variations interannuelles : sites de Mollières et Sestrière

Les deux sites de Mollières et Sestrière ont un point commun : ils sont les seuls sites au sein du Parc National, représentatifs respectivement du mélézin mixte (Mélèze

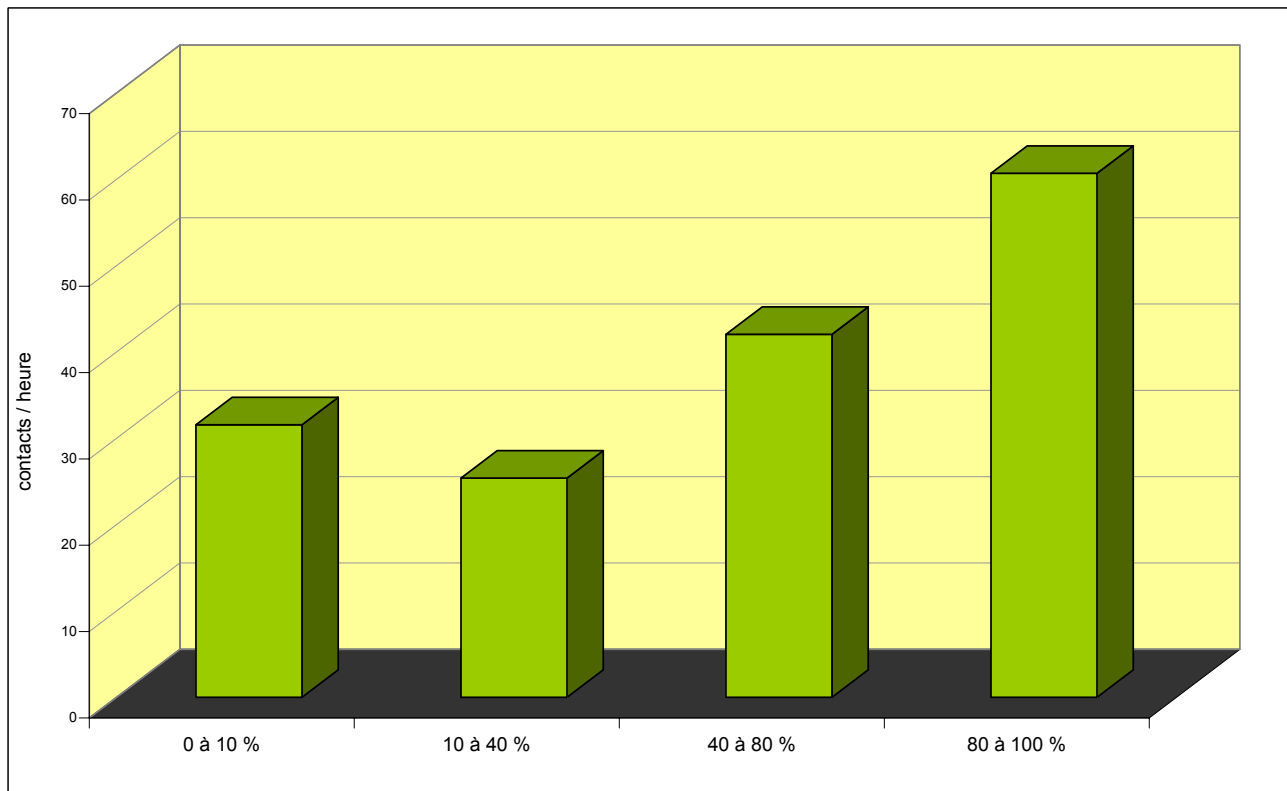


Fig. 12: Indices d'activité (exprimés en nombre de contacts / heure) selon le pourcentage de couverture de la strate buissonnante.

et Pin cembro principalement) et du mélézin vieux (présence significative d'arbres de plus de 300 ans). Ces caractères uniques ont généré un problème d'application du protocole, la variabilité inter-sites ne pouvant être évaluée pour ces deux types forestiers. Nous avons tenté de le transformer en avantage en répétant tous les deux ans la même pression d'inventaire sur les mêmes stations ; ceci a permis d'évaluer, sur une période de six ans, si des variations se produisaient au sein d'un même site concernant la composition spécifique et l'abondance d'activité des chiroptères. Les résultats sont susceptibles de nous éclairer sur les stratégies d'occupation de l'espace par les différentes guildes de chauves-souris forestières, dans ces habitats et à ces altitudes : présence exclusive de groupes d'individus non structurés socialement dans un but de reproduction (mâles et immatures par exemple), ou existence de colonies de mise-bas, de harems en période des accouplements, etc.

Vallon de Mollières (Vésubie) :

Au total 21 stations correspondant au type «Mmm,la» ont été inventoriées au cours des trois années concernées : 2005, 2007 et 2009 ; parmi ces 21 stations, deux groupes de six stations ont fait l'objet de répétitions.

Composition spécifique : Au total ce sont 18 espèces (Tableau 9) qui ont été contactées, ce qui met ce site, avec celui de Sestrière, dans le peloton de tête de la diversité maximale. La session 2009 affiche un nombre d'espèces inférieur à ceux de 2005 et 2007 (respectivement 10, 13 et 16), elle a cependant permis d'identifier jusqu'à l'espèce (*P. auritus*) deux contacts (sur les cinq recueillis) du groupe *Plecotus*, grâce aux caractéristiques des signaux recueillis.

Parmi les espèces dont la présence est constante sur les trois années, on trouve :

- cinq taxons de sous-bois : *M. brandtii*, *M. daubentonii*, *M. mystacinus*, *M. nattereri*, *Plecotus* sp.
- deux taxons de lisière : *P. pipistrellus*, *H. savii*
- deux taxons de haut vol : *N. leisleri*, *T. teniotis*

A l'exception de *M. alcahoë*, *M. myotis* et *B. barbastellus*, l'inconstance des autres espèces s'explique logiquement par leur statut migrateur (*P. nathusii*, *N. lasiopterus*, *N. noctula*, *V. murinus*), leur tendance thermophile (*M. emarginatus*, *P. kuhlii*), ou leur rareté dans la zone considérée (*M. bechsteinii*, *E. nilssonii*), caractéristiques faisant d'eux probablement des visiteurs occasionnels.

La mise en évidence de *M. alcahoë*, *M. myotis* et *B. barbastellus* a certainement souffert en 2009 de



Photo 4 : Partie haute du vallon de Mollières

Tableau 9: Liste comparée des espèces contactées dans le vallon de Mollières en août 2005, août 2007 et juillet 2009.

Nom latin	Session 2005	Session 2007	Session 2009
<i>Myotis alcaethoe</i>	X	X	
<i>Myotis brandtii</i>	X	X	X
<i>Myotis daubentonii</i>	X	X	X
<i>Myotis emarginatus</i>		X	
<i>Myotis mystacinus</i>	X	X	X
<i>Myotis nattereri</i>	X	X	X
<i>Myotis bechsteinii</i>			X
<i>Myotis myotis</i>		X	
<i>Nyctalus lasiopterus</i>		X	
<i>Nyctalus noctula</i>	X		
<i>Nyctalus leisleri</i>	X	X	X
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	X	X	
<i>Pipistrellus nathusii</i>		X	
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	X	X	X
<i>Hypsugo savii</i>	X	X	X
<i>Barbastella barbastellus</i>	X	X	
<i>Plecotus auritus</i>			X
<i>Plecotus auritus/macrobullaris</i>	X	X	(X)
<i>Tadarida teniotis</i>	X	X	X
TOTAL	13	16	10

conditions qui ont altéré aussi bien la diversité que l'abondance d'activité: un retard très marqué du cycle saisonnier sur la zone (avec de grosses quantités de neige encore présentes en juin) est une cause explicative possible.

Il est donc très probable que le site de Mollières accueille un cortège relativement stable de douze espèces, dont dix sont liées de près à la nature et à la structure de la végétation présente (les espèces de haut vol ont une stratégie qui répond moins étroitement aux conditions locales).

Statut des espèces: Ces douze espèces appartiennent à différentes guildes écologiques (BARATAUD, 2012, p. 274) liées au comportement de chasse et au régime alimentaire (en relation avec des spécialisations morphologiques et acoustiques):

1. La guildes des **forestières glaneuses** au **régime spécialisé** comprend *M. myotis* et le genre *Plecotus*.
2. La guildes des **forestières** chassant en **poursuite** avec un **régime spécialisé** est limitée à *B. barbastellus*.
3. La guildes des **forestières glaneuses** avec un **régime peu spécialisé** est limitée à *M. nattereri*.
4. La guildes des **forestières** chassant en **poursuite** avec un **régime peu spécialisé** est dominante: *M. alcaethoe*, *M. brandtii*, *M. daubentonii*, *M. mystacinus*.

5. La guildes des espèces de **lisières** chassant en **poursuite** avec un **régime peu spécialisé** comprend *P. pipistrellus* et *H. savii*.
6. La guildes des chasseurs **aériens** en **poursuite** avec un **régime spécialisé** est limitée à *T. teniotis*.
7. La guildes des chasseurs **aériens** en **poursuite** avec un **régime peu spécialisé** est limitée à *N. leisleri*.

Les guildes 1 et 2 sont à considérer comme sensibles à cause de leur niche trophique étroite, centrée sur les lépidoptères et les coléoptères carabiques; à l'exception de *M. myotis* (qui gîte en bâtiments ou cavités et chasse jusqu'à 25 km du gîte diurne), leur présence est sous-tendue à l'existence de gîtes adéquats (principalement fissures arboricoles, voire rupestres) dans un rayon de quelques kilomètres, et leur abondance est directement liée à celle de leurs proies.

Les guildes 1 à 4 comprennent des espèces dont la morphologie et stratégie d'occupation de l'espace en font des espèces plutôt sédentaires avec de petits territoires et des déplacements de faible amplitude. Ces considérations, valables en plaine pour des groupes reproducteurs, sont peut-être différentes dans un contexte montagnard avec une saison de chasse limitée à quatre mois environ: des déplacements saisonniers sont très probables, la saison d'hibernation ne pouvant durer aussi longtemps. Les conditions climatiques estivales difficiles à ces altitudes pourraient exclure les femelles en période de gestation et d'élevage des jeunes; aussi il semble hasardeux de formuler le terme de «population» concernant les espèces présentes sur le site. Cependant la constance de présence, sur trois ans, de 65% des espèces notées dans le vallon de Mollières, indique une fidélité révélatrice d'un comportement probable de territorialisation des individus; aussi quels que soient le statut des individus et la part du cycle effectué sur place, les données recueillies indiquent une importance réelle de la place des chiroptères dans ces écosystèmes. Il est à noter à ce sujet un fait remarquable observé en 2007, concernant *N. leisleri*. Chez cette espèce, les mâles en période d'accouplements (de mi-août à fin septembre) tiennent des places de chant sur des troncs d'arbres en vue de former des harems; à cet effet ils produisent des signaux de type social (différents des émissions sonar) de manière répétée (environ 1 par seconde). Entre le 12 et le 14 août, sur six stations de part et d'autres du torrent, 3094 signaux ont été comptabilisés (ils n'ont pas été intégrés dans les analyses présentées dans cette étude, l'activité étant ici liée à un comportement social – sans lien fort avec la qualité de l'habitat – et non à un comportement de chasse). Cette observation apporte une information précieuse: cette phase importante du cycle de reproduction peut donc se dérouler, pour certaines espèces, dans ce genre de milieu.

Niveau d'activité: L'activité globale sur l'ensemble des stations et des années est de 43 contacts/heure. Lors de l'année 2005 quinze stations (Ingolf et Chardole) ont été

suivies ; puis en 2007 six nouvelles stations (Germas) ont été décrites, ce qui porte le total à 21 stations. Douze d'entre elles ont fait l'objet de répétition sur deux ans : six stations (Ingolf) en 2005 et 2007, et 6 stations (Germas) en 2007 et 2009. La comparaison des indices toutes espèces confondues pour les stations ayant fait l'objet de répétitions de 2005 à 2009 (Tableau 10) montre une décroissance significative de l'activité entre 2005 et 2007 ($p < 0,05$; test de Kruskal-Wallis), qui est principalement due à une forte activité de *Hypsugo savii* en 2005 ; cette espèce, au vol plus puissant que celui des pipistrelles, a certainement un rayon d'action plus important, les différentes parties de son domaine vital étant exploitées au gré de ses déplacements en fonction des abondances ponctuelles des insectes de lisière.

Si l'on examine l'évolution espèce par espèce, on s'aperçoit que toutes n'obéissent pas à la tendance globale : l'activité de *M. brandtii* et *M. nattereri* (et du groupe *Myotis* sp.), toutes espèces liées au sous-bois, est en augmentation, peut-être en lien avec une amélioration ponctuelle des ressources en proies disponibles.

Vallon de Sestrière-La Braise (Haute-Tinée) :

Au total 13 stations correspondant au type «Mpv» (six stations sur herbe et sept stations sur lande) ont été inventoriées ; parmi ces 13 stations décrites et inventoriées en 2004, deux groupes de trois stations (trois sur herbe et

trois sur lande) situées tout au long du fond de vallon ont fait l'objet de répétitions en 2006 et 2008.

Composition spécifique : Au total ce sont 20 espèces (Tableau 11) qui ont été contactées, ce qui constitue un record (91 % de la diversité constatée, 83 % de la diversité attendue) parmi tous les sites inventoriés. Le nombre diminue de 2004 à 2008, mais ce sont surtout les espèces réputées migratrices (*N. noctula*, *V. murinus*, *P. nathusii*) ou les espèces de haut vol (*N. leisleri*, *E. nilssonii*, *T. teniotis*) qui sont responsables de cette diminution ; les espèces typiques de sous-bois affichent des tendances plus stables. La présence ponctuelle (12 contacts sur une seule station en 2004) de *M. bechsteinii* et celle, faible mais régulière, de *M. emarginatus*, sont remarquables à cette altitude.

Parmi les espèces dont la présence est stable sur les trois années, on trouve :

- cinq taxons de sous-bois : *M. emarginatus*, *M. daubentonii*, *M. mystacinus*, *M. nattereri*, *Plecotus* sp.
- quatre taxons de lisière : *P. pipistrellus*, *P. kuhlii*, *E. serotinus*, *H. savii*.

L'inconstance des autres espèces s'explique logiquement par leur statut migrateur (*P. nathusii*, *N. lasiopterus*, *N. noctula*, *V. murinus*), ou leur rareté dans la zone considérée (*M. bechsteinii*, *M. brandtii*, *E. nilssonii*). Le cas de *N. leisleri*, bien présente sur la zone d'étude,

Tableau 10 : Activité (comparée entre 2005, 2007 et 2009) et représentativité des espèces (réparties selon un gradient vertical croissant d'intensité d'émission) contactées dans le vallon de Mollières. En gras : indices spécifiques les plus élevés pour la catégorie d'intensité et l'année considérées.

Intensité d'émission	Espèces	Indice activité 2005	Indice activité 2007	Indice activité 2009
faible	<i>Plecotus auritus/macrobullaris</i>	1,0	1,3	0,5
	<i>Myotis emarginatus</i>		0,2	
	<i>Myotis bechsteinii</i>			0,5
	<i>Myotis alcathoe</i>	2,2	0,6	
	<i>Myotis mystacinus</i>	3,6	4,0	2,3
	<i>Myotis brandtii</i>	2,4	11,3	18,0
	<i>Myotis daubentonii</i>	0,1	1,8	0,2
	<i>Myotis nattereri</i>	5,6	5,2	11,0
	<i>Myotis</i> sp.	6,9	5,4	13,5
	<i>Barbastella barbastellus</i>	0,2	0,1	
moyenne	<i>Myotis myotis</i>		0,2	
	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	11,5	18,3	9,2
	<i>Pipistrellus kuhlii</i>	1,9	1,3	
	<i>Pipistrellus nathusii</i>		0,04	
	<i>Hypsugo savii</i>	34,7	6,2	7,3
forte	<i>Nyctalus leisleri</i>	5,0	6,9	1,5
	<i>Nyctalus noctula</i>	0,04	0,04	
	<i>Tadarida teniotis</i>	0,7	0,9	0,2
Total		75,9	63,3	64,1

Tableau 11 : Liste comparée des espèces contactées dans le vallon de Sestrière en août 2004, août 2006 et août 2008.

Nom latin	Session 2004	Session 2006	Session 2008
<i>Myotis daubentonii</i>	X	X	X
<i>Myotis mystacinus</i>	X	X	X
<i>Myotis alcaethoe</i>	X	X	
<i>Myotis emarginatus</i>	X	X	X
<i>Myotis nattereri</i>	X	X	X
<i>Myotis bechsteinii</i>	X		
<i>Myotis brandtii</i>			X
<i>Nyctalus noctula</i>	X		
<i>Nyctalus leisleri</i>	X		
<i>Eptesicus serotinus</i>	X	X	X
<i>Eptesicus nilssonii</i>	X	X	
<i>Vespertilio murinus</i>	X		
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	X	X	X
<i>Pipistrellus nathusii</i>	X	X	
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	X	X	X
<i>Hypsugo savii</i>	X	X	X
<i>Plecotus auritus</i>			X
<i>Plecotus macrobullaris</i>			X
<i>Plecotus sp.</i>	X	X	
<i>Barbastella barbastellus</i>		X	X
<i>Tadarida teniotis</i>	X	X	
TOTAL	17	14	12

est plus étonnant : apparemment il n'existe pas de population proche fréquentant régulièrement le site (Groupe Chiroptères de Provence, comm. pers.) ; d'une façon générale les espèces de haut vol sont rares sur le site (surtout en 2008), ce qui pourrait provenir de caractéristiques abiotiques peu propices à la formation d'essaïms dérivants de petits insectes ; les caractéristiques écologiques de l'habitat forestier ne semblent pas en cause, comme en témoignent la diversité et l'activité des espèces de sous-bois.

Il est donc très probable que le site de Sestrière accueille un cortège relativement stable de dix espèces, dont neuf sont liées de près à la nature et la structure de la végétation arborée présente (*E. serotinus* est une espèce plus plastique, fréquentant surtout les lisières mais aussi les prairies et les sous-bois).

Ces neuf espèces appartiennent à différentes guildes écologiques (voir tableau en annexe), liées au comportement de chasse et au régime alimentaire (en relation avec des spécialisations morphologiques et acoustiques) :

- La guildes des **forestières glaneuses** au **régime spécialisé** : genre *Plecotus*.
- La guildes des **forestières** chassant en **poursuite** avec un **régime spécialisé** : *B. barbastellus*.

- La guildes des **forestières glaneuses** avec un **régime peu spécialisé** : *M. nattereri*.
- La guildes des **forestières** chassant en **poursuite** avec un **régime peu spécialisé** : *M. daubentonii*, *M. mystacinus*.
- La guildes des espèces de **lisières** chassant en **poursuite** avec un **régime peu spécialisé** est dominante avec *P. pipistrellus*, *P. kuhlii*, *E. serotinus* et *H. savii*.

Niveau d'activité :

Le site de Sestrière montre de grandes variations dans les niveaux d'activité d'une année sur l'autre. Rares sont les espèces qui n'affichent pas des différences très importantes de leurs indices d'activités entre 2004 et 2008 (Tableau 12). L'année 2006 génère moins d'activité de chasse, peut-être à cause de conditions trophiques particulières, la disponibilité alimentaire dans ces forêts à 2000 m devant être irrégulière. Les guildes les plus actives varient fortement d'une année à l'autre, les espèces présentant un indice significatif (> 1) affichent une grande instabilité. Cela plaide pour un schéma d'occupation de ces zones par des individus de type « visiteur opportuniste » (mâles ou immatures). Il est possible que les variations interannuelles de disponibilité alimentaire, associées aux conditions climatiques pouvant se montrer rudes en période de mise bas, soient autant de facteurs limitants à l'installation pérenne de colonies de mise bas à ces altitudes, même lorsque, grâce aux vieux arbres, les potentialités d'accueil en gîtes semblent ici optimales.

Exigences écologiques des guildes de chiroptères forestiers :

Il est apparu intéressant de vérifier si les guildes de chiroptères forestiers (BARATAUD, 2012, p. 274) affichaient des préférences particulières dans les caractéristiques de leurs habitats de chasse. Afin de définir quelles variables influençaient leur pression d'utilisation de l'habitat, des modèles de régression linéaire (GLM) ont été mis en place. Le Tableau 13 présente les tendances s'avérant significatives.

COMMENTAIRES

Composition spécifique

Un cortège de 22 espèces (91,6% de la diversité attendue) relevée à des altitudes de 1800 à 2100 m s'avère étonnant ; des études en montagne basées sur la même méthodologie ont fourni les résultats suivants :

- En Corse, dans des peuplements de Pin laricio (*Pinus nigra corsicana*) allant de la futaie jeune à âgée situés entre 1000 et 1500 m : 17 espèces (85 % de la diversité attendue) (BARATAUD, 2002a).
- Dans le Massif Central (région Auvergne), dans des

Tableau 12: Activité (comparée entre 2004, 2006 et 2008) et représentativité des espèces (réparties selon un gradient vertical croissant d'intensité d'émission) contactées dans le vallon de Sestrière-La Braisse (Haute-Tinée). En gras : indices spécifiques les plus élevés pour la catégorie d'intensité et l'année considérées.

Intensité d'émission	Espèces	Indice activité 2004	Indice activité 2006	Indice activité 2008
faible	<i>Plecotus auritus/macrobullaris</i>	1,1	7,2	1,6
	<i>Myotis emarginatus</i>		0,3	0,2
	<i>Myotis bechsteini</i>	0,5		
	<i>Myotis alcathoe</i>	0,8	1,2	
	<i>Myotis mystacinus</i>	15,3	3,3	11,6
	<i>Myotis brandtii</i>			1,4
	<i>Myotis daubentonii</i>	0,3	8,5	2,5
	<i>Myotis nattereri</i>	5,1	2,4	3,0
	<i>Myotis sp.</i>	2,4	1,4	7,5
		<i>Barbastella barbastellus</i>		5,0
moyenne	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	10,1	2,6	36,6
	<i>Pipistrellus kuhlii</i>	5,2	11,0	1,2
	<i>Pipistrellus nathusii</i>	0,7	0,1	
	<i>Hypsugo savii</i>	24,2	2,5	36,9
forte	<i>Eptesicus serotinus</i>	0,9	0,3	1,2
	<i>Eptesicus nilssoni</i>	0,6	0,5	
	<i>Vespertilio murinus</i>	0,1		
	<i>Nyctalus leisleri</i>	2,4		
	<i>Nyctalus noctula</i>	0,2		
	<i>Tadarida teniotis</i>	0,2	0,1	
Total		70,0	46,6	103,8

Tableau 13: Préférences écologiques des guildes de chiroptères forestiers.

Guildes écologiques			Couverture arborée	Couverture buissonnante	Couverture herbacée	Age peuplement
Forestier	Glaneur	Spécialiste	dense	dense		vieux
Forestier	Glaneur	Ubiquiste			dense & haute	
Forestier	Poursuite	Spécialiste		dense		
Forestier	Poursuite	Ubiquiste			dense & haute	vieux

peuplements de hêtraie-sapinière du Forez situés entre 1200 et 1500 m: 10 espèces (43 % de la diversité attendue) (Giosa & Giosa, non publié).

Rhinolophus ferrumequinum est sans doute trop thermophile pour être présent au-delà de 1000 m dans le massif du Mercantour: les populations connues dans le Parc sont situées dans la basse vallée de la Roya, secteur sous influence méditerranéenne marquée; lors de l'inventaire 1993-2000 un contact avait été relevé sur cette espèce dans un verger d'oliviers de Breil/Roya à 400 m d'altitude (BARATAUD, 1997) où se trouve une colonie de mise bas; une autre colonie se situe à Saorge à une altitude équivalente, et les sites d'hibernation sont tous en dessous de 950 m (Groupe Chiroptères de Provence, comm. pers.). *Plecotus austriacus* n'est jamais

noté dans le contexte de végétation typique des Alpes internes, même dans la partie sud du Massif (Favre, comm. pers.); sa présence sur le secteur d'étude est donc très improbable.

Seuls *Pipistrellus pygmaeus* et *Rhinolophus hipposideros* n'ont pu être notés lors de ce programme, ce qui indique une rareté voire une absence de ces zones ou de l'habitat étudié. Leur limite altitudinale se situe peut-être en dessous de 1800 m. Lors du programme d'inventaires mené de 1993 à 2000, *R. hipposideros* avait été contacté sur deux sites, respectivement au col de Barel (Haut-Var) à 1460 m (BARATAUD, 1993) et dans le vallon de Gouargas (Roya) à 990 m (BARATAUD, 1998); bien qu'un individu ait été trouvé (percuté par une voiture) sous le col de la Cayolle vers 2000 m, les

gîtes d'été (Entraunes, vallée du Haut-Var) et d'hiver (St-Etienne-de-Tinée) se situent à 1500 m maximum.

Myotis myotis est une espèce liée aux habitats dont la strate végétale basse est suffisamment rare ou clairsemée pour rendre accessible les gros invertébrés circulant sur le sol (ARLETTAZ, 1996) ; or les peuplements de Mélèzes, par leur faible ombrage et leur tolérance compétitive, génèrent toujours un sous-bois à strate herbacée et/ou buissonnante haute et dense, ce qui est peu favorable à ce chiroptère et explique certainement sa présence rare et son niveau d'activité faible dans nos résultats.

Niveau d'activité

Le but est ici de déduire la qualité d'un habitat inventorié au détecteur, à partir du relevé de l'activité des chiroptères (nombre et nature des contacts acoustiques). On peut ainsi comparer les résultats entre habitats pour une hiérarchisation basée sur le principe que les chiroptères sont des bio-indicateurs valables, car situés au sommet de leur pyramide alimentaire.

Une étude (CELUCH & ZAHN, 2008) de modélisation de l'activité de survol, par un chiroptère tout au long de la nuit, d'un paysage composé d'habitats variables en surfaces, semble conclure que le détecteur n'est pas l'outil idéal, et que le radio-pistage apporte moins de biais... Nous prétendons au contraire que cette dernière

technique est limitée par plusieurs inconvénients majeurs : les erreurs fréquentes de localisation à distance par triangulation (qui hypothèquent les chances d'obtenir des informations sur des microhabitats), l'absence ou l'imprécision d'informations qualitatives sur l'activité des animaux, l'extrapolation à partir d'un très petit nombre d'individus suivis, la lourdeur logistique, le caractère vulnérant, etc. Elle apporte des informations complémentaires (données spatiales sur l'utilisation de l'espace pour un individu donné) mais non concurrentes. Le détecteur, avec sa capacité à évaluer le type d'activité (chasse, transit, social... ou nulle : un individu au repos sur un arbre n'émet pas de signaux sonar contrairement à un animal radiopisté) pour tous les chiroptères passant dans son rayon de perception, est à l'heure actuelle l'outil le plus souple d'utilisation et le plus performant pour accorder une valeur de l'utilisation de l'habitat.

Les indices d'activité (toutes espèces confondues) recueillis dans les mélèzins du Mercantour peuvent être comparés avec ceux d'autres milieux forestiers également dominés par les conifères et inventoriés selon une méthode identique (Fig. 13). Avec un indice de 63,4 contacts par heure, les mélèzins du Parc du Mercantour constituent le record actuel pour les altitudes considérées : les valeurs recueillies en Corse dans les peuplements de Pin laricio (*Pinus nigra corsicana*) sont plus élevées (79 c/h), mais à

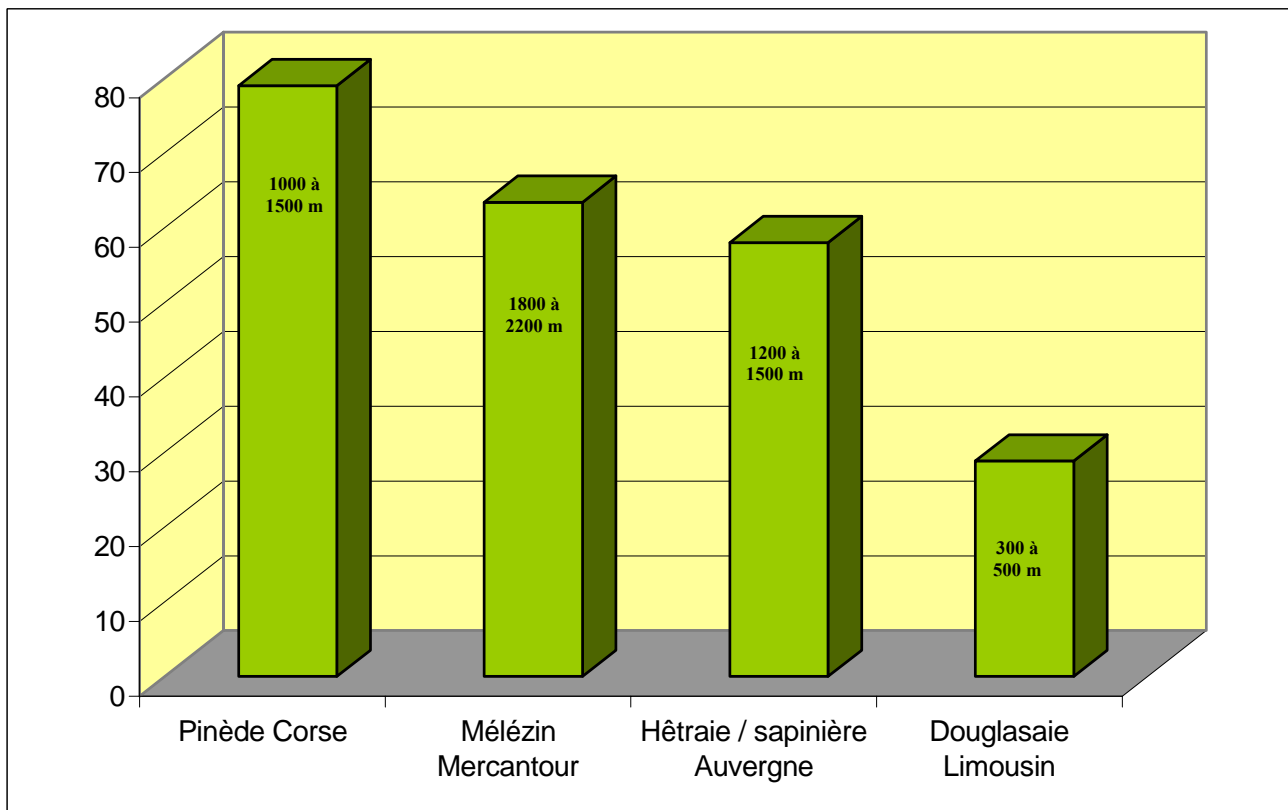


Fig. 13 : Indices d'activité (exprimés en nombre de contacts / heure) comparés entre plusieurs types de forêts de conifères étudiées en France.

des altitudes bien plus faibles, dans un contexte purement méditerranéen (BARATAUD, 2002a); les autres indices provenant des hêtraies-sapinières (*Fagus sylvatica* & *Abies alba*) du Forez (Giosa & Giosa, non publié) sont légèrement inférieurs (58 c/h); enfin les plantations en futaie régulière monospécifique de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) en Limousin font tomber l'indice à 28,8 c/h alors qu'elles sont en contexte collinaire à environ 500 m d'altitude, ces peuplements ne reproduisant pas il est vrai un contexte écologique correspondant au terme de forêt; à titre de comparaisons les forêts de feuillus situées dans la même zone géographique accueillent une activité de 75,1 c/h, typique des peuplements autochtones caducifoliés de plaine (BARATAUD & GIOIA, 2012).

La phénologie de l'activité de chasse au cours d'une soirée montre généralement un pic dans la première demi-heure (BARATAUD *et al.*, 2010; BARATAUD & GIOIA, 2012); dans la présente étude la phénologie est très différente: à part le site de Sestrière en 2004, la tendance globale montre un maximum centré sur le milieu de la soirée. Il est possible qu'une bonne part des individus chassant sur ces sites gîtent plus bas dans la vallée, attirés par des conditions thermiques plus favorables et par une disponibilité plus forte, notamment concernant les gîtes en bâtiments, rares ou absents en altitude; leur arrivée sur leurs territoires de chasse s'en trouverait retardée. Il est possible aussi que la rareté en altitude des points d'eau calme prive les diptères nématocères de leurs lieux de ponte et limite leur biomasse; leur pic d'activité étant au crépuscule, ils conditionnent sûrement en grande partie la présence ou l'absence du même phénomène chez leurs prédateurs.

Concernant le site de La Gasta (Roya) l'activité de chasse exceptionnelle (345 c/h) n'est pas facile à interpréter. Si l'on s'intéresse aux variables descriptives des six stations, dispersées sur une surface de 6 hectares environ, elles ne sont pas significativement différentes de celles relevées sur les autres sites. Par exemple le site de Sanguinière (Haut-Var) présente sensiblement les mêmes variables alors qu'il affiche des valeurs très faibles (15,9 c/h). L'exposition nord du site de La Gasta et sa situation (trois stations en bas de pente, trois à mi pente), sont des facteurs qui ressortent comme favorisant dans certaines analyses de sites. Quelques observations de terrain peuvent constituer un faisceau de facteurs positifs, sans pour autant permettre d'évaluer leur influence: le mélézin de La Gasta encadre un fond de prairie parcouru de plusieurs bras de torrent formant un fond de cirque en pente douce; une vacherie et quelques cabanes peuvent constituer des gîtes proches particulièrement favorables à l'accueil de groupes d'individus; la prairie comme le sous-bois présentaient une végétation haute presque «luxuriante» avec de nombreuses ombellifères riches en coléoptères, hyménoptères et diptères butineurs. Sa suppression du jeu de données pour les analyses d'habitats forestiers a évité de générer un effet site qui masquait les variations entre les autres stations; la raison

de cette forte activité sur La Gasta n'étant pas explicable par les variables décrites par le protocole, cela peut inciter à augmenter les variables descriptives lors de prochaines études au contexte général autour des stations d'écoute.

La végétation de lande en sous-bois en tant que facteur favorisant l'activité de chasse des chiroptères pourrait s'expliquer par l'existence d'un cortège d'insectes liés à ce type de végétaux, qui viendrait augmenter la biomasse entomologique générée par les graminées (toujours associées aux chaméphytes). Il manque ici des relevés qualitatifs et quantitatifs qui pourraient éventuellement valider l'hypothèse d'une différence de production en proies entre herbe et lande. Nous avons observé cependant que tous les sites sur lande inventoriés présentaient systématiquement une forte abondance de lépidoptères géométridés: durant la journée, chaque pas dans la lande provoquait l'envol de phalènes (jusqu'à plusieurs dizaines à chaque pas sur le site de Mollières en 2007); ce fait à lui seul pourrait expliquer la présence de *B. barbastellus* (spécialisée sur les petits lépidoptères) exclusivement dans les mélézins sur lande. Ce phénomène n'a jamais été noté dans les mélézins sur herbe.

Variations interannuelles : sites de Mollières et Sestrière

Des séances de capture au filet ont été réalisées à quelques reprises sur ces deux sites par C. Joulot et E. Cosson (comm. pers.) en même temps que nos points d'écoute.

À Sestrière (2004, 2008), 41 individus de cinq espèces (*M. mystacinus*, *M. nattereri*, *P. pipistrellus*, *H. savii*, *P. auritus*) ont été capturés; les mâles étaient au nombre de 31 (76%) et les femelles au nombre de 10; parmi ces dernières, aucune n'était allaitante et une était clairement immature (*M. nattereri*).

À Mollières (2005), 32 individus adultes de sept espèces (*M. mystacinus*, *M. nattereri*, *P. pipistrellus*, *H. savii*, *N. leisleri*, *P. auritus*, *T. teniotis*) ont été capturés; la sex-ratio était de 1; parmi les femelles, six étaient allaitantes (cinq *P. auritus* et un *M. nattereri*); il est troublant de constater que les deux espèces ayant fait l'objet de captures de femelles allaitantes sont toutes jugées stables dans leur niveau d'activité entre 2005 et 2009.

Il semble donc bien que ces zones d'altitude puissent accueillir des populations reproductrices, au moins pour les espèces de sous-bois à petit territoire et faible rayon d'action. Cependant cette capacité doit être très variable d'un site à l'autre en fonction des possibilités de gîte, des conditions climatiques et de l'historique des peuplements locaux. Ainsi Sestrière présente toutes les caractéristiques d'un site d'accueil très riche, mais surtout (voire uniquement) pour des populations en estive, non reproductrices; à Mollières l'existence de colonies de mise bas est très probable à certaine pour quelques espèces typiquement forestières.

Perspectives de gestion

Le milieu forestier est de plus en plus considéré, à juste titre, comme un habitat-clé pour une majorité de chiroptères européens (MESCHÉDE & KELLER, 2000). Si les milieux forestiers de plaine commencent à être un peu mieux connus, beaucoup d'aspects restent à étudier sur les capacités d'accueil des forêts de montagne pour les chiroptères.

Nos résultats concluent de façon nette vers la prédominance de deux facteurs explicatifs de l'activité des chiroptères dans les mélézins du Parc National du Mercantour :

- L'âge des peuplements : la présence de vieux Mélèzes âgés de plus de 300 ans augmente l'activité en moyenne de 50%.
- La couverture de la sous-strate : lorsqu'elle dépasse 50% de lande à rhododendron, myrtille et genévrier, l'activité s'en trouve augmentée de 99%.

Ces deux facteurs sont intimement liés aux usages sylvicoles et pastoraux.

La déforestation générale opérée durant la période historique a justifié des opérations de reboisement pour la protection des sols sur pente, qui restent encore récentes en regard des cycles de succession forestière dans ces zones d'altitude. Aussi les Mélèzes issus des reboisements RTM (fin XIX^e - début XX^e siècles) sont malgré leur âge à considérer comme jeunes, d'autant que si leur rôle de stabilisateur des sols sur pentes fortes est en partie réalisé, celui de reconstitution d'un sol forestier est encore loin d'être accompli. D'où la difficulté de trouver à l'heure actuelle au sein de la zone Parc des peuplements anciens et mixtes.

Une des priorités urgentes serait donc d'accorder une protection intégrale aux rares stations contenant encore de vieux Mélèzes (Sestrière tout particulièrement, car d'une surface significative et d'un accès facile pouvant générer des vellétés d'exploitation du bois). Il serait opportun de prévoir rapidement la mise en protection d'une surface conséquente de mélézin (parcelles de 300 ha minimum) dans chaque secteur du Parc, en vue de programmer l'existence dans l'avenir d'un réseau cohérent de vieilles forêts (évoluant naturellement vers la cembraie avec taches de Mélèzes dans les zones de chablis). Le statut de RBI (réserve biologique intégrale) ou de réserve intégrale (prévu par la loi d'avril 2006 régissant désormais les parcs nationaux) correspondent bien à l'esprit des mesures nécessaires.

La présence de lande en sous-bois est très probablement sous contrainte de plusieurs facteurs, édaphiques notamment. La disparition des chaméphytes ligneux dans de nombreuses zones est généralement liée à une destruction mécanique pour favoriser le pâturage (les troupeaux évitant les couvertures buissonnantes fortes (> 50%). Par la suite un pâturage même mesuré peut hypothéquer les chances de réimplantation d'une lande là où elle a disparu et empêcher son extension là où elle subsiste à l'état relictuel. La volonté de préserver

et d'étendre les surfaces de mélézin sur lande passe donc par des plans de pâturage qui tiennent compte de cette contrainte. A cet effet le pâturage bovin est souvent considéré comme moins traumatisant pour la lande que le pâturage ovin ; l'exemple de Mollières, pâturé chaque année par des bovins, vient nuancer cette hypothèse : les pentes les plus riches en landes (versant nord et Ingolf) sont justement les moins pâturées et la lande est absente des secteurs où la pression de pâturage s'exerce.

Les peuplements sur lande les plus remarquables (Mollières, Sestrière, Amprène) pourraient faire l'objet d'une surveillance particulière, afin que le pâturage, lorsqu'il existe, ne vienne pas dégrader l'état actuel ; une reconstitution de la lande sur les versants sud s'imposerait même sur un site comme Mollières, afin d'enrayer un processus possible de régression.

Un recensement des taches de lande dans les mélézins sur herbe pourrait être effectué, sur la base du travail de LAURENT (1983) actualisé par des vérifications sur le terrain ; certaines (comme dans le vallon de Fontanalbe, au-dessus de La Minière) restent bien dynamiques mais sont trop limitées en surface. Une formation d'exclos sur le long terme, pour éviter l'abroustissement par les troupeaux dans toutes ces zones, est la seule mesure capable de préserver et de restaurer cet habitat précieux ; ces mesures seraient à préciser et adapter en fonction des usages pastoraux locaux.

Perspectives d'études

Plusieurs questions restent sans réponse à l'issue de cette étude :

- Quelle est la disponibilité en gîtes arboricoles des différents types de mélézins étudiés ?
- Quelle est la part entre gîtes arboricoles, gîtes rupestres et gîtes en bâtiments pour chaque espèce concernée, avec quelles préférences ?
- Quel rôle joue la densité de gîtes dans l'abondance d'activité de chasse de chaque espèce sur un même lieu ?
- Quel est le statut précis (reproducteur *versus* visiteur) des individus chassant dans ces peuplements ? La mise bas peut-elle avoir lieu sur place malgré les conditions climatiques ?
- Le nombre de gîtes arboricoles est-il un facteur prioritaire ou secondaire à la présence de colonies de mise bas ?

Les réponses nécessitent d'autres moyens d'investigation que ceux utilisés dans cette étude : notamment la capture (données biologiques sur les individus) et le marquage (pose d'émetteurs pour suivre les individus dans leurs déplacements sur plusieurs nuits et jusqu'à leurs gîtes).

Ces données seraient précieuses pour conforter le rôle de ces peuplements pour les guildes de chiroptères présentes.

RESUME

Les connaissances sur les peuplements de chiroptères en montagne sont lacunaires. De 2004 à 2009 de nombreux points d'écoute au détecteur ont été réalisés dans des forêts de Mélèze d'Europe *Larix decidua* du Parc National du Mercantour (Alpes du sud) entre 1800 et 2200 m d'altitude. Les résultats montrent une forte diversité avec 21 espèces, et un niveau d'activité global comparable à certaines forêts de plaine (63,4 c/h). La comparaison de l'activité entre espèces et selon les variables de l'habitat forestier montre une attractivité plus forte pour les peuplements de Mélèzes âgés sur lande buissonnante, et des préférences de certaines guildes écologiques de chiroptères pour certains sous-types forestiers. Des hypothèses sont formulées sur le statut plus ou moins sédentaire des populations inventoriées. Outre l'intérêt des résultats pour une meilleure connaissance des chiroptères en altitude, ils permettent de préconiser des orientations de gestion pour une bonne prise en compte de ces espèces dans l'écosystème montagnard.

REMERCIEMENTS

Cette étude n'aurait pu être réalisée sans la volonté active et les financements du Parc National du Mercantour; merci à Benoît Lequette et Alain Morand (service scientifique), et à Pierre Commenville (directeur adjoint) pour avoir soutenu ce programme.

L'ONF a participé en mettant à notre disposition des journées de travail des membres de son réseau Mammifères, grâce à l'action de Laurent Tillon.

Il m'est très agréable de citer les personnes ayant participé au déroulement de ce programme dans une ambiance aussi amicale qu'efficace :

Emmanuel Cosson et Christian Joulot ont réalisé des séances de captures au filet sur certains sites pour apporter des informations qualitatives sur les individus présents. Ont participé aux points d'écoute : Roberto Toffoli, Mara Salvini, Paola Culasso (Italie); Boris Guerin, Laurent Tillon (ONF); Arnaud Dorgere, Géraldine Kapfer, Delphine Quekenborn (Groupe Chiroptères de Provence); Cathie Boleat, Allowen Evin, Pascal Giosa (SFEPM); Jimmy Grandadam (stage Master 2 au PNM).

Merci à Jean-François Desmet pour sa relecture du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE :

- AHLEN, I. & J. BAAGØE. 1999. Use of ultrasounds detectors for bat studies in Europe : experiences from field identification, surveys, and monitoring. *Acta Chiropterologica* 1 (2): 137-150.
- ARLETTAZ, R. 1996. Feeding behaviour and foraging strategy of free-living Mouse-eared bats, *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Animal Behaviour* 5: 1-11.
- BARATAUD, M. 1993. Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères fréquentant les zones d'altitude du Parc National du Mercantour (secteurs Haut-Var et Ubaye). Rapport d'étude. 18 p. + annexes.
- BARATAUD, M. 1996. Ballades dans l'in audible. Méthode d'identification acoustique des chauves-souris de France. Double CD + livret. 51 pp. éd. Sittelle.
- BARATAUD, M. 1997. Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères fréquentant les zones d'altitude du Parc National du Mercantour (secteur Roya). Rapport d'étude. 11 p. + annexes.
- BARATAUD, M. 1998. Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères fréquentant les zones d'altitude du Parc National du Mercantour (secteurs Roya et Moyenne-Tinée). Rapport d'étude. 12 p. + annexes.
- BARATAUD, M. 1999. Etude qualitative et quantitative de l'activité de chasse des chiroptères et mise en évidence de leurs habitats préférentiels : indications utiles à la rédaction d'un protocole. *Arvicola* XI (2): 38-40.
- BARATAUD, M. 2002a. Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères en vallée d'Asco (Corse) et bioévaluation des peuplements forestiers à Pin laricio. Rapport final. 20 pp. + annexe.
- BARATAUD, M. 2002b. Méthode d'identification acoustique des chiroptères de France. Mise à jour 2002. CD + livret 14 p. Ed. Sittelle, Mens.
- BARATAUD, M. 2005. Bioévaluation des peuplements de Mélèze commun (*Larix decidua*) dans le massif du Mercantour, par l'étude des chiroptères en activité de chasse; session août 2005 : Vallon de Mollières, Vésubie. Rapport d'étude. 15 p.
- BARATAUD, M. 2006. Bioévaluation des peuplements de Mélèze commun (*Larix decidua*) dans le massif du Mercantour, par l'étude des chiroptères en activité de chasse; session août 2006 : Vallons de Fontanalbe (Roya) et Sestrière (Haute-Tinée). Rapport d'étude. 15 p.
- BARATAUD, M. 2012. Ecologie acoustique des chiroptères d'Europe. Identification des espèces, études de leurs habitats et comportements de chasse. *Biotope*, Mèze; Muséum national d'histoire naturelle, Paris (collection Inventaires et biodiversité), 344 p.
- BARATAUD, M. & S. GIOA. 2012. Biodiversité des chiroptères et gestion forestière en Limousin. Rapport GMHL. 30 pp.
- BARATAUD, M., S. GIOA, G. ISSARTEL & J. JEMIN. 2010. Bio évaluation des forêts de Martinique par l'étude de l'activité des guildes de chiroptères; session mars 2010. Rapport d'étude. 30 pp.
- BOONMAN, M. 1996. Monitoring bats on their hunting grounds. *Myotis* 34: 17-25.
- CEL'UCH, M. & A. ZAHN. 2008. Foraging habitat preferences of bats : new question in interpretation of bat detector data. *Vespertilio* 12: 3-9.
- DE JONG, J. 1995. Habitat use and species richness of bats in a patchy landscape. *Acta Theriologica* 40 (3): 237-248.
- GORRESEN, P.M., A.C. MILES, C.M. TODD, F.J. BONACCORSO & T.J. WELLER. 2008. Assessing bat detectability and occupancy with multiple automated echolocation detectors. *Journal of Mammalogy* 89(1):11-17.
- HAYES, J.P. 1997. Temporal variation in activity of bats and the design of echolocation-monitoring studies. *Journal of Mammalogy* 78 (2): 514-524.
- LAURENT, J.L. 1983. Carte des faciès paysagers du Parc national du Mercantour. Rapport P.N. Mercantour.
- MACKENZIE, D.I., J.D. NICHOLS, B.B. LACHMAN, S. DROEGE,

- J.A. ROYLE & C.A. LANGTIMM. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83(8): 2248-2255.
- MESCHEDE, A. & K.-G. KELLER. 2000. *Ökologie und Schutz von Fledermäusen in Wäldern unter besonderer Berücksichtigung wandernder Arten*. Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz, Heft 66, Bonn, ca.472 Seiten, ISBN 3-7843-3605-1.
- MOESCHLER, P. & J.D. BLANT.1990. Recherches appliquées à la protection des chiroptères. 3) Bio évaluation de structures paysagères à l'aide de chauves-souris en activité de chasse. *Le Rhinolophe* 7: 19-28.
- VAUGHAN, N., G. JONES & S. HARRIS. 1997. Habitat use by bats (Chiroptera) assessed by means of broad-band acoustic method. *Journal of Applied Ecology*, 34: 716-730.
- WALSH, A.L. & B.A. MAYLE . 1991. Bat activity in different habitats in a mixed lowland woodland. *Myotis* 29: 97-104.

Manuscrit soumis le 27.09.2011

Accepté le 1.09.2012

First case of migration of a Leisler's bat (*Nyctalus leisleri*) between Spain and Belgium

Juan Tomás Alcalde¹, Carlos Ibáñez, Inmaculada Antón & Pierrette Nyssen

¹ Plaza Sabicas, n5, 2B. E-31015 Pamplona, Spain. Corresponding author: jtalcalde@gmail.com

Abstract: On 25 October 2010, a ringed female of Leisler's bat was found dead in a woodpile in Tamines (Belgium). This bat had been captured and ringed on 8 October 2007 in a bat-box, in Lizaso (Navarre, N Spain), placed 960 km away from Tamines. This is the first case known of bat migration between Spain and Belgium.

Keywords: *Nyctalus leisleri*, migration, bat-box, Spain, Belgium.

A ringed female of Leisler's bat was found on 25 October 2010, in a woodpile in Tamines, Belgium (50° 26' 43.96" N, 4° 36' 29.38" E). The animal was dead, but considering that the corpse was dry, the date of the death is unknown. Nevertheless, we can assume that the bat died many days before it was found. The female had perhaps bred in Belgium, where the Leisler's bat is a breeding species, or even in a more northern area.

The animal had been ringed (ICONA - MADRID 3X13406) on 8 October 2007 near Lizaso, Navarre, N Spain at 550 m a.s.l. (42° 57' 63.33" N, 1° 39' 51.63" W), a village located 960 km southwest of Tamines (Fig. 1). This female was part of a harem (one male and four females) roosting into a Schwegler 2F DFP bat-box, placed on an oak tree, at 550 m a.s.l. At this date, 22 of 39 bat-boxes of this oak wood were occupied by harems of Leisler's bats (22 males and 57 females). Nevertheless, only 4 males were found there in the previous summer, as well as in all the northern half of the Iberian Peninsula. In winter, we observed several bat-boxes occupied by groups of Leisler's bats, but we did not examine them to avoid disturbances during hibernation.

This is the first case of known migration for a bat between Spain and Belgium. Two other movements of Leisler's bats are known between Germany and Spain (OHLENDORF *et al.*, 2000; WOHLGEMUTH *et al.*, 2004). These refer to females that bred in Germany and were found in the Iberian Peninsula in the autumn of 1999 and in the winter of 2004, respectively. The first one, in addition, returned to breed again in Germany in May of 2001 (OHLENDORF *et al.*, 2001).

This new information confirms the importance of the Iberian Peninsula as an area of hibernation for Leisler's

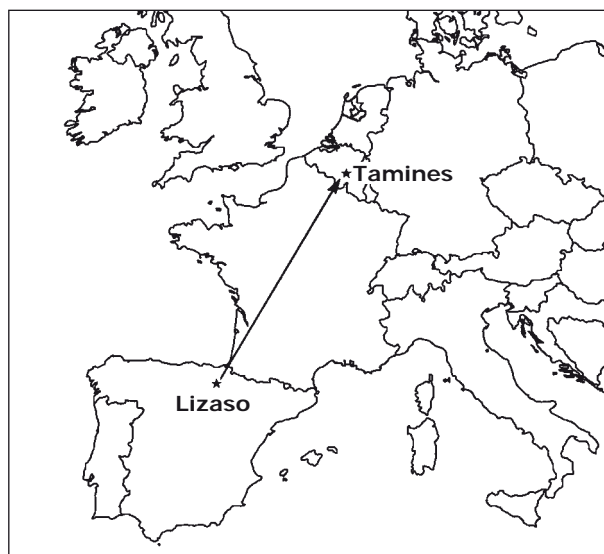


Fig. 1: Movement of the female of *Nyctalus leisleri*, from Lizaso (N Spain) to Tamines (Belgium)

bats that might travel from different countries of Central Europe, as well as the usefulness of bat-boxes for mating and hibernating, when there is shortage of suitable roosts. In Spain, these bat-boxes are occupied especially in autumn and winter, when the demand of roosts increases probably due to the arrival of migrating Leisler's bats.

REFERENCES

- OHLENDORF, B., B. HECHT, D. STRASSBURG & P.T. AGIRRE-MENDI. 2000. Fernfund eines Kleinabendseglers (*Nyctalus leisleri*) in Spanien. *Nyctalus (Neue Folge)* 7: 239-242.

OHLENDORF, B., B. HECHT, D. STRASSBURG & P.T. AGIRRE-MENDI. 2001. Bedeutende Migrationsleistung eines markierten Kleinabendseglers (*Nyctalus leisleri*): Deutschland–Spanien–Deutschland. *Nyctalus (Neue Folge)* 8: 60-64.

WOHLGEMUTH, R., I. DEVRIENT, A. GARCÍA & R. HUTTERER. 2004. Long-distance flight of a lesser noctule (*Nyctalus leisleri*) after rehabilitation. *Myotis* 41–42: 69-73.

Manuscrit soumis le 14 juin 2011

Accepté le 25 janvier 2012

Liste taxonomique commentée des chiroptères de Guyane

François Catzefflis¹, Maël Dewynter² & Kévin Pineau³

¹ Laboratoire de Paléontologie, Institut des Sciences de l'Évolution, UMR CNRS-5554, Université Montpellier 2, PL. E. Bataillon, F-34095 Montpellier. E-mail: francois.catzefflis@univ-montp2.fr

² Groupe Chiroptères de Guyane, 15 cité Massel, F-97300 Cayenne. E-mail: mael.dewynter@gmail.com

³ Groupe Chiroptères de Guyane, 15 cité Massel, F-97300 Cayenne. E-mail: pineau.kevin@gmail.com

Abstract: An annotated taxonomic list for bats of French Guiana. Chiroptera (bats) amount to 103 species in French Guiana, as per an updated census based on recent discoveries in the field as well as published taxonomic changes. The historical discovery of bat species in this overseas French department is presented, starting with E. Geoffroy Saint Hilaire presentation on molossids in 1805. Comments are provided for a series of poorly known species, either documented in the country after 2001, or whose taxonomy and systematics have recently changed. We further provide the taxonomic list of all 103 species of bats known as of August 2011 in French Guiana. Then, based on a large database of ca. 9200 individuals caught at 20 localities, we ascertain the relative abundance of most species, both in terms of individuals and localities.

Keywords: Chiroptera, French Guiana, taxonomy, faunal composition

INTRODUCTION

La faune des chiroptères de Guyane compte 103 espèces documentées actuellement (août 2011) auxquelles pourraient venir s'ajouter de nouveaux taxons issus de complexes récemment mis en évidence par des études génétiques (BORISENKO *et al.*, 2008, CATZEFLIS, 2010; CLARE *et al.*, 2006). Cette richesse spécifique est de loin la plus élevée des territoires européens. Alors que l'Europe (sans la Turquie) héberge 40 espèces de chiroptères (DIETZ *et al.*, 2007), l'Union européenne *sensu lato*, c'est-à-dire élargie à ses régions ultrapériphériques et à ses pays et territoires d'outre-mer, accueille 190 espèces (dont 158 pour l'outre-mer uniquement). La Guyane, à elle seule, contribue donc pour moitié à la diversité des chauves-souris de l'Union européenne *sensu lato*.

Malgré cette richesse élevée, l'endémisme est faible. Quatre espèces, *Lasiurus atratus*, *Lophostoma schulzi*, *Molossus barnesi*, et *Platyrrhinus aurarius* demeurent, dans l'état actuel des connaissances, restreintes au Plateau des Guyanes (VELAZCO *et al.*, 2005; VOSS *et al.*, 2001). Les nombreux inventaires de chiroptères menés ces dernières années dans les pays voisins tendent à élargir considérablement les aires de répartition d'espèces longtemps considérées comme sub-endémiques. C'est le cas d'*Eumops maurus*, présenté comme endémique du plateau des Guyanes par BEST *et al.* (2001) et dont la répartition actualisée couvre une grande partie de l'Amérique du Sud (SODRÉ *et al.*, 2008).

Les espèces guyanaises présentent donc, pour la plupart, une large répartition épousant le bassin de

l'Amazone et le plateau des Guyanes et s'étendant souvent des contreforts des Andes jusqu'à la forêt atlantique brésilienne.

La Guyane est probablement l'une des régions néotropicales dont la faune de chiroptères est la mieux connue. Certains sites forestiers ont fait l'objet d'un effort d'inventaire considérable. Les études de SIMMONS & VOSS (1998), dans les forêts côtières du dispositif expérimental de Paracou, ont fourni une liste de 78 espèces. Entre 1979 et 2011, la zone de recherche de la réserve naturelle des Nouragues a livré une liste de 80 espèces, dont deux (*Micronycteris minuta* & *Lophostoma carrikeri*) n'ont été mises en évidence qu'en 2011 (BROSSET & CHARLES-DOMINIQUE, 1990; VOSS & EMMONS, 1996; BROSSET *et al.* 1996; CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 2001; DELAVAL *et al.*, 2005). Ces trois décennies d'études ont permis d'acquérir des données nouvelles sur l'écologie de nombreuses espèces et sur le rôle fondamental des chauves-souris dans la régénération forestière.

La dernière synthèse des connaissances sur les chiroptères de Guyane (CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 2001) s'appuie d'ailleurs largement sur les données des Nouragues et de Paracou. Le jeu de données récolté par ces auteurs permet d'apprécier l'abondance relative des espèces de Guyane. Il faut cependant souligner qu'en 30 années d'études aux Nouragues, certaines espèces n'ont été capturées qu'une unique fois, mettant en exergue la difficulté d'évaluer le statut de certains taxons (DELAVAL & CHARLES-DOMINIQUE, 2006). L'ouvrage de CHARLES-DOMINIQUE, BROSSET & JOUARD (2001) a également

offert à la communauté naturaliste et scientifique une clé de détermination illustrée remarquable. Cet outil indispensable a accompagné le développement des études sur les chiroptères en Guyane de la dernière décennie (inventaires dans des espaces protégés, études d'impacts, etc.). La création, en 2008, du Groupe Chiroptères de Guyane, une association de loi 1901, met en lumière l'engouement croissant des naturalistes pour les chauves-souris.

Enfin, depuis 2006, l'étude des chiroptères de Guyane entre dans l'ère de la bioacoustique. Les travaux de BARATAUD *et al.* (à paraître) et des membres du Groupe Chiroptères de Guyane ont jeté les bases de l'identification acoustique. Un développement important de ces techniques d'inventaire est attendu dans les prochaines années.

Une décennie après la publication de CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (2001), la liste taxonomique des chiroptères de Guyane a sensiblement changé (CATZEFLIS, 2010). Outre la mention de nouvelles espèces pour la Guyane, nous apportons une synthèse des modifications taxonomiques liées aux révisions systématiques ayant bénéficié du développement considérable de la phylogénétique. Lors de la rédaction de cette synthèse, nous avons également mené une recherche bibliographique la plus exhaustive possible sur les chiroptères de Guyane. Nous présentons donc une chronologie de la découverte des chiroptères de Guyane depuis la publication de E. GEOFFROY SAINT HILAIRE en 1805, jusqu'aux dernières données de l'année 2011. Chaque mention originale est associée à la référence bibliographique correspondante afin que le lecteur puisse vérifier l'origine de la donnée. Cette étude bibliographique a été l'occasion de supprimer de la liste actualisée les données douteuses non renseignées.

Enfin, la mise en commun des bases de données sur les chiroptères (données historiques et données non-publiées des membres du Groupe Chiroptères de Guyane), permet de proposer un nouvel indice d'abondance des chauves-souris, préalable essentiel à une réflexion sur le statut de conservation des espèces guyanaises.

I. DÉCOUVERTE CHRONOLOGIQUE DES CHIROPTÈRES DE GUYANE

1805

GEOFFROY-SAINT-HILAIRE, E. 1805. Mémoire sur quelques chauve-souris d'Amérique formant une petite famille sous le nom *Molossus*. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris*, 6: 150-156.

Première donnée : *Molossus rufus*

1828

CUVIER, F.G. 1828. Description d'un nouveau genre de chauve-souris sous le nom de *Furie*. *Mémoires du*

Museum National d'Histoire Naturelle de Paris 16: 149-155

Première donnée : *Furipterus horrens*

1865

PETERS, W. 1865a. Über die zu den *Vampyri* gehörigen Flederthiere und über die natürliche Stellung der Gattung *Antrozous*. *Monatsberichte der Königlich Preußischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin* 513: 503-525

Première donnée : *Phylloderma stenops*

PETERS, W. 1865b (1866). Über die brasilianischen, von Spix beschriebenen Flederthiere. *Monatsberichte der Königlich Preußischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin* 575: 568-588

Première donnée : *Cynomops planirostris*

1878

DOBSON, G.E. 1878 (1879). Notes on recent additions to the collection of Chiroptera in the Museum d'Histoire naturelle at Paris with descriptions of new and rare species. *Proceedings of the Zoological Society London* 1878: 873-880.

Premières données : *Carollia brevicauda*, *Cynomops abrasus*, *Dermanura cinerea*, *Lamproncyteris brachyotis*, *Noctilio leporinus*, *Rhynchonycteris naso*

1905

THOMAS, O. 1905. New Neotropical *Molossus*, *Conepatus*, *Nectomys*, *Proechimys*, and *Agouti*, with a note on the genus *Mesomys*. *Annals and Magazine of Natural History, Series* 7(15): 584-591.

Première donnée : *Molossus barnesi*

1928

THOMAS, O. 1928. The Godman-Thomas expedition to Peru. VII. The mammals of the Rio Ucayali. *Annals and Magazine of Natural History, Series* 10 (2): 249-265.

Première donnée : *Thyroptera discifera*

1967

BROSSET, A. & G. DUBOST. 1967. Les chiroptères de la Guyane française. *Mammalia* 31: 583-594.

Premières données : *Anoura caudifer*, *Artibeus lituratus*, *Carollia perspicillata*, *Cormura brevirostris*, *Eumops auripendulus*, *Furipterus horrens*, *Glossophaga soricina*, *Glyphonycteris sylvestris*, *Lonchophylla thomasi*, *Macrophyllum macrophyllum*, *Micronycteris megalotis*, *Molossus molossus*, *Myotis nigricans*, *Noctilio albiventris*, *Nyctinomops laticaudatus*, *Peropteryx macrotis*, *Phyllostomus hastatus*, *Pteronotus aff. rubiginosus (ex-parnellii)*, *Saccopteryx bilineata*, *Saccopteryx canescens*, *Saccopteryx leptura*, *Sturnira lilium*, *Thyroptera tricolor*, *Trachops cirrhosus*

1984

TRANIER, M. & J.-L. BERTHIER. 1984. Trois chauves-souris nouvelles pour la Guyane française: *Mesophylla (Ectophylla) macconnelli*, *Artibeus jamaicensis* et *Rhinophylla pumilio*. *Mammalia* 48 (2): 303.

Premières données: *Artibeus planirostris*, *Mesophylla macconnelli*, *Rhinophylla pumilio*

WEBSTER, W.-D. & W. B. MCGILLIVRAY. 1984. Additional records of bats from French Guiana. *Mammalia* 48 (3): 463-465.

Premières données: *Artibeus obscurus*, *Choeronicus minor*, *Desmodus rotundus*, *Lionycteris spurrelli*, *Uroderma bilobatum*

1988

MCCARTHY, T.J., P. ROBERSON & J. MITCHELL. 1988. The occurrence of *Tonatia schulzi* (Chiroptera: Phyllostomidae) in French Guiana with comments on the female genitalia. *Mammalia* 52 (4): 583-584

Première donnée: *Lophostoma schulzi*

1989

BARON, G., D. KOCK & H. STEPHAN. 1989. Rapport d'une mission scientifique sur les chiroptères en Guyane Française. *Nature Guyanaise* 1: 4-7.

Premières données: *Anoura geoffroyi*, *Chiroderma villosum*, *Micronycteris minuta*, *Pteronotus gymnotus*, *Pteronotus personatus*, *Sturnira tildae*, *Tonatia saurophila*

1990

BROSSET, A. & P. CHARLES-DOMINIQUE. 1990. The bats from French Guiana: a taxonomic, faunistic and ecological approach. *Mammalia* 54 (4): 509-560

Premières données: *Ametrida centurio*, *Artibeus concolor*, *Chiroderma trinitatum*, *Chrotopterus auritus*, *Cynomops greenhalli*, *Diaemus youngii*, *Diclidurus scutatus*, *Eptesicus chiriquinus*, *Eptesicus furinalis*, *Eumops hansae*, *Glyphononycteris daviesi*, *Lichonycteris obscura*, *Lonchorhina inusitata*, *Lophostoma brasiliense*, *Lophostoma silvicolium*, *Micronycteris hirsuta*, *Micronycteris microtis*, *Mimon bennettii*, *Mimon crenulatum*, *Myotis riparius*, *Peropteryx leucoptera*, *Peropteryx trinitatis*, *Phyllostomus discolor*, *Phyllostomus elongatus*, *Phyllostomus latifolius*, *Trinycteris nicefori*, *Vampyriscus bidens*, *Vampyriscus brocki*, *Vampyrum spectrum*

WILLIAMS, S.L., J. P. CARLETON & D. O. PUMO. 1990. New records of bats from French Guiana. *Texas Journal of Sciences* 42: 204-206.

Premières données: *Dermanura gnoma*, *Lasiurus egregius*, *Platyrrhinus brachycephalus*

1992

MASSON, D. & J.-F. COSSON. 1992. *Cyttarops alecto* (Emballonuridae) et *Lasiurus castaneus*

(Vespertilionidae), deux chiroptères nouveaux pour la Guyane française. *Mammalia* 56: 475-478.

Premières données: *Cyttarops alecto*, *Lasiurus atratus*

1995

BROSSET, A., J.-F. COSSON, P. GAUCHER & D. MASSON. 1995. Les chiroptères d'un marécage côtier de Guyane; composition du peuplement. *Mammalia* 60: 480-497.

Premières données: *Lophostoma carrikeri*, *Vampyrodes caraccioli*

1996

BROSSET, A., P. CHARLES-DOMINIQUE, A. COCKLE, J.-F. COSSON & D. MASSON. 1996. Bat communities and deforestation in French Guiana. *Canadian Journal of Zoology* 74: 1974-1982.

Première donnée: *Natalus tumidirostris*

1998

SIMMONS, N.B. & R. S. VOSS. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rainforest fauna. Part 1. Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 237: 1-219.

Premières données: *Centronycteris maximiliani*, *Cynomops paranus*, *Lasiurus blossevillii*, *Micronycteris brosetti*, *Micronycteris schmidtorum*, *Molossus sinaloae*, *Peropteryx kappleri*, *Promops centralis*, *Saccopteryx gymnura*

2010

CATZEFLIS, F. 2010. Liste des Mammifères de Guyane française. *Arvicola* 19 (2): 39-44.

Premières données: *Diclidurus albus*, *Diclidurus ingens*, *Eumops maurus*

VELAZCO, P.M., A. L. GARDNER & B. D. PATTERSON. 2010. Systematics of the *Platyrrhinus helleri* species complex (Chiroptera: Phyllostomidae), with descriptions of two new species. *Zoological Journal of the Linnean Society* 159: 785-812.

Premières données: *Platyrrhinus fusciventris*, *Platyrrhinus incarum*

II. 2001-2011, UNE DÉCENNIE D'ÉTUDES SUR LES CHIROPTÈRES : QUELLES NOUVEAUTÉS ?

Depuis le livre de CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (2001) de nombreux changements concernant la taxonomie (nomenclature) des chauves-souris de Guyane sont intervenus, tout comme de nouvelles espèces ont été observées dans le Département (CATZEFLIS, 2010). Nous donnons ci-dessous une liste non-exhaustive des principaux changements, et mentionnons les études en cours susceptibles de modifier encore la liste taxonomique des chauves-souris de Guyane. Lorsque jugé nécessaire,

les mensurations externes des animaux collectés sont indiquées dans le Tableau 1.

Emballonuridae

Le genre *Diclidurus* Wied-Neuwied, 1820

Jusqu'à récemment, le genre *Diclidurus* n'était représenté en Guyane que par une seule espèce, *Diclidurus scutatus* Peters, 1869. Deux spécimens sont actuellement répertoriés: le premier a été récolté dans la réserve naturelle des Nouragues par J.F. Cosson sous une feuille de Cyclanthaceae (BROSSET & CHARLES-DOMINIQUE, 1990); le second (AMNH 267832) a été capturé dans un filet tendu à une vingtaine de mètres au-dessus d'une piste forestière (zone de recherche de Paracou) par SIMMONS & VOSS (1998).

Deux nouvelles espèces du genre *Diclidurus* sont venues compléter la liste en 2004 et 2007: *Diclidurus albus* et *Diclidurus ingens*.

Diclidurus albus Wied-Neuwied, 1820

Le 20 décembre 2007, un spécimen de *Diclidurus albus* a été trouvé mort par P. Jet sur le pont d'Iracoubo (mensurations externes dans le Tableau 1). Il est enregistré sous le numéro V-2561 en dépôt provisoire à l'Université de Montpellier (F. Catzefflis).

Diclidurus ingens Hernandez-Camacho, 1955

Le 15 juin 2004, un spécimen de *Diclidurus ingens* a été collecté à l'école de Awala-Yalimapo par R. Wongsawopiro. Cet individu (mensurations externes dans le Tableau 1) est catalogué V-2192 en dépôt provisoire à l'Université de Montpellier (F. Catzefflis).

Saccopteryx gymnura Thomas, 1901

Saccopteryx gymnura est la plus petite espèce du genre en Guyane. Elle a été capturée pour la première fois, à Paracou, par l'équipe de SIMMONS & VOSS (1998). Les deux spécimens ont été collectés (AMNH 267843 et MNHN 1995.862).

Depuis, une nouvelle observation a été réalisée par V. Rufay qui a capturé et relâché le 9 octobre 2010 un individu femelle (mensurations externes dans le Tableau 1) dans la forêt de Laussat (Montagne de Fer), au-dessus d'une crique dégagée.

Phyllostomidae - Glossophaginae

Choeroniscus godmani (Thomas, 1903)

SIMMONS & VOSS (1998) évoquent la présence possible de *Choeroniscus godmani* (Thomas, 1903) en Guyane. L'espèce, largement répartie en forêt, est alors connue du Suriname depuis une vingtaine d'années (WILLIAMS & GENOWAYS, 1980). CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (2001) suggèrent également, dans leur clé de détermination, la

présence de *Choeroniscus godmani*. Depuis, l'espèce a été régulièrement documentée au Suriname (LIM *et al.*, 2005; LIM, 2009) et dans les états voisins brésiliens (PRESLEY *et al.*, 2008).

En 1997 & 1998, A. Cockle a capturé un animal attribué à *C. cf godmani* sur la Montagne de Kaw (en plus de 3 *C. intermedius*), mais le spécimen préservé n'a pas été retrouvé à ce jour. En 2009, plusieurs individus du genre *Choeroniscus* ont été capturés dans la réserve des Nouragues (Saut Pararé), en Guyane, et ont été attribués (sans certitude absolue) tantôt à *C. minor*, tantôt à *C. godmani*, à l'aide des critères proposés par SOLMSEN & SCHLIEMANN (2008) et Solmsen (comm. pers, 2009). Les enregistrements réalisés par Barataud et ses collègues lors des relâchés ont permis de confirmer que les individus formaient deux catégories bien distinctes de structures et de fréquences, en cohérence avec la distinction faite au niveau morphologique (BARATAUD *et al.*, à paraître).

Nous estimons donc comme probable la présence des deux espèces de *Choeroniscus* en sympatrie en Guyane, mais l'inclusion formelle de *C. godmani* parmi la faune de Guyane française nécessite des éléments concrets (spécimens ou séquences de référence).

Phyllostomidae - Phyllostominae

Les genres *Lophostoma* d'Orbigny, 1836 et *Tonatia* Gray, 1847

LEE *et al.* (2002) ont proposé que le genre *Tonatia* soit composite (paraphylétique), ce qui a ensuite été confirmé par diverses études de phylogénie moléculaire (AGNARSSON *et al.*, 2011; PORTER *et al.*, 2003).

Ainsi, l'espèce *saurophila* (anciennement connue sous le nom de *bidens*) appartient au genre *Tonatia*, alors que les espèces *brasiliense*, *carrikeri*, *schulzi*, et *silvicolum* sont dorénavant classées dans le genre *Lophostoma*.

Micronycteris minuta (Gervais, 1856)

OCHOA & SANCHEZ (2005), après examen d'un grand nombre de spécimens, considèrent que *Micronycteris homezi* Pirlot 1967 est un synonyme junior de *Micronycteris minuta* (Gervais, 1856).

Micronycteris megalotis (Gray, 1842) et *M. microtis* Miller 1898

PORTER *et al.* (2007) mettent en doute l'existence du taxon *M. microtis* en tant qu'espèce reconnaissable (morphologiquement) et distinguable (moléculairement). Notamment, le caractère «longueur de l'oreille» indique un très large recouvrement entre les deux «espèces», comme le montrent les valeurs indiquées par SIMMONS *et al.* (2002) ou encore LARSEN *et al.* (2011). Par ailleurs, la signification diagnostique du caractère «longueur des poils issus du bord interne de l'oreille» («length of the fur on the leading edge of the medial third of each pinna»: SIMMONS *et al.*, 2002) n'est pas démontrée. Toutefois,

les données moléculaires récentes (fig. 3 dans LARSEN *et al.*, 2011 ; fig. 1 dans PORTER *et al.*, 2007) indiquent que *M. megalotis* renferme plusieurs clades qui pourraient correspondre à autant d'espèces, mais leur description et leur validation sont encore à réaliser. Néanmoins, nous maintenons les taxons *M. microtis* et *M. megalotis* comme deux « espèces morphologiques » dont l'identification sur le terrain en Guyane est objective par le caractère « longueur des poils issus du bord interne de l'oreille » (courte = inférieure à 4 mm chez *M. microtis* ; longue = supérieure à 5 mm chez *M. megalotis*).

Phyllostomidae - Stenodermatinae

Le genre *Dermanura* Gervais, 1856

HOOFER *et al.* (2008) ont étendu l'échantillonnage des taxons et des gènes des Artibeina, et ont confirmé que les petites espèces (*cinerea*, *gnoma*, *glauca*, ..) appartenaient à un clade élevé au rang de genre *Dermanura*. Les grandes espèces (*planirostris*, *lituratus*, *obscurus*) restent classées dans le genre *Artibeus*. Des données supplémentaires (caractères moléculaires ou morphologiques) doivent être encore obtenues pour valider ou infirmer le genre *Koopmania* (pour l'espèce *concolor*).

Dermanura bogotensis (Andersen, 1906)

Ce petit *Dermanura* a été récemment reconnu comme une espèce valide (LIM *et al.*, 2008), et sa présence a été documentée au Guyana et au Suriname, mais pas encore en Guyane française. La diagnose par morphologie externe et crânienne étant très subtile, l'utilisation de caractères moléculaires (séquences de barcoding ou autres gènes) s'avère nécessaire dans l'état actuel des connaissances.

Platyrrhinus fusciventris Velazco, Gardner & Patterson, 2010 & *Platyrrhinus incarum* (Thomas, 1912)

Dans une récente synthèse, VELAZCO *et al.* (2010) démontrent que le taxon *Platyrrhinus helleri* n'existe pas sur le Plateau des Guyanes. Ce taxon traditionnel est composite, comprenant en Guyane deux espèces très semblables morphologiquement mais bien divergentes génétiquement : *Platyrrhinus fusciventris* et *Platyrrhinus incarum*. Dans le matériel collecté par SIMMONS & VOSS (1998) à Paracou (sous le nom de *P. helleri*), on trouve les deux espèces *P. fusciventris* et *P. incarum*. Quant à *P. helleri*, c'est une espèce distribuée au nord-ouest de l'Amérique du Sud et en Amérique centrale.

Les genres *Vampyriscus* Thomas, 1900 & *Vampyressa* Thomas, 1900

HOOFER & BAKER (2006), dans une analyse de phylogénie moléculaire, démontrent que les genres *Vampyressa* et *Vampyriscus* sont bien distincts. En Guyane française, les

espèces *bidens* (Dobson, 1878) et *brocki* Peterson, 1968 appartiennent au genre *Vampyriscus*. A ce jour, aucune donnée concrète ne justifie la présence des espèces *melissa*, *pusilla*, ou *thyone* en Guyane.

Moormopidae

Pteronotus aff. *rubiginosus* (Wagner, 1843)

DAVALOS (2006), par une analyse phylogénétique, démontre que les animaux connus auparavant sur le Plateau des Guyanes sous *P. parnellii* (Gray, 1843) en fait appartiennent probablement au taxon *Pteronotus rubiginosus*. DAVALOS (2006) démontre que *P. parnellii* est limité aux Grandes Antilles. Des analyses en cours (de Thoisy *et al.*, comm. pers.) indiquent clairement que les *P. aff. rubiginosus* de Guyane sont composites, comprenant deux taxons différant sans ambiguïté par leurs émissions sonores et par des séquences de gènes.

Molossidae

Eumops maurus (Thomas, 1901) (Inclus *Eumops geijskesi*)

Le 28 novembre 2006, B. de Thoisy a collecté une femelle d'*Eumops maurus* à Saint-Georges de l'Oyapock. Le spécimen est conservé sous le numéro V-2204 dans la collection de F. Catzeflis à l'Université de Montpellier.

Considérée encore récemment comme endémique du plateau des Guyanes (BEST *et al.*, 2001), cette espèce a livré, au cours de la dernière décennie, des données élargissant considérablement son aire de répartition. Elle est à présent documentée d'une grande partie l'Amérique du Sud, du sud du Brésil, au nord du Venezuela et de l'Equateur au plateau des Guyanes (SODRÉ *et al.*, 2008).

La donnée de Saint-Georges de l'Oyapock est la première mention de l'espèce en Guyane.

Cynomops abrasus (Temminck, 1827)

A l'exemplaire de Paracou (SIMMONS & VOSS, 1998) se rajoutent 4 individus de cette espèce capturés aux Nouragues (camp inselberg) par M. Delaval (août 2002) et F. Catzeflis (mars 2003), dont un spécimen en collection à Montpellier (V-1695, avec séquence barcoding).

Cynomops paranus (Thomas, 1901)

A l'exemplaire capturé à Paracou (SIMMONS & VOSS, 1998) se rajoute 1 individu de cette espèce collecté aux Nouragues (camp inselberg) par F. Catzeflis (mars 2003), dont le spécimen V-1698 est préservé à Montpellier (avec séquence barcoding).

Molossus barnesi Thomas, 1905

Aux deux spécimens de Paracou collectés par SIMMONS & VOSS (1998) se rajoutent 17 spécimens collectés par F. Catzeflis, P. Charles-Dominique et M. Dewynter, à savoir : Angoulême (sud-ouest de Mana) : V-1997 ;

Tableau 1: Mensurations externes des individus mentionnés dans le texte.

Abbreviations : AB = avant-bras ; PP = pied postérieur avec griffe ; TI = tibia ; OR = oreille ; TR = tragus ; Q = queue ; MC3 =métacarpe du 3. doigt ; MC4 = métacarpe du 4. doigt ; LPD = longueur des poils dorsaux.

Les numéros précédés de V- indiquent des spécimens préservés ; les numéros précédés de G- indiquent des animaux relâchés après capture.

Poids en gr. ; longueurs en mm.

N°	Espèce	sexe	AB	PP	TI	OR	TR	Q	MC3	MC4	LPD	Poids	Localité	date	Collecteur
G-202	<i>Cynomops abrasus</i>	f	42,0		14,0	15,0		41,0			4,5	21,5	Nouragues (camp Inselberg)	17/03/2003	F. Catzeflis
G-220	<i>Cynomops abrasus</i>	f	44,0	10,0	16,0	18,0	5,5	40,0				31,0	Nouragues (camp Inselberg)	30/03/2003	F. Catzeflis
V-1695	<i>Cynomops abrasus</i>	f	45,0		16,0	19,0	1,5	41,0			4,0	34,0	Nouragues (camp Inselberg)	18/03/2003	F. Catzeflis
G-1138	<i>Cynomops abrasus</i>	m	46,0	10,0	16,0	15,0	6,0	40,0			3,5		Nouragues (camp Inselberg)	août 2002	M. Delaval
V-1698	<i>Cynomops paranus</i>	m	36,0	8,0	11,0	15,0	2,0	35,0			3,0	16,5	Nouragues (camp Inselberg)	21/03/2003	F. Catzeflis
V-2561	<i>Diclidurus albus</i>	m	55,6	4,5	18,0	12,5	5,0		51,5	41,0	11,0		Iracoubo	20/12/2007	P. Jet via M. Dewynter
V-2192	<i>Diclidurus ingens</i>	m	70,0	10,5	24,0	16,0	8,0		67,0	49,0	14,0	30,0	Awala-Yalimapo	15/06/2004	R. Wongsawopiro
V-2204	<i>Eumops maurus</i>	f	53,0	13,5	17,0	19,5	1,5	41,0			7,0		St Georges de l'Oyapock	28/11/2006	B. de Thoisy
V-2205	<i>Lasiurus blossevillii</i>	f	40,0	8,0	20,0	9,5	6,5	51,0			8,0		St Georges de l'Oyapock	29/11/2006	B. de Thoisy
V-2530	<i>Lasiurus blossevillii</i>	f	39,8									7,5	Petit Croissant	28/11/2007	
G-1331	<i>Lasiurus ega</i>	f	46,8	6,0	20,0	12,0		58,0	51,0	47,0			Mana, rizières	30/09/2010	M. Cobigo + S. Uriot
G-1332	<i>Lasiurus ega</i>	f	47,7										Mana, rizières	02/10/2010	M. Cobigo + S. Uriot
V-1997	<i>Molossus barnesi</i>	m	36,0	9,5	13,5	12,0	2,0	37,0	34,5	33,5	2,8	13,0	Angoulême	15/05/2004	F. Catzeflis
V-1921	<i>Molossus barnesi</i>	m	35,1	9,0	13,5	12,0	1,5	35,0	34,0	33,0	2,5	14,0	Kaw (village)	26/04/2004	F. Catzeflis
V-1927	<i>Molossus barnesi</i>	m	34,4	10,0	13,0	12,5	1,5	34,0	34,0	33,0	3,0	16,5	Kaw (village)	27/04/2004	F. Catzeflis
V-1897	<i>Molossus barnesi</i>	m	34,9	9,0	13,5	12,5	1,5	35,0	34,0	33,0	2,5	13,0	Kaw (village)	20/04/2004	F. Catzeflis
V-1919	<i>Molossus barnesi</i>	m	36,7	9,0	12,5	12,5	2,0	36,0	36,0	35,0	2,5		Kaw (village)	26/04/2004	F. Catzeflis
V-2548	<i>Molossus barnesi</i>	f	34,7		12,0			30,0	35,0	33,5	2,5		Remire-Montjoly	04/11/2007	M. Dewynter + P. Charles-Dominique
V-2549	<i>Molossus barnesi</i>	f	35,1		13,0			32,0	34,5	33,0	3,0		Remire-Montjoly	04/11/2007	M. Dewynter + P. Charles-Dominique
V-2550	<i>Molossus barnesi</i>	m	36,5		12,5			34,0	36,0	34,0	2,5		Remire-Montjoly	04/11/2007	M. Dewynter + P. Charles-Dominique
V-2551	<i>Molossus barnesi</i>	f	34,8		12,0			30,0	32,0	30,0	2,5		Remire-Montjoly	04/11/2007	M. Dewynter + P. Charles-Dominique
V-2552	<i>Molossus barnesi</i>	f	35,0		12,0			31,0	34,0	33,0	2,5		Remire-Montjoly	04/11/2007	M. Dewynter + P. Charles-Dominique
V-2553	<i>Molossus barnesi</i>	f	34,7		12,5			32,0	33,5	32,0	2,5		Remire-Montjoly	04/11/2007	M. Dewynter + P. Charles-Dominique
V-2554	<i>Molossus barnesi</i>	f	35,1		12,0			31,0	34,0	33,0	2,5		Remire-Montjoly	04/11/2007	M. Dewynter + P. Charles-Dominique
V-2555	<i>Molossus barnesi</i>	f	35,3		12,0			31,0	35,5	34,0	2,0		Remire-Montjoly	04/11/2007	M. Dewynter + P. Charles-Dominique
V-2556	<i>Molossus barnesi</i>	f	34,0		13,0			30,5	34,5	33,0	2,5		Remire-Montjoly	04/11/2007	M. Dewynter + P. Charles-Dominique
V-2557	<i>Molossus barnesi</i>	f	35,0		11,5			33,0	33,5	32,0	2,0		Remire-Montjoly	04/11/2007	M. Dewynter + P. Charles-Dominique
V-2559	<i>Molossus barnesi</i>	f	35,5		12,0			33,0	35,5	34,5	2,5		Remire-Montjoly	04/11/2007	M. Dewynter + P. Charles-Dominique
V-2560	<i>Molossus barnesi</i>	m	36,2		13,0			32,0	35,0	33,5	2,5		Remire-Montjoly	04/11/2007	M. Dewynter + P. Charles-Dominique
G-1478	<i>Saccopteryx gymnura</i>	f	36,3		15,4				32,5				forêt de Laussat	09/10/2010	V. Rufay

Kaw-village : V-1897, V-1919, V-1921, V-1927 ; Remire-Montjoly (route des plages) : V-2548 à 2557, V-2559 & 2560. A noter également la présence d'une colonie dans le bourg de Ouanary dont plusieurs individus capturés et relâchés par K. Pineau et V. Rufroy le 14 avril 2010. Dans l'état actuel des connaissances, *M. barnesi* est endémique de Guyane. Toutefois la capture de l'espèce dans les localités frontalières (Ouanary, Mana) laisse supposer sa présence au Suriname et dans l'État brésilien d'Amapá. Les principaux caractères qui – en Guyane – discriminent *M. barnesi* de l'espèce *M. molossus*, semblable mais légèrement plus grande, sont les longueurs de l'avant-bras, du métacarpe du 4^e doigt, et du métacarpe du 3^e doigt (mensurations à consulter dans le Tableau 1). *M. molossus* et *M. barnesi* ont à ce jour été capturés en sympatrie dans 5 localités de la partie septentrionale de Guyane.

Vespertilionidae

Lasiurus blossevillii (Lesson & Garnot, 1826)

SIMMONS & VOSS (1998) rapportent deux spécimens collectés à Paracou, auxquels se rajoutent 4 nouveaux individus : un animal capturé par B. de Thoisy à Saint-Georges de l'Oyapock le 29 novembre 2006 (spécimen V-2205 en collection à Montpellier), un spécimen (V-2530 déposé à Montpellier) collecté sur savane-roche au Petit-Croissant le 28 novembre 2007 par A. Cockle et S. Uriot, un individu capturé, photographié et relâché par V. Rufroy dans la forêt de Laussat, au-dessus d'une crique dégagée le 9 octobre 2010, et un individu capturé, relâché et enregistré le 7 juin 2011 par K. Pineau sur un site minier non loin du Massif de Lucifer.

Lasiurus ega (Gervais, 1856)

Deux individus (mensurations dans le Tableau 1) ont été capturés, identifiés, photographiés, et relâchés dans les rizières de Mana par M. Cobigo et S. Uriot les 1 & 2 octobre 2010. Il s'agit à notre connaissance de la première mention de l'espèce en Guyane française.

Myotis albescens (Geoffroy, 1806)

Myotis albescens est cité comme élément de la faune guyanaise dans la clé illustrée de CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (2001). Auparavant, SIMMONS & VOSS (1998) précisent que malgré une présence documentée au Suriname (HUSSON, 1978) et dans le nord-est du Brésil, l'espèce n'est pas documentée en Guyane.

La donnée non renseignée de CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (2001) et l'absence d'observations au cours de la dernière décennie, nous obligent à écarter provisoirement *Myotis albescens* de la liste actualisée des chiroptères de Guyane.

Myotis riparius Handley, 1960

Les données moléculaires (barcoding) acquises récemment par Burton Lim (comm. pers.) et F. Catzeflis

indiquent clairement que sous le vocable «*Myotis riparius*» co-existent en sympatrie au moins deux espèces génétiques (dénommées *M. riparius*-PS1 et *M. riparius*-PS3 dans CLARE *et al.*, 2006 : fig. 4). En Guyane française, le spécimen V-1644 collecté aux Nouragues représente le taxon *M. riparius*-PS3 alors que l'individu V-1760 provenant d'Awala-Yalimapo appartient au clade *M. riparius*-PS1. Sans aucun doute une révision systématique des petits *Myotis* spp. du Plateau des Guyanes s'avère nécessaire.

III. LISTE TAXONOMIQUE ACTUALISÉE (AOÛT 2011) DES CHIROPTÈRES DE GUYANE

A notre connaissance, 103 espèces de chauves-souris sont actuellement documentées en Guyane, comme indiqué sur le Tableau 2. Les progrès de la systématique, utilisant à la fois des caractères morphologiques et moléculaires, vont probablement modifier cette liste, tout comme des changements de nomenclature sont à attendre au vu des révisions taxonomiques en cours. Il n'en reste pas moins que les efforts d'observations et de captures doivent se poursuivre sur le terrain, comme démontré durant ces dix dernières années de prospections par les naturalistes qui ont enrichi la faune des chiroptères de Guyane en découvrant de nouvelles espèces (*Diclidurus albus*, *Diclidurus ingens*, *Eumops maurus*, *Lasiurus ega*) pour le Département.

Tableau 2 : Biodiversité des chiroptères vivant en Guyane. Pour chaque famille (et sous-famille chez les Phyllostomidae), sont indiqués les nombres de genres et d'espèces connus et documentés (août 2011) en Guyane française.

	Genres	Espèces
Chiroptera		
Emballonuridae	7	15
Noctilionidae	1	2
Mormoopidae	1	3
Phyllostominae	14	27
Lonchophyllinae	2	2
Glossophaginae	4	5
Caroliniinae	2	3
Stenodermatinae	10	19
Desmodontinae	2	2
Natalidae	1	1
Furipteridae	1	1
Thyropteridae	1	2
Vespertilionidae	3	8
Molossidae	5	13

- **Emballonuridae Gervais, 1855**

- Centronycteris* Gray, 1838
- Centronycteris maximiliani* (Fischer, 1829)
- Cormura* Peters, 1867
- Cormura brevirostris* (Wagner, 1843)
- Cyttarops* Thomas, 1913
- Cyttarops alecto* Thomas, 1913
- Diclidurus* Wied-Neuwied, 1820
- Diclidurus albus* Wied-Neuwied, 1820
- Diclidurus ingens* Hernandez-Camacho, 1955
- Diclidurus scutatus* Peters, 1869
- Peropteryx* Peters, 1867
- Peropteryx kappleri* Peters, 1867
- Peropteryx leucoptera* Peters, 1867
- Peropteryx macrotis* (Wagner, 1843)
- Peropteryx trinitatis* Miller, 1899
- Rhynchonycteris* Peters, 1867
- Rhynchonycteris naso* (Wied-Neuwied, 1820)
- Saccopteryx* Illiger, 1811
- Saccopteryx bilineata* (Temminck, 1838)
- Saccopteryx canescens* Thomas, 1901
- Saccopteryx gymnura* Thomas, 1901
- Saccopteryx leptura* (Schreber, 1774)

- **Phyllostomidae - Desmodontinae Bonaparte, 1845**

- Desmodus* Wied-Neuwied, 1826
- Desmodus rotundus* (E. Geoffroy, 1810)
- Diaemus* Miller, 1906
- Diaemus youngii* (Jentink, 1893)

- **Phyllostomidae - Glossophaginae Bonaparte, 1845**

- Anoura* Gray, 1838
- Anoura caudifer* (E. Geoffroy, 1818)
- Anoura geoffroyi* Gray, 1838
- Choeroniscus* Thomas, 1928
- Choeroniscus minor* (Peters, 1868)
- [anciennement connu sous *Choeroniscus intermedius*]
- Glossophaga* E. Geoffroy, 1818
- Glossophaga soricina* (Pallas, 1766)
- Lichonycteris* Thomas, 1895
- Lichonycteris obscura* Thomas, 1895

- **Phyllostomidae - Lonchophyllinae Griffiths, 1982**

- Lionycteris* Thomas, 1913
- Lionycteris spurrelli* Thomas, 1913
- Lonchophylla* Thomas, 1903
- Lonchophylla thomasi* J. A. Allen 1904

- **Phyllostomidae - Phyllostominae Gray, 1825**

- Chrotopterus* Peters, 1865
- Chrotopterus auritus* (Peters, 1856)
- Glyphonycteris* Thomas, 1896
- [anciennement considéré comme un sous-genre de *Micronycteris*]
- Glyphonycteris daviesi* (Hill, 1964)
- Glyphonycteris sylvestris* Thomas, 1896

Lampronnycteris Sanborn, 1949

[anciennement considéré comme un sous-genre de *Micronycteris*]

Lampronnycteris brachyotis (Dobson, 1878)

Lonchorhina Tomes, 1863

Lonchorhina inusitata Handley et Ochoa , 1997

[anciennement connu sous *Lonchorhina marinkellei* ou encore *L. fernandezii*]

Lophostoma d'Orbigny, 1836

[anciennement considéré comme un sous-genre de *Tonatia*]

Lophostoma brasiliense Peters, 1866

Lophostoma carrikeri (J.A. Allen, 1910)

Lophostoma schulzi (Genoways et Williams, 1980)

Lophostoma silvicolum d'Orbigny, 1836

Macrophyllum Gray, 1838

Macrophyllum macrophyllum (Schinz, 1821)

Micronycteris Gray, 1866

Micronycteris brosetti Simmons et Voss, 1998

Micronycteris hirsuta (Peters, 1869)

Micronycteris megalotis (Gray, 1842)

Micronycteris microtis Miller 1898]

[maintenu ici comme « espèce morphologique » bien que PORTER *et al.* (2007) émettent des doutes quant à sa validité]

Micronycteris minuta (Gervais, 1856)

[comprend *M. homezi* Pirlot 1967 qui est un synonyme junior : OCHOA & SANCHEZ, 2005]

Micronycteris schmidtorum Sanborn, 1935

Mimon Gray, 1847

Mimon bennettii (Gray, 1838)

Mimon crenulatum (E. Geoffroy, 1803)

Phylloderma Peters, 1865

Phylloderma stenops Peters, 1865

Phyllostomus Lacépède, 1799

Phyllostomus discolor Wagner, 1843

Phyllostomus elongatus (E. Geoffroy, 1810)

Phyllostomus hastatus (Pallas, 1767)

Phyllostomus latifolius (Thomas, 1901)

Tonatia Gray, 1847

Tonatia saurophila Koopman et Williams, 1951

[anciennement connu sous *Tonatia bidens*]

Trachops Gray, 1847

Trachops cirrhosus (Spix, 1823)

Trinycteris Sanborn, 1949

[anciennement considéré comme un sous-genre de *Micronycteris*]

Trinycteris nicefori (Sanborn, 1949)

Vampyrum Rafinesque, 1815

Vampyrum spectrum (Linné, 1758)

- **Phyllostomidae - Carollinae Miller, 1924**

Carollia Gray, 1838

Carollia brevicauda (Schinz, 1821)

Carollia perspicillata (Linné, 1758)

Rhinophylla Peters, 1865

Rhinophylla pumilio Peters, 1865

- **Phyllostomidae - Stenodermatinae Gervais, 1856**

Ametrida Gray, 1847

Ametrida centurio Gray, 1847

Artibeus Leach, 1821

Artibeus concolor Peters, 1865

[anciennement connu sous *Artibeus jamaicensis*]

Artibeus lituratus (Olfers, 1818)

Artibeus obscurus (Schinz, 1821)

[anciennement connu sous *Artibeus fuliginosus*]

Artibeus planirostris (Spix, 1823)

Chiroderma Peters, 1860

Chiroderma trinitatum Goodwin, 1958

Chiroderma villosum Peters, 1860

Dermanura Gervais, 1856

[taxon monophylétique regroupant les petits «*Artibeus*» : voir HOOFER *et al.*, 2008]

Dermanura cinerea Gervais, 1856

[anciennement connu sous *Artibeus cinereus* : voir HOOFER *et al.*, 2008]

Dermanura gnoma (Handley, 1987)

[anciennement connu sous *Artibeus glaucus*, qui est un taxon différent : voir HOOFER *et al.*, 2008]

Mesophylla Thomas, 1901

Mesophylla macconnelli Thomas, 1901

[nommée à tort par ailleurs *Ectophylla macconnelli*]

Platyrrhinus Saussure, 1860

[connu auparavant sous le nom générique de *Vampyrops*]

Platyrrhinus brachycephalus (Rouk et Carter, 1972)

Platyrrhinus fusciventris Velazco, Gardner & Patterson, 2010

[connu auparavant en Guyane sous *P. helleri*: VELAZCO *et al.*, 2010]

Platyrrhinus incarum (Thomas, 1912)

[connu auparavant en Guyane sous *P. helleri*: VELAZCO *et al.*, 2010]

Sturnira Gray, 1842

Sturnira lilium (E. Geoffroy, 1810)

Sturnira tildae de la Torre, 1959

Uroderma Peters, 1866

Uroderma bilobatum Peters, 1866

Vampyriscus Thomas, 1900

[HOOFER & BAKER (2006) ont démontré que les genres *Vampyriscus* et *Vampyressa* sont des taxons différents]

Vampyriscus bidens (Dobson, 1878)

Vampyriscus brocki Peterson, 1968

Vampyrodes Thomas, 1900

Vampyrodes caraccioli (Thomas, 1889)

- **Mormoopidae Saussure, 1860**

Pteronotus Gray, 1838

Pteronotus gymnonotus Natterer, 1843

Pteronotus personatus (Wagner, 1843)

Pteronotus aff. *rubiginosus* (Wagner, 1843)

[connu auparavant sur le Plateau des Guyanes

sous *P. parnellii* (Gray, 1843); DAVALOS (2006) démontre que *P. parnellii* est limité aux Grandes Antilles, et que les animaux des Guyanes sont apparentés à *P. rubiginosus*.]

- **Noctilionidae Gray, 1821**

Noctilio Linné, 1766

Noctilio albiventris Desmarest, 1818

Noctilio leporinus (Linné, 1758)

- **Furipteridae Gray, 1866**

Furipterus Bonaparte, 1837

Furipterus horrens (F. Cuvier, 1828)

- **Thyropteridae Miller, 1907**

Thyroptera Spix, 1823

Thyroptera discifera (Lichtenstein et Peters, 1855)

Thyroptera tricolor Spix, 1823

- **Natalidae Gray, 1866**

Natalus Gray, 1838

Natalus tumidirostris Miller, 1900

- **Molossidae Gervais, 1856**

Cynomops Thomas, 1920

[auparavant inclus dans le genre *Molossops*: voir PETERS *et al.*, 2002]

Cynomops abrasus (Temminck, 1827)

Cynomops greenhalli Goodwin, 1958

Cynomops paranus (Thomas, 1901)

Cynomops planirostris (Peters, 1866)

Eumops Miller, 1906

Eumops auripendulus (Shaw, 1800)

Eumops hansae Sanborn, 1932

Eumops maurus (Thomas, 1901)

[inclus *E. geijskesi* Husson, 1962]

Molossus E. Geoffroy, 1805

Molossus barnesi Thomas, 1905

Molossus molossus (Pallas, 1766)

Molossus rufus E. Geoffroy, 1805

[anciennement connu sous *Molossus ater* E. Geoffroy, 1805]

Molossus sinaloae J. A. Allen, 1906

[considéré synonyme de *Molossus trinitatus*: SIMMONS & VOSS, 1998];

Nyctinomops Miller, 1902

Nyctinomops laticaudatus (E. Geoffroy, 1805)

[anciennement reconnu par certains auteurs sous le nom de *Tadarida europs*]

Promops Gervais, 1856

Promops centralis Thomas, 1915

- **Vespertilionidae Gray, 1821**

Eptesicus Rafinesque, 1820

Eptesicus chiriquinus Thomas, 1920

[anciennement *Eptesicus andinus*, voire aussi *E. brasiliensis*]

Eptesicus furinalis (d'Orbigny, 1847)

Lasiurus Gray, 1831

Lasiurus atratus Handley, 1996

[inclus un spécimen anciennement identifié à tort
comme *Lasiurus castaneus*]

Lasiurus blossevillii (Lesson et Garnot, 1826)

Lasiurus ega Gervais, 1856

Lasiurus egregius (Peters, 1870)

Myotis Kaup, 1829

Myotis nigricans (Schinz, 1821)

Myotis riparius Handley, 1960

IV. EVALUATION DU STATUT DES CHIROPTÈRES DE GUYANE BASÉ SUR L'ABONDANCE RELATIVE

L'organisation de nombreuses missions d'inventaires dans plusieurs localités guyanaises depuis la parution de l'ouvrage de CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (2001) permet de proposer une actualisation du statut d'abondance des chiroptères guyanais. Les valeurs d'abondances relatives (Tableau 3) reposent sur les données provenant de 20 localités présentant chacune plus de 100 captures (Figure 1). Ces indices ont été calculés sur la base de 9262 captures réalisées à l'aide de filets japonais uniquement dans le sous-bois.

Nous considérons que ces indices sont fiables pour les espèces appartenant aux familles des Phyllostomidés et des Moormopidés. Ils sont moins représentatifs, du fait d'une moindre capturabilité, pour les Vespertilionidés, Natalidés, Thyroptéridés et Emballonuridés. Enfin, pour les espèces de haut-vol (Molossidés et certains Emballonuridés), aucun indice n'est proposé du fait d'une capturabilité très faible. En revanche, le développement des techniques de détection acoustique permettra de combler ce vide dans un futur proche (BARATAUD *et al.*, à paraître).

Par prudence, nous avons réuni dans le Tableau 3 les données pour quatre paires d'espèces morphologiquement très semblables, et dont l'identification est mal-aisée sur la seule base de caractères externes : *Peropteryx macrotis* et *P. trinitatis*; *Dermanura gnoma* et *D. cinerea*; *Platyrrhinus fusciventris* et *P. incarum*; *Myotis riparius* et *M. nigricans*. Toutefois, les taxons *Micronycteris megalotis* et *M. microtis* ont été maintenus séparément, comme leur identification sur le terrain – qui est basée sur des caractères discrets – nous a semblé sans ambiguïté.

Indice d'abondance

Un indice d'abondance relative, basé sur les 9262 captures, exprimé en pour 1000 (‰), est présenté dans le Tableau 3. Le classement indicatif en catégories (Très Commune, Commune, etc.) est arbitraire : empiriquement, nous considérons qu'une espèce capturée plus de 50 fois sur 1000 captures (> 50 ‰) est très commune, qu'une espèce capturée entre 11 et 50 fois sur 1000 (de 11 ‰ à 50 ‰) est commune, etc.

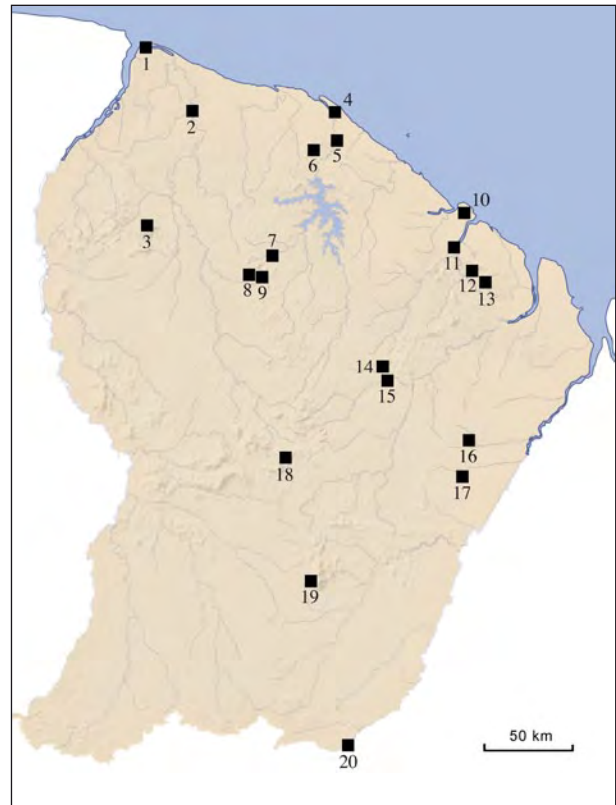


Fig. 1 : Carte de Guyane situant 20 localités dans lesquelles au moins 100 captures de chiroptères sont connues.

- 1 : Awala-Yalimapo, Réserve de l'Amana (C. Cambrezy, Groupe Chiroptères de Guyane)
- 2 : Angoulême (F. Catzefflis)
- 3 : Plateau de Lucifer, Missions ONF (A. Cockle-Bétian & K. Pineau)
- 4 : Piste de l'Anse, Sinnamary (BROSSET *et al.*, 1995)
- 5 : Paracou (SIMMONS & VOSS, 1998)
- 6 : Piste de Saint-Elie (BROSSET *et al.*, 1995)
- 7 : Réserve de la Trinité, secteur Aïmara, Missions ONF (A. Cockle-Bétian, M. Dewynter & K. Pineau)
- 8 : Réserve de la Trinité, secteur Aya, Missions ONF (A. Cockle-Bétian, M. Delaval, M. Dewynter & K. Pineau)
- 9 : Réserve de la Trinité, Mont Tabulaire, Mission ONF (A. Cockle-Bétian & M. Delaval)
- 10 : Camp du Tigre (DELAVAL, 2004)
- 11 : Stoupan (S. Uriot, Groupe Chiroptères de Guyane)
- 12 : Réserve naturelle régionale Trésor (K. Pineau, P. Blondé & Groupe Chiroptères de Guyane)
- 13 : Camp Caïman (A. Cockle-Bétian)
- 14 : Réserve des Nouragues, camp Inselberg (DELAVAL, 2004 ; Mission ONF - Dewynter M.)
- 15 : Réserve des Nouragues, camp Pararé, Mission ONF (Groupe Chiroptères de Guyane)
- 16 : Piton Remarquable de l'Armontabo, Mission ONF (A. Cockle-Bétian & O. Couillet)
- 17 : Pic du Croissant, Mission ONF (A. Cockle-Bétian & S. Uriot)
- 18 : Saül (SIMMONS *et al.*, 2000)
- 19 : Mont Itoupé, Mission Parc Amazonien de Guyane (M. Delaval, M. Dewynter, V. Pelletier & N. Surugue)

Tableau 3 : Indices d'abondance et de répartition des chiroptères de Guyane. Détails, méthodologie et abréviations dans le texte.

Espèces	Indices d'abondance	Abondances relatives	Indice d'occupation	Nombre de sites occupés / 20
<i>Centronycteris maximiliani</i>	EX	-	-	-
<i>Cormura brevirostris</i>	AR	3 ‰	PR	5
<i>Cyttarops alecto</i>	EX	-	-	-
<i>Diclidurus albus</i>	-	-	-	-
<i>Diclidurus ingens</i>	-	-	-	-
<i>Diclidurus scutatus</i>	-	-	-	-
<i>Peropteryx kappleri</i>	TR	< 1 ‰	PR	3
<i>Peropteryx leucoptera</i>	TR	< 1 ‰	L	2
Complexe <i>Peropteryx macrotis/trinitatis</i>	R	1 ‰	PR	3
<i>Rhynchonycteris naso</i>	AR	2 ‰	PR	5
<i>Saccopteryx bilineata</i>	AR	3 ‰	MR	9
<i>Saccopteryx canescens</i>	TR	< 1 ‰	TL	1
<i>Saccopteryx gymnura</i>	TR	< 1 ‰	TL	1
<i>Saccopteryx leptura</i>	AR	3 ‰	MR	9
<i>Desmodus rotundus</i>	PC	6 ‰	MR	13
<i>Diaemus youngii</i>	TR	< 1 ‰	TL	1
<i>Anoura caudifer</i>	AR	2 ‰	MR	9
<i>Anoura geoffroyi</i>	C	18 ‰	MR	7
<i>Choeroniscus minor</i>	AR	3 ‰	MR	7
<i>Glossophaga soricina</i>	C	15 ‰	MR	13
<i>Lichonycteris obscura</i>	TR	< 1 ‰	MR	6
<i>Lionycteris spurrelli</i>	TC	60 ‰	MR	10
<i>Lonchophylla thomasi</i>	C	47 ‰	LR	16
<i>Chrotopterus auritus</i>	AR	4 ‰	MR	10
<i>Glyphonycteris daviesi</i>	R	1 ‰	MR	6
<i>Glyphonycteris sylvestris</i>	AR	2 ‰	MR	9
<i>Lampronnycteris brachyotis</i>	EX	-	-	-
<i>Lonchorhina inusitata</i>	AR	3 ‰	PR	5
<i>Lophostoma brasiliense</i>	AR	2 ‰	MR	7
<i>Lophostoma carrikeri</i>	TR	< 1 ‰	PR	5
<i>Lophostoma schulzi</i>	AR	2 ‰	MR	10
<i>Lophostoma silvicolum</i>	C	17 ‰	LR	16
<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	TR	< 1 ‰	PR	3
<i>Micronycteris brosetti</i>	TR	< 1 ‰	MR	6
<i>Micronycteris hirsuta</i>	AR	3 ‰	MR	11
<i>Micronycteris megalotis</i>	AR	3 ‰	MR	10
<i>Micronycteris microtis</i>	AR	4 ‰	MR	12
<i>Micronycteris minuta</i>	AR	2 ‰	MR	8
<i>Micronycteris schmidtorum</i>	AR	3 ‰	MR	8
<i>Mimon bennettii</i>	AR	2 ‰	MR	7
<i>Mimon crenulatum</i>	C	14 ‰	LR	15
<i>Phylloderma stenops</i>	PC	7 ‰	LR	17
<i>Phyllostomus discolor</i>	AR	2 ‰	MR	6
<i>Phyllostomus elongatus</i>	C	38 ‰	LR	17
<i>Phyllostomus hastatus</i>	C	13 ‰	LR	17
<i>Phyllostomus latifolius</i>	AR	3 ‰	PR	4
<i>Tonatia saurophila</i>	C	24 ‰	LR	16
<i>Trachops cirrhosus</i>	C	18 ‰	LR	15
<i>Trinycteris nicefori</i>	PC	6 ‰	LR	15

Espèces	Indices d'abondance	Abondances relatives	Indice d'occupation	Nombre de sites occupés / 20
<i>Vampyrum spectrum</i>	AR	2 ‰	MR	8
<i>Carollia brevicauda</i>	C	12 ‰	MR	10
<i>Carollia perspicillata</i>	TC	196 ‰	O	20
<i>Rhinophylla pumilio</i>	TC	80 ‰	LR	18
<i>Ametrida centurio</i>	R	1 ‰	MR	6
<i>Artibeus concolor</i>	AR	4 ‰	MR	9
<i>Artibeus planirostris</i>	TC	82 ‰	O	20
<i>Artibeus lituratus</i>	C	22 ‰	LR	16
<i>Artibeus obscurus</i>	TC	53 ‰	LR	18
Complexe <i>Dermanura gnoma / cinerea</i>	C	27 ‰	LR	19
<i>Chiroderma trinitatum</i>	AR	3 ‰	MR	7
<i>Chiroderma villosum</i>	AR	3 ‰	MR	8
<i>Mesophylla macconnelli</i>	AR	4 ‰	MR	8
<i>Platyrrhinus brachycephalus</i>	AR	4 ‰	PR	4
Complexe <i>Platyrrhinus fusciventris / incarum</i>	PC	8 ‰	LR	17
<i>Sturnira lilium</i>	C	18 ‰	MR	11
<i>Sturnira tildae</i>	C	14 ‰	LR	17
<i>Uroderma bilobatum</i>	C	12 ‰	LR	15
<i>Vampyriscus bidens</i>	TR	< 1 ‰	TL	1
<i>Vampyriscus brocki</i>	R	1 ‰	PR	5
<i>Vampyrodes caraccioli</i>	AR	2 ‰	MR	10
<i>Pteronotus gymnonotus</i>	R	1 ‰	PR	3
<i>Pteronotus personatus</i>	AR	2 ‰	PR	3
<i>Pteronotus aff. rubiginosus</i>	TC	73 ‰	MR	11
<i>Noctilio albiventris</i>	TR	< 1 ‰	L	2
<i>Noctilio leporinus</i>	PC	7 ‰	PR	3
<i>Furipterus horrens</i>	TR	< 1 ‰	TL	1
<i>Thyroptera discifera</i>	TR	< 1 ‰	L	2
<i>Thyroptera tricolor</i>	AR	2 ‰	MR	7
<i>Natalus tumidirostris</i>	TR	< 1 ‰	TL	1
<i>Eumops auripendulus</i>	-	-	-	-
<i>Eumops hansae</i>	-	-	-	-
<i>Eumops maurus</i>	-	-	-	-
<i>Cynomops abrasus</i>	-	-	-	-
<i>Cynomops greenhalli</i>	-	-	-	-
<i>Cynomops paranus</i>	-	-	-	-
<i>Cynomops planirostris</i>	-	-	-	-
<i>Molossus barnesi</i>	-	-	-	-
<i>Molossus molossus</i>	-	-	-	-
<i>Molossus rufus</i>	-	-	-	-
<i>Molossus sinaloae</i>	-	-	-	-
<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	-	-	-	-
<i>Promops centralis</i>	-	-	-	-
<i>Eptesicus chiriquinus</i>	TR	< 1 ‰	PR	4
<i>Eptesicus furinalis</i>	AR	2 ‰	PR	4
<i>Lasiurus atratus</i>	-	-	-	-
<i>Lasiurus blossevillii</i>	-	-	-	-
<i>Lasiurus ega</i>	-	-	-	-
<i>Lasiurus egregius</i>	-	-	-	-
Complexe <i>Myotis riparius/nigricans</i>	PC	9 ‰	MR	13

- TC: Très Commune: > 50 ‰ (6 espèces)
 C: Commune: de 11 ‰ à 50 ‰ (15 espèces)
 PC: Peu commune: de 6 ‰ à 10 ‰ (6 espèces)
 AR: Assez rare: de 2 ‰ à 5 ‰ (29 espèces)
 R: rare: 1 ‰ (5 espèces)
 TR: Très rare: < 1 ‰ (15 espèces)
 EX: Exceptionnelle, aucune capture parmi les 20 localités recensées (3 espèces)
 -: Données non significatives

Cette catégorisation met en valeur la caractéristique principale d'une communauté animale en milieu tropical, à savoir un petit nombre d'espèces abondantes (6 taxons), quelques espèces communes (21 taxons) et une longue liste d'espèces rares à très rares (49 taxons).

Indice de répartition: l'occupation naïve

En complément de l'abondance relative, la notion d'occupation naïve nous a semblé très informative. Une espèce commune peut ainsi être peu répandue voire localisée (Tableau 3). C'est par exemple le cas des espèces grégaires se regroupant en colonies populeuses dans les grottes. *Pteronotus* aff. *rubiginosus* est ainsi très commune (abondance relative = 73‰), mais modérément répandue (11 sites sur les 20), tandis que *Lophostoma silvicolum*, bien moins commune (abondance relative = 17 ‰) est largement répartie (16 sites sur 20). Nos résultats sont cependant préliminaires et des données complémentaires sont en cours d'acquisition afin de renforcer les connaissances sur la répartition géographique des espèces au sein des communautés

- O: Omniprésente – présente dans tous les sites (20)
 LR: Largement répandue – présente dans plus de 75 % des sites (plus de 15 sites)
 MR: Modérément répandue – présente dans 25 à 70 % des sites (de 6 à 14 sites)
 PR: Peu répandue – présente dans 15 à 25 % des sites (de 3 à 5 sites)
 L: Localisée - présente dans moins de 10 % des sites (2 sites)
 TL: Très localisée – connue d'un seul site
 -: Données non significatives

REMERCIEMENTS

Nous exprimons notre gratitude à tous les naturalistes de Guyane, amateurs et/ou professionnels, qui ont généreusement partagé leurs observations et répondu avec grâce à nos multiples questions. Par ordre alphabétique, merci à M. Barataud, P. Blondé, C. Cambrezy, P. Charles-Dominique, M. Cobigo, O. Couillet, A. Lavergne, T. Luglia, S. Maillé, B. de Thoisy, V. Pelletier, V. Rufroy, N. Surugue, J. Tribot, S. Uriot et O. Vrignaud. Sans leur dynamisme sur le terrain, nous en saurions beaucoup moins sur les chauves-souris de Guyane. Nous aimerions remercier particulièrement Anya Cockle et Marguerite Delaval qui ont d'une part largement contribué à

l'acquisition des données sur le terrain et d'autre part partagé sans retenue avec nous leurs connaissances des chiroptères de Guyane. Les missions qui ont permis d'acquies ces données ont été organisées ou financées par l'Office National des Forêts, le Parc Amazonien de Guyane, la Réserve Naturelle Régionale Trésor, la Réserve Naturelle de l'Amana, la Direction de l'Environnement de l'Aménagement et du Logement de Guyane, l'Agence Nationale de la Recherche (programmes ERAES à Trois-Sauts) et le Ministère de l'Outre-Mer (biodiversité à Angoulême).

RÉSUMÉ

La faune des chauves-souris (Chiroptera) de Guyane française compte 103 espèces, d'après de nouvelles découvertes sur le terrain et des changements taxonomiques récemment publiés. La chronologie des mentions historiques des espèces de chauves-souris dans ce département français d'outre-mer est présentée, démarrant avec la mention de molosses en 1805 par E. Geoffroy Saint Hilaire. Des commentaires sont ensuite présentés pour une quinzaine de taxons, dont la présence en Guyane a été récemment mise en évidence, et/ou pour lesquels la taxonomie ou la systématique ont changé ces dernières années. Nous listons ensuite les 103 espèces de chauves-souris et leur nomenclature telle que connue en date d'août 2011. Enfin, profitant d'une importante base de données réunissant environ 9200 captures dans 20 localités, nous présentons les abondances relatives de la plupart des espèces, tant en termes d'effectif que de répartition géographique.

Mots-clés: chauves-souris, Chiroptera, Guyane française, taxonomie, faunistique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AGNARSSON, I., C.M. ZAMBRANA-TORRELIO, N.P. FLORES SALDAÑA & L.J. MAY-COLLADO. 2011. A time-calibrated species-level phylogeny of bats (Chiroptera, Mammalia). *PLoS Currents: Tree of Life*. Version 44. 2011 Jan 4 [revised 2011 Feb 4]. Available from: <http://knol.google.com/k/ingi-agnarsson/a-time-calibrated-species-level/3chrbrtx927cxs/5>.
- BARATAUD, M., S. GIOSA, F. LEBLANC, L. TILLON, M. DEWYNTER, T. DISCA & V. RUFROY. 2013. Identification et écologie acoustique des chiroptères de Guyane Française. *Le Rhinolophe* 19: 103-145.
- BEST, T.L., J.L. HUNT, L.A. MCWILLIAMS & K.G. SMITH. 2001. *Eumops maurus*. *Mammalian Species* 667: 1-3
- BORISENKO, A.V., B.K. LIM, N.V. IVANOVA, R.H. HANNER & P.D. HEBERT. 2008. DNA barcoding in surveys of small mammal communities: a field study in Suriname. *Molecular Ecology Resources* 8: 471-479.
- BROSSET, A. & P. CHARLES-DOMINIQUE. 1990. The bats from French Guiana: a taxonomic, faunistic and ecological approach. *Mammalia* 54 (4): 509-560
- BROSSET, A., P. CHARLES-DOMINIQUE, A. COCKLE, J.-F. COSSON & D. MASSON. 1996. Bat communities and

- deforestation in French Guiana. *Canadian Journal of Zoology* 74:1974-1982.
- BROSSET, A., J.-F. COSSON, P. GAUCHER & D. MASSON. 1995. Les chiroptères d'un marécage côtier de Guyane; composition du peuplement. *Mammalia* 60: 480-497
- CATZEFLIS, F. 2010. Liste des Mammifères de Guyane française. *Arvicola* 19 (2): 39-44.
- CHARLES-DOMINIQUE, P., A. BROSSET A. & S. JOUART. 2001. Atlas des chauves-souris de Guyane. *Patrimoines Naturels* 49: 172 p.
- CLARE, E.L., B.K. LIM, M.D. ENGSTROM, J.L. EGER & P.D. HEBERT. 2006. DNA barcoding of Neotropical bats: species identification and discovery within Guyana. *Molecular Ecology Notes* 7: 184-190.
- DAVALOS, L.M. 2006. The geography of diversification in the mormoopids (Chiroptera: Mormoopidae). *Biological Journal Linnean Society* 88: 101-118.
- DELAVAL, M. 2004. Impacts des perturbations d'origine anthropique sur les peuplements de chauves-souris en Guyane française. *Thèse Université Paris-6 (Département Ecologie & Gestion Biodiversité)*: 213 pp.
- DELAVAL, M. & P. CHARLES-DOMINIQUE. 2006. Edge effects on frugivorous and nectarivorous bat communities in a neotropical primary forest in French Guiana. *Revue Écologie (Terre Vie)* 61: 343-352.
- DELAVAL, M., M. HENRY & P. CHARLES-DOMINIQUE. 2005. Interspecific competition and niche partitioning: example of a neotropical rainforest bat community. *Revue Écologie (Terre Vie)* 60: 149-165.
- DIETZ, C., O. VON HELEVERSEN & D. NILL. 2007. *L'encyclopédie des chauves-souris d'Europe et d'Afrique du Nord*. Delachaux & Niestlé éd. 400 pp.
- HOOFER, S.R. & R.J. BAKER. 2006. Molecular systematics of Vampyressine bats (Phyllostomidae: Stenodermatinae) with comparison of direct and indirect surveys of mitochondrial DNA variation. *Molecular Phylogenetics Evolution* 39: 424-438.
- HOOFER S.R., W.E. FLANARY, R.J. BULL. & R.J. BAKER. 2008. Phylogenetic relationships of vampyressine bats and allies (Phyllostomidae: Stenodermatinae) based on DNA sequences of a nuclear intron (TSHB-I2). *Molecular Phylogenetics Evolution* 47(2): 870-876.
- HUSSON, A.M. 1978. *The mammals of Suriname*. E. J. Brill, Leiden, 729 pp.
- LARSEN, P.A., L. SILES, S. C. PEDERSEN & G. G. KWIECINSKI. 2011. A new species of *Micronycteris* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Saint Vincent, Lesser Antilles. *Mammalian Biology* 76: 687-700.
- LEE, T.E., S.R. HOOFER & R.A. VAN DEN BUSSCHE. 2002. Molecular phylogenetics and taxonomic revision of the genus *Tonatia* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy* 83 (1): 49-57.
- LIM, B.K. 2009. Environmental Assessment at the Bakhuis Bauxite Concession: Small-Sized Mammal Diversity and Abundance in the Lowland Humid Forests of Suriname. *The Open Biology Journal* 2: 42-53
- LIM, B.K., M.D. ENGSTROM & J. OCHOA. 2005. Mammals. Checklist of the Terrestrial Vertebrates of the Guiana Shield. *Bulletin Biological Society Washington* 13: 77-92.
- LIM, B.K., M.D. ENGSTROM, J.C. PATTON & J.W. BICKHAM. 2008. Systematic review of small fruit-eating bats (*Artibeus*) from the Guianas, and a re-evaluation of *A. glaucus bogotensis*. *Acta Chiropterologica* 10 (2): 243-256.
- OCHOA, J.G. & J.H. SANCHEZ. 2005. Taxonomic status of *Micronycteris homezi* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Mammalia* 69 (3-4): 323-335.
- PETERS, S.L., B.K. LIM, & M.D. ENGSTROM. 2002. Systematics of dog-faced bats (*Cynomops*) based on molecular and morphometric data. *Journal of Mammalogy* 83 (4): 1097-1110.
- PORTER, C.A., S.R. HOOFER, R.A. VAN DEN BUSSCHE & R.J. BAKER. 2003. Systematics of round-eared bats (*Tonatia* and *Lophostoma*) based on nuclear and mitochondrial DNA sequences. *Journal Mammalogy* 84 (3): 791-808.
- PORTER, C.A., S.R. HOOFER, C.A. CLINE, F.G. HOFFMANN & R.J. BAKER. 2007. Molecular phylogenetics of the phyllostomid bat genus *Micronycteris* with descriptions of two new subgenera. *Journal of Mammalogy* 88(5): 1205-1215.
- PRESLEY, S., M. WILLIG, J. WUNDERLE & L.N. SALDANHA. 2008. Effects of reduced-impact logging and forest physiognomy on bat populations of lowland Amazonian forest. *Journal Applied Ecology* 45: 14-25
- SIMMONS, N.B. & R.S. VOSS. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rainforest fauna. Part 1. Bats. *Bulletin American Museum Natural History* 237: 1- 219.
- SIMMONS, N.B., R.S. VOSS & D.W. FLECK. 2002. A new Amazonian species of *Micronycteris* (Chiroptera: Phyllostomidae) with notes on the roosting behavior of sympatric congeners. *American Museum Novitates* 3358: 1-14.
- SIMMONS, N.B., R.S. VOSS & H.C. PECKHAM. 2000. The bat fauna of the Saül region, French Guiana. *Acta Chiropterologica* 2 (1): 23-36.
- SODRÉ, M.M., A.R. DA ROSA, R. GREGORIN & M.M. GUIMARÃES. 2008. Range extension for Thomas' mastiff bat *Eumops maurus* (Chiroptera: Molossidae) in northern, central, and southeastern Brazil. *Revista Brasileira Zoologia* 25: 379-382.
- SOLMSEN, E.H. & H. SCHLIEMANN. 2008. *Choeroniscus minor* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Mammalian Species* 822: 1-6.
- VELAZCO, P.M. 2005. Morphological phylogeny of the bat genus *Platyrrhinus* Saussure, 1860 (Chiroptera: Phyllostomidae) with the description of four new species. *Fieldiana: Zoology* 105: 1-54.
- VELAZCO, P.M., A.L. GARDNER & B.D. PATTERSON. 2010. Systematics of the *Platyrrhinus helleri* species complex (Chiroptera: Phyllostomidae), with descriptions of two new species. *Zoological Journal Linnean Society* 159: 785-812.
- VOSS, R.S. & L.H. EMMONS. 1996. Mammalian diversity in neotropical lowland rainforests: a preliminary assessment. *Bulletin American Museum Natural History* 230: 1-115.
- VOSS, R.S., D.P. LUNDE & N.B. SIMMONS. 2001. The mammals of Paracou, French Guiana: A Neotropical lowland rainforest fauna. Part 2: Nonvolant species. *Bulletin American Museum Natural History* 263: 1-236.
- WILLIAMS, S.L. & H.H. GENOWAYS. 1980. Results of the Alcoa Foundation-Suriname Expeditions. II. Additional records of bats (Mammalia: Chiroptera) from Suriname. *Annals Carnegie Museum* 49: 213-236.

Identification et écologie acoustique des chiroptères de Guyane française

Michel Barataud¹, Sylvie Giosa², Frédéric Leblanc³, Vincent Rufra⁴, Thierry Disca⁵, Laurent Tillon⁶, Marguerite Delaval⁷, Alexandre Haquart⁸ & Maël Dewynter⁹

¹ SFPEM; Colombeix, F-23400 Saint-Amand-Jartoudeix; courriel: michel.barataud1@orange.fr

² SFPEM; Colombeix, F-23400 Saint-Amand-Jartoudeix; courriel: sylvie.giosa@laposte.net

³ SFPEM; 8bis rue F. Chénieux, F-87000 Limoges; courriel: diclidurus.albus@wanadoo.fr

⁴ BIOTOPE Amazonie-Caraïbes, 30, Domaine de Montabo, lotissement Ribal, F-97300 Cayenne; courriel: vrufra@biotope.fr

⁵ BIOTOPE Méditerranée, 22 Bd Maréchal Foch, BP 58, F-34140 Mèze; courriel: tdisca@biotope.fr;

⁶ ONF DEDD Département Biodiversité, 2 avenue de Saint Mandé, F-75570 Paris Cedex 12; courriel: laurent.tillon@onf.fr

⁷ ONF DR Guyane, Réserve de Montabo, B.P. 7002, F-97307 Cayenne Cedex; courriel: marguerite.delaval@onf.fr

⁸ BIOTOPE Méditerranée, 22 Bd Maréchal Foch, BP 58, F-34140 Mèze; courriel: ahaquart@biotope.fr

⁹ BIOTOPE Amazonie-Caraïbes, 30, Domaine de Montabo, lotissement Ribal, F-97300 Cayenne; courriel: mael.dewynter@gmail.com

Abstract: Sonar signals and acoustic ecology of French Guiana bats. Since 2001, echolocation calls of 80 bat species of French Guiana, belonging to 8 families, have been recorded in time expansion mode and progressively added to a database. This paper gives an update on the development of methods for species-level identification based on auditory and computer-derived acoustic criteria. Noctilionidae, Thyropteridae, Furipteridae, Emballonuridae, Mormoopidae, Vespertilionidae and Molossidae families offer promising possibilities of reliable identification. Despite of large number of species and wide diversity in ecology, Phyllostomidae are acoustically homogeneous, which induces very low recognition performances in inventories with bat detectors for this family.

Keywords: acoustic identification, acoustic ecology, Chiroptera, French Guiana.

INTRODUCTION

L'identification acoustique des chiroptères en est encore au stade de la recherche, plus de vingt ans après les premières publications d'AhLÉN (1981, 1990) pour l'Europe, de GOULD (1976) et FENTON & BELL (1981) entre autres pour les Amériques. Les études de ce type se heurtent à de nombreuses difficultés (enregistrements dans toutes les circonstances de vol en milieu naturel d'individus identifiés avec certitude), accentuées en zones tropicales par le nombre important d'espèces présentes et la difficulté de pénétration du milieu forestier rendant les suivis d'animaux marqués très aléatoires et compliqués. La plupart des auteurs se heurte à la difficulté d'obtenir un vaste échantillonnage de séquences dans de nombreuses conditions naturelles de vol. Le principal enjeu pourtant reste bien d'appréhender la variabilité intraspécifique et les conditions qui amènent telle espèce à utiliser tel ou tel type de signal.

La subjectivité de l'analyse auditive est souvent décriée au sein de la communauté scientifique, pourtant certains critères sont faciles à apprécier et parfaitement

transmissibles d'un observateur à l'autre. L'analyse informatique n'est d'ailleurs pas à l'abri des mêmes suspicions, les outils et méthodes d'enregistrement et d'analyses comportant aussi plusieurs biais (FENTON *et al.*, 2001; WHITE & GEHRT, 2001). Plutôt que d'opposer les deux méthodes, il s'avère en fait efficace de les associer en tentant d'éviter leurs biais respectifs. C'est ce que réalisent les travaux menés en Europe (BARATAUD, 1996, 2002, 2012), qui permettent d'identifier jusqu'à l'espèce plus de 85% des contacts et de mener de nombreux travaux d'inventaires et d'études écologiques.

Une des principales difficultés rencontrées est donc celle de la variabilité acoustique intraspécifique, car elle entraîne un fort taux de recouvrement interspécifique. La complexité est généralement encore plus grande avec les espèces forestières, qui émettent pour la plupart des signaux FM à large bande et faible intensité (SIEMERS & SCHNITZLER, 2004) à forte convergence structurelle. Ces espèces volant généralement près du feuillage, l'amplitude des variations de distance entre le chiroptère émetteur et les obstacles environnants est plus importante que pour des espèces de haut vol. Or les variations de dis-

tance aux obstacles sont souvent citées comme étant un des principaux facteurs explicatifs de la variabilité acoustique (PYE, 1980; MILLER & DEGN, 1981; NEUWEILER, 1989; MURRAY *et al.*, 2001; SIEMERS *et al.*, 2001).

La Guyane compte 103 espèces de chiroptères (CATZEFLIS *et al.*, 2013; LARSEN *et al.*, 2012; CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 2001; SIMMONS & VOSS, 1998), auxquelles pourraient s'ajouter de nouveaux taxons issus de complexes récemment mis en évidence par des études génétiques (BORISENKO *et al.*, 2008; CLARE *et al.*, 2006). Or seulement 33 espèces avaient jusque-là fait l'objet d'une description acoustique s'inspirant de la méthode proposée ici (KIRSH & LEBLANC, 2003; LEBLANC, 2002, 2005).

Trois missions de recherche acoustique, organisées par la Direction Régionale de Guyane de l'Office National des Forêts (ONF), ont eu lieu dans la réserve biologique de Lucifer Dékou-Dékou en novembre 2006 (BARATAUD *et al.*, 2006), dans la réserve des Nouragues en novembre 2009 (BARATAUD & GIOSA, 2009) et sur la zone côtière nord-ouest en novembre 2011 (BARATAUD *et al.*, 2011). Les équipes comprenaient des spécialistes de l'identification morphologique (Groupe Chiroptères de Guyane et ONF) et de la bioacoustique (BIOTOPE; SFPEM: Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères). Des enregistrements ponctuels supplémentaires ont été réalisés à d'autres moments par quelques observateurs résidant sur place. L'objectif était de poursuivre l'étude du sonar des espèces présentes en Guyane, afin d'évaluer leurs possibilités d'identification grâce à un détecteur d'ultrasons. Les signaux exploitables récoltés lors des missions précédentes (KIRSH & LEBLANC, 2003; LEBLANC, 2002) ont été intégrés aux résultats présentés ici.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

La méthode utilisée dans cette étude s'inspire d'un programme sur l'identification acoustique des chiroptères, mené en Europe depuis 1988 (BARATAUD, 1996, 2002, 2012) et appliqué aux espèces néotropicales depuis 2006.

Les espèces ont été enregistrées le plus souvent possible dans des conditions de vol naturel (chasse ou transit), mais la difficulté de suivi d'individus équipés de capsules lumineuses (Cyalume™) dans un contexte de forêt très dense, a parfois contraint les observateurs à se limiter aux signaux d'écholocation dans les premières dizaines de mètres après le relâcher (surtout pour les Phyllostomidés). Selon le nombre de captures, les espèces ont été relâchées dans plusieurs types d'habitats, du plus encombré au plus ouvert. Les Molossidés de haut vol étaient relâchés aux premières lueurs de l'aube, ce qui facilitait leur envol et un suivi visuel sur plusieurs centaines de mètres avec des enregistrements de longue durée. Le comportement de l'animal, son environnement et sa position par rapport aux obstacles les plus proches étaient notés au cours de l'enregistrement. De nom-

breuses séquences sonores ont également été réalisées « en aveugle »; ces enregistrements de plusieurs minutes apportent de nombreuses informations sur le comportement acoustique des chiroptères dans différentes circonstances de vol. Ils peuvent fournir des indices précieux pour une identification spécifique probable, par recouplement avec les observations visuelles simultanées et des données bibliographiques. C'est ainsi que plusieurs types acoustiques significativement différents ont été isolés au sein des familles peu aisées à capturer au filet (Emballonuridae, Molossidae), permettant de bonnes déductions grâce à une analyse comparée avec les espèces dûment identifiées.

Lors de la mission 2006, douze nuits d'enregistrements ont été réalisées grâce aux captures faites par Anya Cockle-Betian (COCKLE-BETIAN, 2006). En 2009, aux onze soirées de capture et d'enregistrements à Saut Pararé et près de la grotte du Tapir (Régina), se sont ajoutées six soirées d'enregistrements en aveugle sur cinq sites: Pointe Diamant (Rémire-Montjoly), réserve naturelle régionale Trésor (Roura), stade de Matoury, bord de l'Approuague et marais de Kaw (Régina); ces soirées ont permis de compléter la banque de données acoustiques sur des espèces identifiées au préalable en gîte ou dans des conditions d'observation visuelle (éclairage artificiel) éliminant tout risque de confusion. En 2011, onze soirées de capture associant enregistrements au relâché et en aveugle ont été réalisées: arrière plage de Simili et digue de Panato (Awala Yalimapo), rizières de Mana et crique gargoulette (Mana), Pripris de Yiyi (Sinnamary), Pont de Roura, carrefour de Belizon et crique Boulanger (Roura), lagune Concorde (Matoury), route de la Plage (Rémire-Montjoly).

La collecte des données était effectuée grâce à des détecteurs d'ultrasons hétérodyne/expansion de temps Pettersson D1000X, D980 et D 240X (Pettersson Elektronik AB™), et des enregistreurs numériques sur carte (Edirol™) ou minidisc (Sharp™).

Pour chaque espèce, le maximum de séquences a été recueilli dans plusieurs circonstances de vol. Tous les signaux collectés (expansion x 10) ont fait l'objet de deux types d'analyse:

• analyse auditive:

- 1) pour chaque signal: les critères pris en compte sont: la structure (caractéristiques de l'évolution de la fréquence en fonction du temps), la sonorité, et la répartition de l'énergie au sein du signal (présence et emplacement d'un éventuel pic d'énergie audible);
- 2) pour la séquence complète: appréciation d'une éventuelle variation de rythme (régularité et récurrence); mise en corrélation avec une éventuelle variation de structure audible des signaux, et avec le comportement de l'individu.

• **analyse informatique** (logiciel BatSound, Pettersson Elektronik AB™; pour le détail des prises de mesures, voir BARATAUD, 2012):

- 1) pour chaque signal, les critères pris en compte sont : la durée totale du signal (fondamental et harmoniques), la durée d'une éventuelle partie en fréquence constante (FC) ou Quasi FC (QFC), la fréquence de cette partie FC, la fréquence de début (FI) de l'harmonique (H) contenant le plus d'énergie, la fréquence terminale (FT) de l'harmonique contenant le plus d'énergie, la largeur de bande de fréquences (LB) de l'harmonique contenant le plus d'énergie, la fréquence du maximum d'énergie (FME) du fondamental et des trois premiers harmoniques. Pour les signaux en fréquence modulée (FM) : la durée est mesurée sur spectrogramme (ou sur oscillogramme lorsque c'est possible), la LB et la FT sur spectrogramme avec une 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); pour composer avec la particularité des signaux de la plupart des Phyllostomidés (décalage temporel et disparité de l'intensité entre différents harmoniques), seule la partie d'un harmonique donné contenant le plus d'énergie est sélectionnée pour obtenir une mesure de densité spectrale précise (la fenêtre FFT est alors de 256 points). Pour les parties de signaux FC ou QFC, les mesures sont réalisées de la même façon, mais avec une fenêtre FFT de densité spectrale de 256 points pour obtenir des données de fréquence initiale et/ou terminale plus précises. L'atténuation atmosphérique agissant surtout sur les hautes fréquences, nous avons sélectionné les signaux les plus intenses possible, afin d'obtenir des mesures précises de fréquence initiale (qui conditionne la largeur de bande et la durée);
- 2) pour la séquence complète, les variations de rythme (régularité et récurrence) ont été précisées par la mesure de la durée de chaque intervalle (signal compris, en ms).

Les signaux ont ensuite été regroupés par types (toutes espèces confondues) en fonction de leurs degrés de convergence structurelle. Puis, pour chaque espèce, les conditions environnementales (notées sur le terrain) se rapportant à chaque type de signal ont été examinées, et ont fait l'objet d'une comparaison interspécifique pour évaluer le recouvrement des couples «comportement acoustique / comportement de vol».

Afin de tenter une corrélation standardisée entre le critère de récurrence des signaux au sein d'une séquence et le comportement de l'animal (distance aux obstacles et/ou intérêt de l'individu pour son environnement), les mesures d'intervalles de temps entre signaux ont été mises en relation avec les types de comportements notés sur le terrain. L'objectif était d'associer des classes de distance aux obstacles à des classes d'intervalles entre signaux, afin de pouvoir corrélérer ces dernières aux types de structures acoustiques.



Trachops cirrhosus équipé d'une capsule lumineuse (photo M. Barataud).

RÉSULTATS ET COMMENTAIRES

Espèces enregistrées

Partant du chiffre de 33 espèces enregistrées lors des missions de 2001 et 2003 effectuées par l'un d'entre nous (F. Leblanc), nous en étions à 56 espèces au terme de notre mission à Lucifer en 2006 et à 73 au terme de la mission 2009 (Saut Pararé et Kaw). *Natalus tumidirostris* a été enregistré en juillet 2010 à Kaw par l'un d'entre nous (V. Rufay), et *Lasiurus blossevillii* par Kévin Pineau en juin 2011. Lors de la mission 2011, cinq espèces ont été rajoutées (*Noctilio albiventris*, *Molossus rufus*, *Cynomops abrasus*, *C. paranus*, *C. planirostris*) et sept taxons ont été complétés ou confirmés (*Diclidurus albus/scutatus*, *Noctilio leporinus*, *Pteronotus gymnotus*, *Eptesicus chiriquinus*, *E. furinalis*, *Molossus barnesi*, *M. molossus*). Ainsi à l'heure actuelle ce sont 80 espèces qui ont fait l'objet d'une description acoustique plus ou moins complète (Tableau 1).

Description générale des types de sonar

Quelques exceptions mises à part, chaque famille affiche de nombreux points de convergences dans ses caractéristiques d'émissions acoustiques; il y a donc une cohérence forte entre la taxonomie et les structures de sonar; une présentation des types de signaux par catégorie taxonomique au niveau de la famille est donc opportune.

Tableau 1 : Liste des espèces de Guyane, avec, pour celles enregistrées, les nombres de signaux et de séquences analysés.

N. spp	Famille	Sous-famille	Espèces	N. sign.	N. séq.	N. enr.
1	Emballonuridae	Emballonurinae	<i>Centronycteris maximiliani</i> ?	20	3	1
1			<i>Cormura brevirostris</i>	81	4	1
1			<i>Cyttarops alecto</i> ?	11	1	1
1			<i>Diclidurus scuttatus</i>	73	10	1
1			<i>Diclidurus albus</i>			
1			<i>Diclidurus ingens</i> *	35	5	1
1			<i>Peropteryx kappleri</i> ?	20	4	1
1			<i>Peropteryx leucoptera</i> [▲]	37	3	1
1			<i>Peropteryx macrootis</i>			
1			<i>Peropteryx trinitatis</i>	15	1	1
1			<i>Rhynchonycteris naso</i>	60	9	1
1			<i>Saccopteryx bilineata</i>	41	2	1
1			<i>Saccopteryx canescens</i>	30	3	1
1			<i>Saccopteryx gymnura</i>	19	1	1
1			<i>Saccopteryx leptura</i>	52	3	1
1	Noctilionidae		<i>Noctilio albiventris</i>	34	11	1
1			<i>Noctilio leporinus</i>	75	19	1
1	Mormoopidae		<i>Pteronotus gymnotus</i>	50	5	1
1			<i>Pteronotus aff. rubiginosus</i>	46	28	1
1			<i>Pteronotus personatus</i>	71	39	1
1	Phyllostomidae	Desmodontinae	<i>Desmodus rotundus</i>	30	9	1
1			<i>Diaemus youngi</i>	30	3	1
1		Glossophaginae	<i>Anoura caudifera</i>	12	1	1
1			<i>Anoura geoffroyi</i>	36	9	1
1			<i>Choeroniscus minor</i>	20	2	1
1			<i>Choeroniscus cf. godmani</i>	20	2	1
1			<i>Glossophaga soricina</i>	13	1	1
1			<i>Lichonycteris obscura</i> [▲]	34	6	1
1			<i>Lionycteris spurrelli</i>			
1			<i>Lonchophylla thomasi</i>	20	5	1
1		Phyllostominae	<i>Chrotopterus auritus</i> [▲]	11	2	1
1			<i>Glyphonycteris daviesi</i>			
1			<i>Glyphonycteris sylvestris</i> [▲]	50	13	1
1			<i>Lampronnycteris brachyotis</i> [▲]			
1			<i>Lonchorhina inusitata</i>	10	1	1
1			<i>Macrophyllum macrophyllum</i> [▲]			
1			<i>Micronycteris brosetti</i>	30	2	1
1			<i>Micronycteris hirsuta</i> [▲]			
1			<i>Micronycteris cf. megalotis</i> [▲]	2	1	1
1			<i>Micronycteris cf. microtis</i>			
1	<i>Micronycteris minuta</i> [▲]		25	3	1	
1	<i>Mimon bennettii</i> [▲]					
1	<i>Mimon crenulatum</i>		30	4	1	
1	<i>Phylloderma stenops</i>					
1	<i>Phyllostomus discolor</i>		26	2	1	
1	<i>Phyllostomus elongatus</i>					
1	<i>Phyllostomus hastatus</i>		30	2	1	
1	<i>Phyllostomus latifolius</i>					
1	<i>Lophostoma brasiliense</i> [▲]	8	1	1		
1	<i>Lophostoma carrikeri</i>					
1	<i>Tonatia saurophila</i>	42	8	1		
1	<i>Lophostoma schulzi</i>	8	1	1		
1	<i>Lophostoma silvicolium</i>	25	2	1		
1	<i>Trachops cirrhosus</i>	26	5	1		
1	<i>Trinycteris nicefori</i>	17	2	1		
1	<i>Vampyrum spectrum</i> [▲]	13	2	1		
1	<i>Carollia brevicauda</i>					
1	<i>Carollia perspicillata</i>					
1	Carolliinae		17	2	1	
1			26	4	1	
			<i>Rhinophylla pumilio</i>			

N. spp	Famille	Sous-famille	Espèces	N. sign.	N. séq.	N. enr.		
1	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Ametrida centurio</i>	17	3	1		
1			<i>Artibeus cinereus</i>	11	1	1		
1			<i>Artibeus concolor</i>	20	2	1		
1			<i>Artibeus gnomus</i>	30	3	1		
1			<i>Artibeus planirostris</i>	31	4	1		
1			<i>Artibeus lituratus</i>	33	2	1		
1			<i>Artibeus obscurus</i>	34	4	1		
1			<i>Chiroderma trinitatum</i>	23	3	1		
1			<i>Chiroderma villosum</i>	21	2	1		
1			<i>Ectophylla macconnelli</i> [▲]					
1			<i>Platyrrhinus brachycephalus</i>	13	1	1		
1			<i>Platyrrhinus fusciventris / incarum</i>	32	4	1		
1			<i>Sturnira lilium</i>	28	2	1		
1			<i>Sturnira tildae</i>	35	4	1		
1			<i>Uroderma bilobatum</i>	17	2	1		
1			<i>Vampyressa bidens</i> [▲]					
1			<i>Vampyressa brocki</i>	8	1	1		
1			<i>Vampyroides caraccioli</i>	6	2	1		
1			Thyropteridae	Thyropterinae	<i>Thyroptera discifera</i>	15	1	1
1					<i>Thyroptera tricolor</i>	30	2	1
1	Furipteridae	Furipterinae	<i>Furipterus horrens</i>	30	7	1		
1	Natalidae	Natalinae	<i>Natalus tumidirostris</i>	15	1	1		
1	Vespertilionidae	Vespertilioninae	<i>Eptesicus chiriquinus</i>	55	4	1		
1			<i>Eptesicus furinalis</i>	47	11	1		
1			<i>Lasiurus atratus</i> [▲]					
1			<i>Lasiurus blossevillii</i>	50	4	1		
1			<i>Lasiurus ega</i> [▲]					
1			<i>Lasiurus egregius</i> [▲]					
1			<i>Myotis nigricans</i>	38	3	1		
1			<i>Myotis riparius</i>	83	9	1		
1	Molossidae	Molossinae	<i>Eumops auripendulus</i>	40	4	1		
1			<i>Eumops hansae</i> [▲]					
1			<i>Eumops maurus</i> [▲]					
1			<i>Cynomops abrasus</i>	42	5	1		
1			<i>Cynomops greenhalli</i> [▲]					
1			<i>Cynomops parvus</i>	40	2	1		
1			<i>Cynomops planirostris</i>	30	3	1		
1			<i>Molossus barnesi</i>	74	7	1		
1			<i>Molossus molossus</i>	41	5	1		
1			<i>Molossus rufus</i>	64	9	1		
1			<i>Molossus sinaloae</i> [▲]					
1			<i>Nyctinomops laticaudatus</i> [▲]					
1			<i>Promops centralis</i> ?		36	10	1	
103	TOTAL			2526	379	80		

Légende :

N. spp nombre d'espèces validées en Guyane

N.séq. nombres de séquences (= d'individus) analysées

N. enr. nombre de taxons enregistrés

spp ? enregistrements en aveugle, attribués à une espèce grâce aux données bibliographiques

spp * espèce non identifiée en main, mais grâce à des observations visuelles fiables en gîte ou sur terrain de chasse

 spp [▲] espèce non documentée acoustiquement

Famille des Emballonuridés

Les Emballonuridés montrent des convergences structurales fortes : le maximum d'énergie est porté par l'harmonique 1 (dans de rares cas *Rhynchonycteris naso* porte le maximum d'énergie sur son fondamental) et tous les signaux sont principalement composés d'une QFC, leur forme étant généralement convexe avec une FM ascendante initiale ou une FM descendante terminale, voire les deux (Tableau 2). Nos enregistrements peuvent être attribués à 13 taxons sur les 15 espèces recensées en Guyane. Six taxons (*Diclidurus* spp., *Cormura brevirostris*, *Saccopteryx bilineata* et *S. leptura*) alternent des signaux décalés en fréquence : deux fréquences (haut et bas) sont alternées de façon très régulière (Fig. 1), sauf pour *C. brevirostris* (Fig. 2) qui en alterne fréquemment trois. Les autres espèces n'utilisent qu'une seule fréquence (mono). A noter la tendance de quelques espèces « bitonales » à pratiquer de courtes phases en « mono », lors de vols de recherche passive ou de transit en milieu ouvert ; ce comportement peu fréquent a été enregistré chez *C. brevirostris* et *S. bilineata* ; pour cette dernière

espèce RATCLIFFE *et al.* (2011) notent également des circonstances d'utilisation non liées à la chasse active.

Aucun *Diclidurus* n'a pu être capturé ; les enregistrements sont couplés avec l'observation directe d'individus en chasse près des éclairages artificiels, très reconnaissables à leur pelage blanc. *D. ingens* a pu être identifié grâce à sa grande taille et ses fréquences très basses. Les autres signaux situés dans la gamme de FME (type bas) allant de 24,7 à 29,4 kHz ne correspondent qu'à une seule espèce (un même individu pouvant couvrir toute cette gamme de fréquences), mais il fût impossible de juger sur le terrain si la taille correspondait à *D. scutatus* ou *D. albus*. Les mesures indiquées dans la bibliographie (JUNG *et al.*, 2007 ; KALKO, 1995) indiquent pour *D. albus* respectivement une moyenne de $23,5 \pm 0,3$ kHz et 24,3 kHz (22,5 à 26,7) au Panama et au Costa Rica, alors qu'ici la moyenne est de 26,5 kHz ; la grande majorité des individus (minimum 10 sur 5 sites) enregistrés était centrée sur cette fréquence, descendant ou montant parfois respectivement sur 24,7 kHz ou 27,8 kHz.

Les données attribuées à *Centronycteris maximiliani*, *Cyttarops alecto* et *Peropteryx kappleri* relèvent d'un

Tableau 2 : Liste des Emballonuridés enregistrés, avec caractéristiques acoustiques principales ; les trois espèces suivies d'un point d'interrogation sont supposées correspondre aux enregistrements effectués en aveugle, sur la base de données bibliographiques.

Légende : mono : signaux non décalés en fréquence au sein d'une même séquence ; haut, moyen, bas : signaux décalés en fréquence au sein d'une même séquence ; QFC : quasi fréquence constante ; FMa : fréquence modulée ascendante ; FMd : fréquence modulée descendante.

Espèce	Avant-bras (mm)	N. signaux analysés	Type	Fréquence (kHz) harmonique 1 médiane (mini-maxi)	Structure	
					croisière	approche
<i>Saccopteryx gymnura</i>	34 - 35	19	mono	53,9 (53,8-55,8)	QFC/FMd	QFC/FMd
<i>Saccopteryx canescens</i>	35 - 38	30	mono	52,5 (52,3-54,3)	QFC/FMd	QFC/FMd
<i>Rhynchonycteris naso</i>	36 - 41	60	mono	95,6 (80,2-98,2)	FC/FMd	FC/FMd
<i>Saccopteryx leptura</i>	37 - 41	26	haut	49,8 (48,5-50,4)	QFC convexe	FMa/QFC/FMd
		26	bas	47,4 (46,6-48,7)	QFC convexe	FMa/QFC/FMd
<i>Peropteryx trinitatis</i>	39 - 40	15	mono	43,9 (42,1-43,9)	QFC/FMd	QFC/FMd
<i>Peropteryx macrotis</i>	40 - 47	37	mono	38,4 (36,7-39,7)	QFC	QFC/FMd
<i>Centronycteris maximiliani</i> ?	41 - 48	20	mono	40,6 (39-41,3)	QFC/FMd	QFC/FMd
<i>Cormura brevirostris</i>	42 - 47	33	haut	32,3 (30,5-33,5)	QFCa convexe	QFC/FMd
		33	moyen	29,4 (27,5-30)	QFCa convexe	QFC/FMd
		15	bas	26 (24,5-26,5)	QFCa convexe	QFC/FMd
<i>Peropteryx leucoptera</i>	42 - 47		?	?		
<i>Cyttarops alecto</i> ?	45 - 47	11	mono	35,4 (34,5-35,4)	QFC	FMd/QFC/FMd
<i>Saccopteryx bilineata</i>	44 - 52	20	haut	44,1 (44-44,3)	QFC convexe	FMa/QFC/FMd
		21	bas	42,1 (41,2-42,2)	QFC convexe	FMa/QFC/FMd
<i>Peropteryx kappleri</i> ?	47 - 52	20	mono	31,3 (30,7-33)	QFC	QFC/FMd
<i>Diclidurus albus / scutatus</i>	60 - 68	19	haut	30,6 (27,8-31,2)	QFC/FMd	QFC/FMd
		54	bas	26,5 (24,7-29,4)	QFC/FMd	QFC/FMd
<i>Diclidurus ingens</i>	70	10	haut	21,8 (20,3-23,3)	QFC	QFC/FMd
		17	bas	19,6 (18,8-21,8)	QFC	QFC/FMd

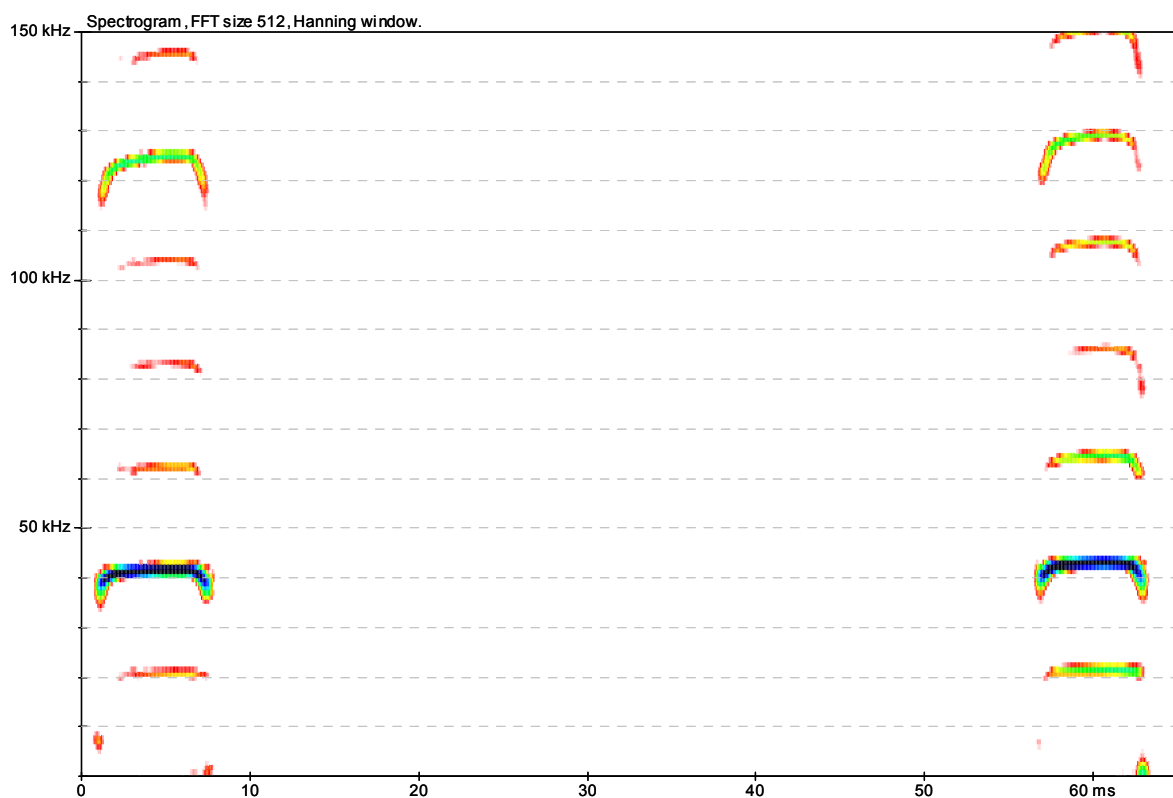


Fig. 1 : Spectrogramme de 2 signaux alternés en fréquence de *Saccopteryx bilineata* ; échelle des X = 65 ms ; échelle des Y = 150 kHz.

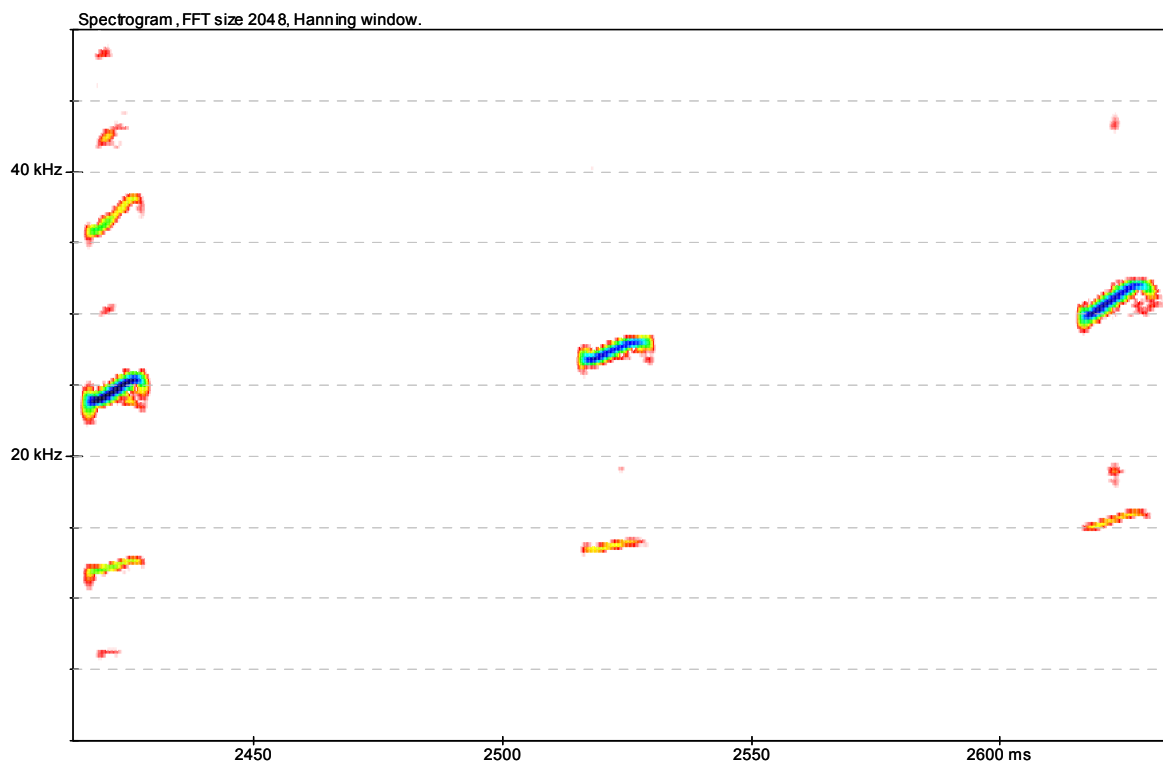


Fig. 2 : Spectrogramme de 3 signaux alternés en fréquence de *Cormura brevirostris*. La pente de la QFC légèrement montante est accentuée ici par la faible amplitude de l'axe vertical des fréquences ; échelle des X = 250 ms ; échelle des Y = 50 kHz.

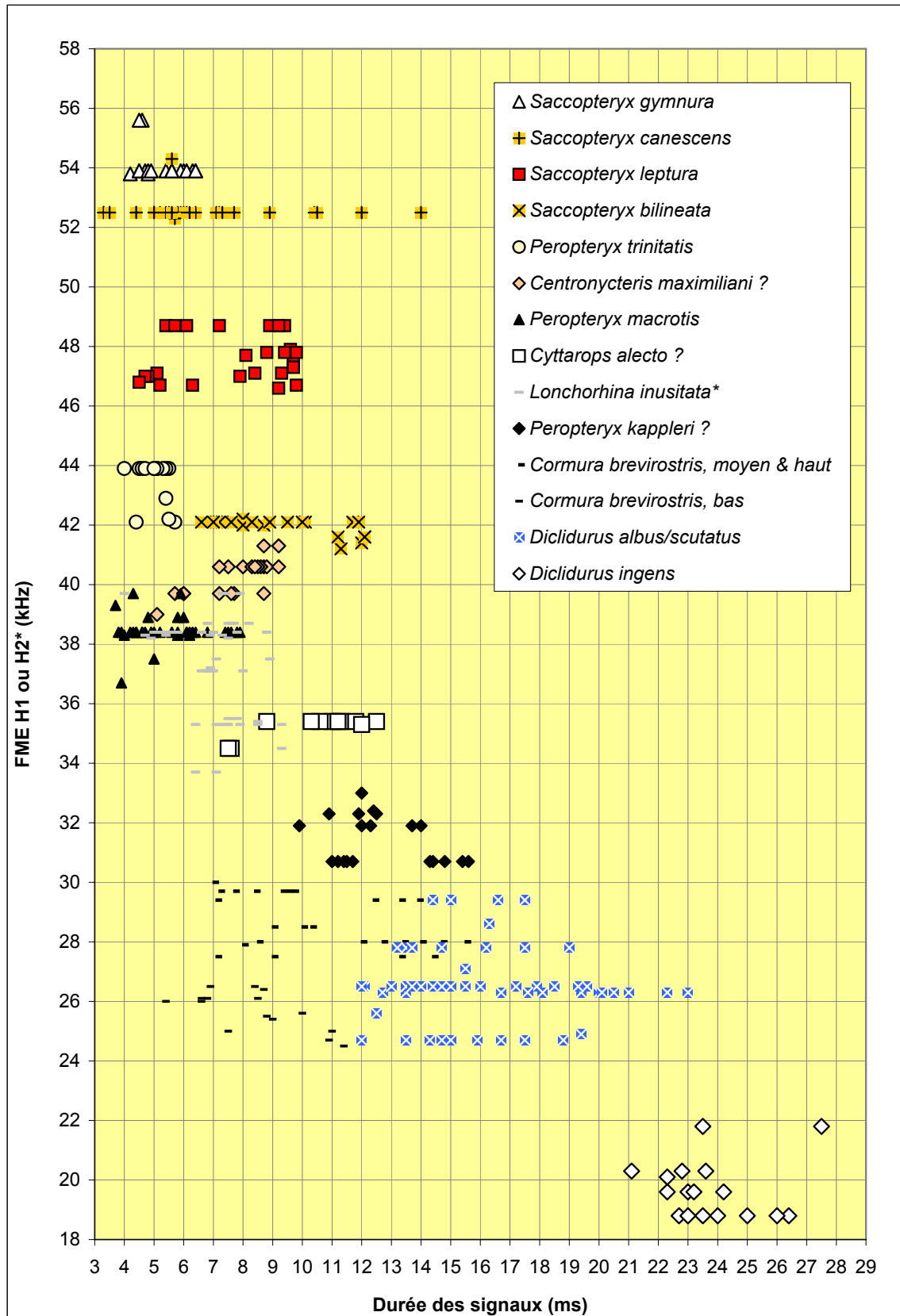


Fig. 3: Distribution des variables mesurées sur les signaux d'Emballonuridés: durée des signaux (ms) et fréquence du maximum d'énergie sur l'harmonique le plus intense (kHz). *Lonchorhina inusitata* (Phyllostomidae) a été rajoutée en raison des ressemblances de structure et de fréquence avec les Emballonuridae.

rapprochement entre les caractéristiques mesurées sur des signaux enregistrés en aveugle sur le terrain, et celles publiées par d'autres auteurs (JUNG *et al.*, 2007 ; KALKO, 1995). Une espèce (*Peropteryx leucoptera*), n'a pas pu être étudiée dans le cadre de ce programme ; elle ne fait à notre connaissance l'objet d'aucune étude acoustique à ce jour.

Cette unité de structures affichée par la famille des Emballonuridés permet donc de cataloguer assez aisément toute séquence de signaux, aussi bien par des critères auditifs (QFC sonorité bitonale, due à l'énergie répartie sur plusieurs harmoniques) qu'informatiques. Parfois le fondamental disparaît sur l'écran (par manque d'intensité, ou noyé dans le bruit de fond des basses fréquences) dans les phases de vol en milieu ouvert, pouvant alors faire confondre avec un signal de Molossidé ; mais l'examen de tous les signaux d'une séquence finira généralement par révéler un fondamental estompé notamment lors d'une phase d'approche. *Lonchorhina inusitata* a été ajouté pour comparaison dans la Figure 3, ce Phyllostomidé pratiquant des signaux très éloignés du type caractéristique de sa famille et pouvant être dans certaines séquences confondus avec des signaux d'Emballonuridés ; le seul critère de la FME portée par l'harmonique 2 (au lieu de H1) suffit à démarquer cette espèce.

Il existe un recouvrement fréquentiel entre *P. trinitatis* et *S. bilineata*, mais il semble que la durée les sépare



Peropteryx macrotis (photo V. Ruffray)

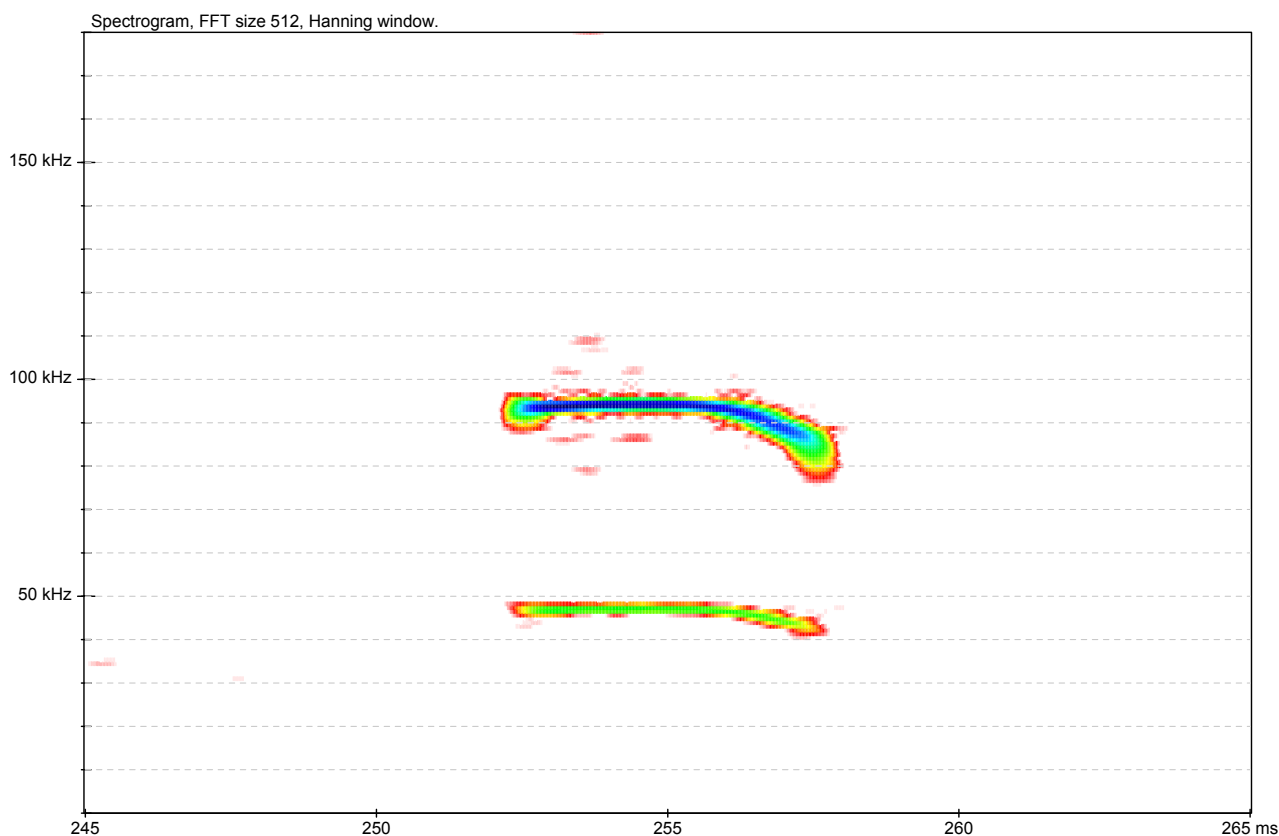


Fig. 4: Spectrogramme d'un signal de *Rhynchonycteris naso* ; échelle des X = 20 ms ; échelle des Y = 180 kHz.

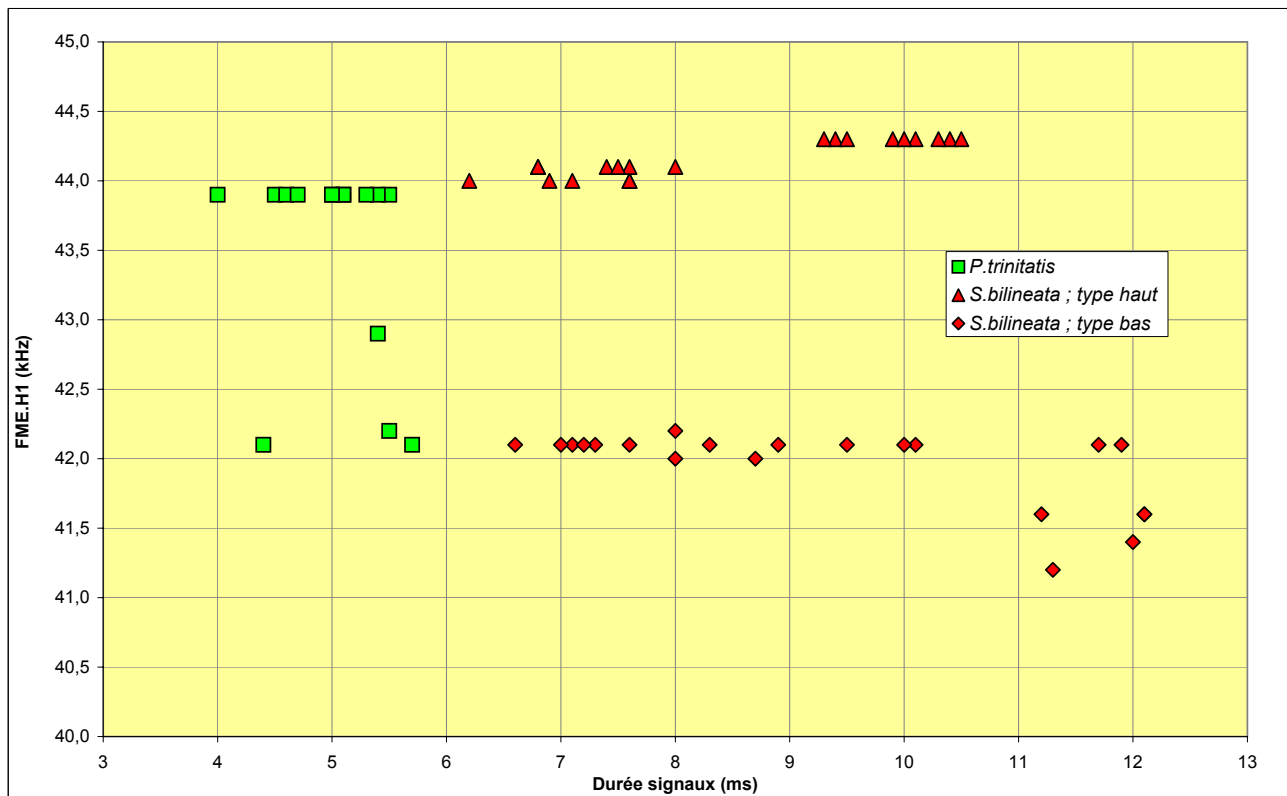


Fig. 5: Distribution des variables durée des signaux et fréquence du maximum d'énergie (sur l'harmonique 1), pour *Peropteryx trinitatis* et *Saccopteryx bilineata*.

correctement (Fig. 5); de plus, le premier émet en mono et le second en alternance la plupart du temps.

L'identification acoustique des Emballonuridés connus ne pose ainsi pas de problème, en combinant seulement quelques critères simples. Certes il reste à décrire deux espèces (*Peropteryx leucoptera* et *Diclidurus albus* ou *scutatus*) et à confirmer trois taxons probables (*Centronycteris maximiliani*, *Cyttarops alecto* et *Peropteryx kappleri*), mais la configuration générale actuelle confère une certaine confiance.

La famille des Emballonuridés montre un étagement fréquentiel entre espèces. Sur la Figure 3 seul le type bas de l'alternance – lorsque cette dernière existe – a été pris en compte pour clarifier les distributions (sauf pour *Cormura brevirostris* qui alterne parfois seulement les types moyen et haut). *Rhynchonycteris naso* n'est pas représenté, car situé bien à l'écart sur des hautes fréquences (Fig. 22) avec une structure particulière (Fig. 4). Si l'on combine ce critère de FME avec la présence ou l'absence d'une alternance de signaux décalés en fréquence (Tableau 2), on obtient une séparation nette des types acoustiques. Cette famille constitue ainsi un parfait exemple de niches acoustiques au sein d'un groupe taxonomique: le sonar de chaque espèce a certainement subi un déplacement de caractères pour éviter le recouvrement interspécifique.

Famille des Noctilionidés

Noctilio leporinus a été enregistrée en 2009 au marais de Kaw, puis en 2011 à Awala Yalimapo et Mana. *Noctilio albiventris* a été capturé en 2011 à la digue de Panato (Awala Yalimapo). Les deux espèces ont été enregistrées au relâcher, mais aussi dans des conditions naturelles de vol. Nos résultats sur *Noctilio albiventris* concordent avec l'étude menée au Panama par KALKO & SCHNITZLER (1998). La fréquence de la composante FC de ses signaux, située entre 68 et 76 kHz, est sans recouvrement avec ceux de *N. leporinus* situés entre 53 et 61 kHz (Tableau 3; Fig. 6).

Ces deux espèces pratiquent une alternance plus ou moins régulière selon les phases de vol, entre des signaux FC/FMd à bande étroite [correspondant à la technologie Doppler selon KALKO & SCHNITZLER (1998)] et des signaux FC/FMd à bande large (Fig. 7 et 8).

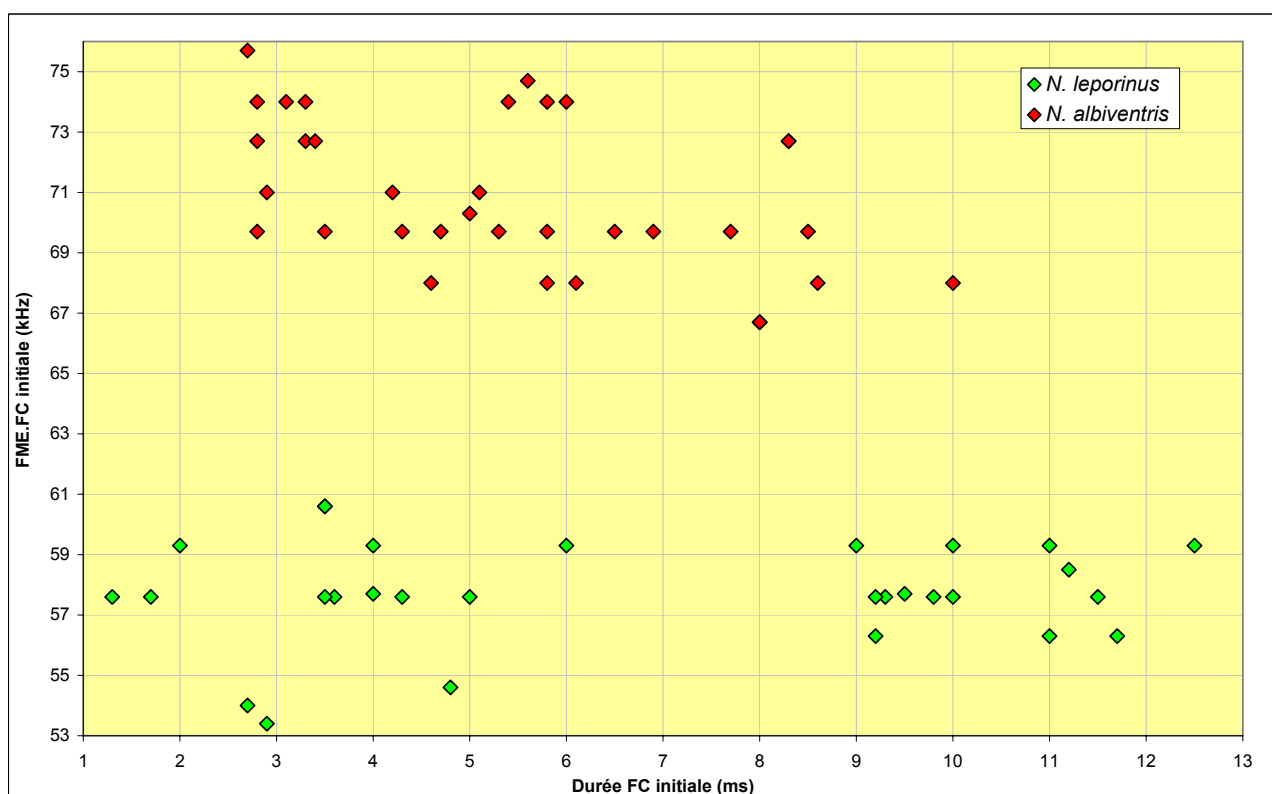
Ces particularités structurelles sont partagées à notre connaissance par seulement deux autres espèces en Guyane (*Rhynchonycteris naso*, *Lonchorhina inusitata*), sans que l'on sache si ces dernières utilisent également la technologie Doppler.

La durée des parties FC et la largeur de bande des signaux FM varient selon le type de signal, les circonstances, et peut-être les populations géographiques. Il nous a semblé intéressant de comparer les caractéristiques des signaux de *N. leporinus* obtenus en Guyane, avec ceux enregistrés

Tableau 3 : Caractéristiques acoustiques principales des deux espèces de *Noctilio* étudiées.

Légende : FC : fréquence constante ; FMd : fréquence modulée descendante.

Espèce	N. signaux analysés	Type	FME FC initiale (kHz) médiane (mini-maxi)	Largeur de bande médiane (mini-maxi)	Rapport durée FC/durée totale
<i>Noctilio albiventris</i>	17	FC/FMd bande large	69,7 (68-75,7)	33,6 (22-39,1)	29,5 %
	17	FC/FMd bande étroite	71 (66,7-74,7)	16 (9,7-42)	67,4 %
<i>Noctilio leporinus</i>	20	FC/FMd bande large	57,6 (53,4-60,6)	33,6 (22-39,1)	24,5 %
	14	FC/FMd bande étroite	57,6 (56,3-59,3)	13 (8,3-17,6)	70,2 %


 Fig. 6 : Distribution de variables (durée x fréquence de la partie FC) des signaux de *Noctilio leporinus* et *Noctilio albiventris*.

en Guadeloupe et en Martinique (BARATAUD *et al.*, 2007, 2011). La comparaison de la durée de la partie FC avec la FME de cette même partie montre (Fig. 9) :

- une distribution fréquentielle plus étendue chez les individus de Guyane qui recouvre la distribution générale, mais dont la médiane (Tableau 4) est plus élevée ;
- une distribution fréquentielle nettement plus basse et une faible variation de durée d'un type de signal à l'autre pour les individus de Guadeloupe (pour lesquels l'alternance porte surtout sur la largeur de bande et peu sur la durée de la partie FC) ;
- une distribution fréquentielle intermédiaire pour les individus de Martinique.

Le rapport «durée partie FC/durée totale» au sein d'un même signal affiche de grandes différences entre provenances géographiques pour les signaux à large bande (Tableau 4) : la durée de la partie FC est de ¼ de la durée totale chez les individus de Guyane, alors qu'elle atteint presque les 3/5^e en Guadeloupe ; la Martinique occupe une position intermédiaire.

Famille des Mormoopidés

Cette famille, bien que montrant une certaine disparité structurelle d'une espèce à l'autre, utilise des signaux qui lui sont propres dans la zone géographique considérée.

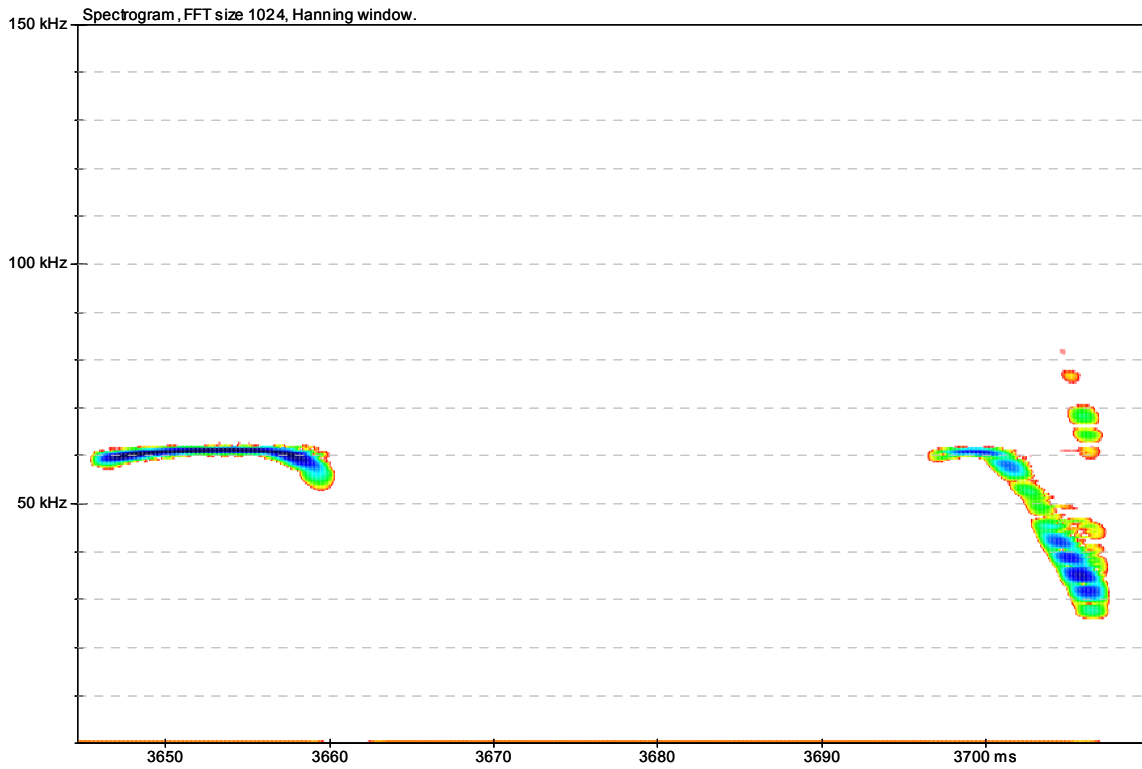


Fig. 7: Spectrogramme de deux signaux alternés de *Noctilio leporinus* ; échelle des X = 65 ms ; échelle des Y = 150 kHz.

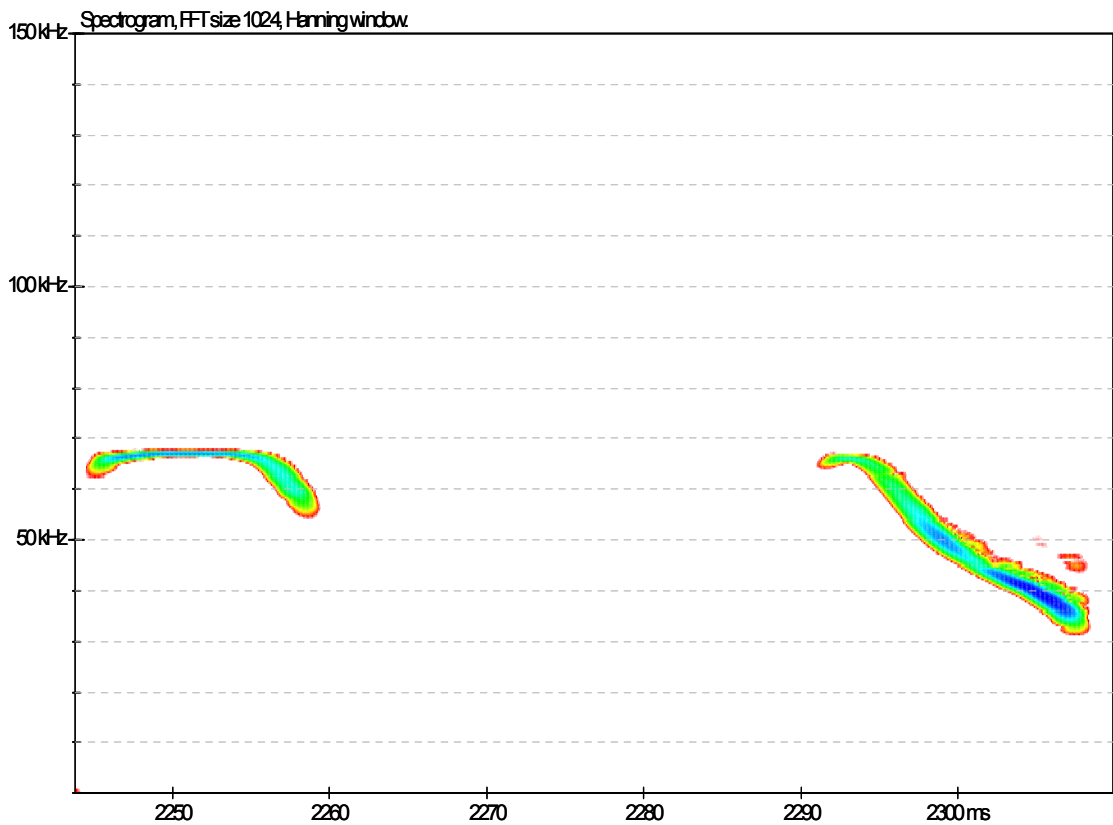


Fig. 8: Spectrogramme de deux signaux alternés de *Noctilio albiventris* ; échelle des X = 65 ms ; échelle des Y = 150 kHz.

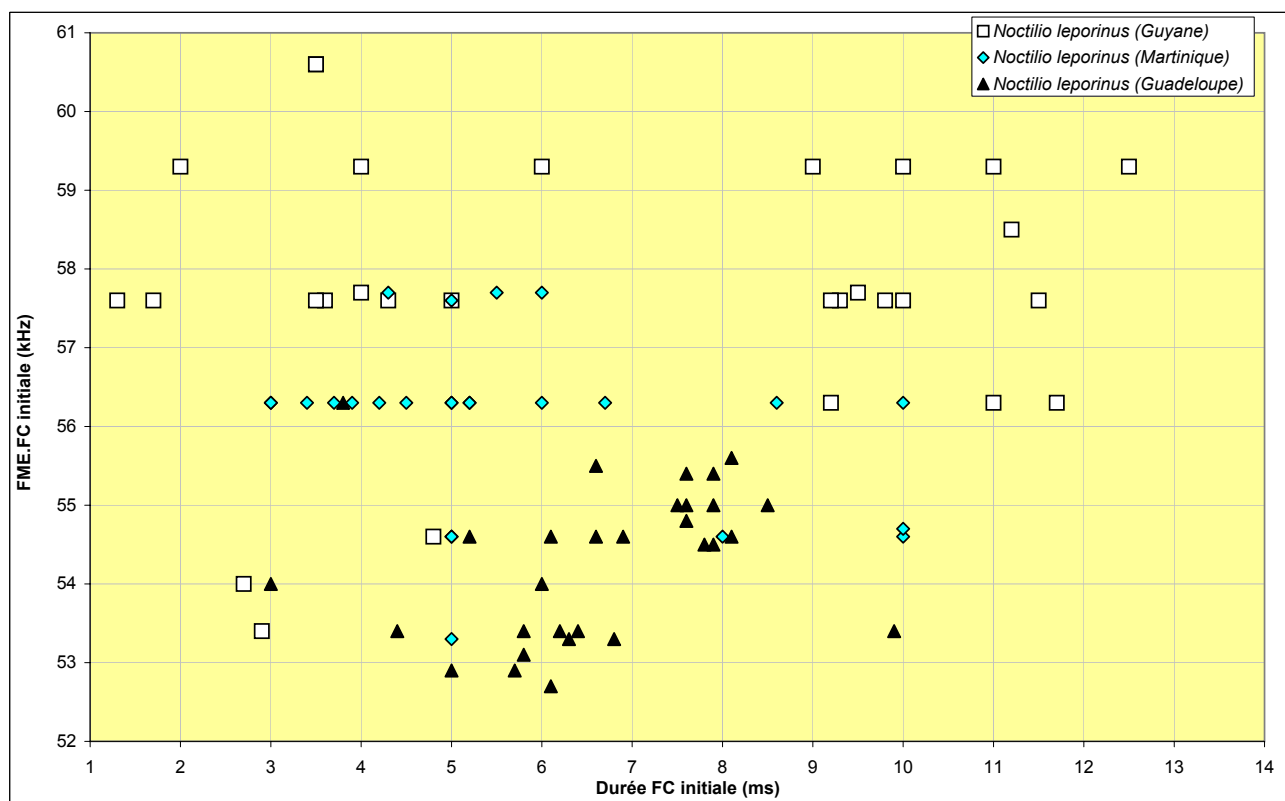


Fig. 9: Distribution de variables des signaux de *Noctilio leporinus* recueillis aux Antilles et en Guyane.

Tableau 4: Caractéristiques des signaux alternés de *Noctilio leporinus* recueillis aux Antilles et en Guyane.

Légende: FC : fréquence constante; FMd : fréquence modulée descendante.

Espèce	Origine	N. signaux analysés	Type	FME FC initiale (kHz) médiane (mini-maxi)	Largeur de bande médiane (mini-maxi)	Rapport durée FC/durée totale
<i>Noctilio leporinus</i>	Guyane	20	FC/FMd bande large	57,6 (53,4-60,6)	33,6 (22-39,1)	24,5 %
		14	FC/FMd bande étroite	57,6 (56,3-59,3)	13 (8,3-17,6)	70,2 %
	Martinique	14	FC/FMd bande large	56,3 (53,3-57,7)	34,3 (28,3-38,3)	42,7 %
		11	FC/FMd bande étroite	56,3 (54,6-57,7)	15,3 (7,8-18,3)	71,3 %
	Guadeloupe	15	FC/FMd bande large	54,6 (52,9-56,3)	32,3 (24,4-37,3)	52,9 %
		15	FC/FMd bande étroite	54,5 (52,7-55,6)	20 (14,5-25,9)	64,6 %

Nous avons ajouté *P. davyi* (enregistré dans les Antilles françaises) à nos analyses afin d’enrichir la comparaison, et éventuellement de prévenir une éventuelle découverte en Guyane (cette espèce est notée dans la plupart des pays proches).

La subdivision acoustique interne aux Mormoopidés repose sur des séparations d’ordres technologique et structurel (Fig. 10) :

➤ Technologie Doppler: trois espèces sont reconnues pour utiliser un sonar basé sur la détection des mouvements (SMOTHERMAN & GUILLÉN-SERVENT, 2008); elles pratiquent cependant des structures

différentes: 1) *P. parnelli* et *P. rubiginosus* qui utilisent, à l’instar des Rhinolophidés de l’Ancien Monde, des longues plages de fréquence constante précédées parfois d’une courte FM ascendante, et toujours terminées par une FM descendante; 2) *P. personatus*, qui utilise des signaux complexes où se succèdent deux plages courtes de FC séparées par une FM descendante.

➤ Technologie de localisation spatiale: *P. davyi* et *P. gymnonotus* pratiquent tous deux la structure QFC/FMd/QFC, dont la ressemblance avec les signaux de *P. personatus* n’est que structurelle: comme l’indique

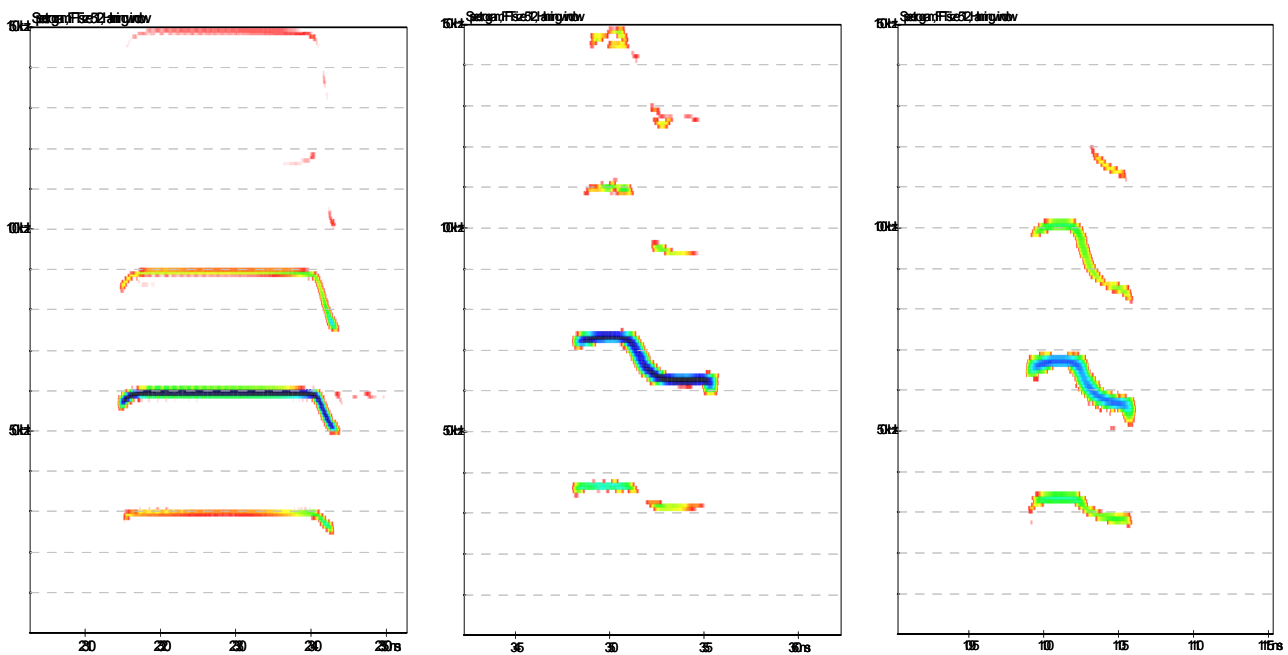


Fig. 10: Spectrogramme des trois types de signaux rencontrés chez les Mormoopidés : FC longue/FMd chez *P. rubiginosus* (à gauche), FC/FMd/FC chez *P. personatus* (au centre), QFC/FMd/QFC chez *P. davyi* (à droite) ; échelle des X = 50 ms ; échelle des Y = 150 kHz.

l'appellation de QFC, les plages initiales et terminales ne sont pas utilisées par ces espèces pour détecter les variations fréquentielles entre signal émis et écho perçu, la technologie sonar n'est pas de type Doppler (SMOTHERMAN & GUILLÉN-SERVENT, 2008).

DAVALLOS (2006) a démontré que *Pteronotus parnellii* est limité aux Grandes Antilles, et que les animaux des Guyanes sont apparentés à *Pteronotus rubiginosus*. Nous avons donc nommé les individus de Guyane *Pteronotus* aff. *rubiginosus*, suivant en cela CATZEFLIS *et al.* (2013). Nos quelques enregistrements en expansion de temps de 2009 sur ce taxon laissent apparaître une distribution bimodale des fréquences (Fig. 12) ; un très grand nombre d'enregistrements effectués en automatique (détecteur Anabat™) lors de cette même mission de 2009 ont permis de conclure avec certitude sur la présence de deux clades acoustiques en Guyane, formulant ainsi l'hypothèse de deux espèces cryptiques en syntopie (Fig. 11).

La distribution de valeurs (durée totale du signal, et FME de la FC initiale) mesurées sur les signaux des quatre taxons montre que les risques de confusion concernent uniquement *P. personatus* et *P. davyi* (Fig. 12). Dans le cas où ce dernier serait présent en Guyane, il est donc particulièrement important de mettre en évidence les possibilités de différenciation.

Les différences entre technologies de sonar ont justifié quelques calculs présentés dans le Tableau 5 :

1) le rapport entre la durée cumulée des plages FC ou QFC et la durée totale d'un signal : même si les valeurs sont proches, le seuil autour de 75 % pourrait

constituer une limite en deçà de laquelle l'utilisation de l'effet Doppler est compromise ;

2) le rapport entre la durée de la FC ou QFC terminale et la durée cumulée des deux plages FC ou QFC (initiale + terminale), est nettement en faveur de *P. personatus* : en rallongeant la durée de sa FC terminale, ce dernier optimise sans doute sa technologie Doppler.

Si l'on regarde attentivement les spectrogrammes de *P. personatus* et *P. davyi* de la Figure 10, on remarque que les plages initiales sont parfaitement planes chez le premier, alors qu'elles affichent une pente plus ou moins marquée (selon les circonstances de vol) chez le second. Cette caractéristique se vérifie par la différence fréquentielle entre la partie FC finale complète et son extrémité terminale : elle est quasi nulle pour *P. personatus*, contrairement à *P. davyi*. Ce critère est révélateur de la largeur de bande de la FC ou QFC : si la plage est plane la différence est nulle, si elle est pentue l'écart sera d'autant plus important que la pente est forte. Or la technologie Doppler nécessite de la fréquence constante plane. La Figure 13 illustre les différences entre les deux espèces : une absence d'écart entre les deux mesures distribue les valeurs le long de la diagonale, ce qui est le cas souvent pour *P. personatus* et jamais pour *P. davyi*.

En milieu ouvert lors de phases de recherche passive d'obstacles ou de proies, *P. personatus* peut utiliser des signaux dont les parties FC initiales et FMd sont supprimées, la résultante étant des signaux en fréquence constante sur 60 kHz environ. Une telle transition entre signaux classiques et signaux FC est montrée dans la

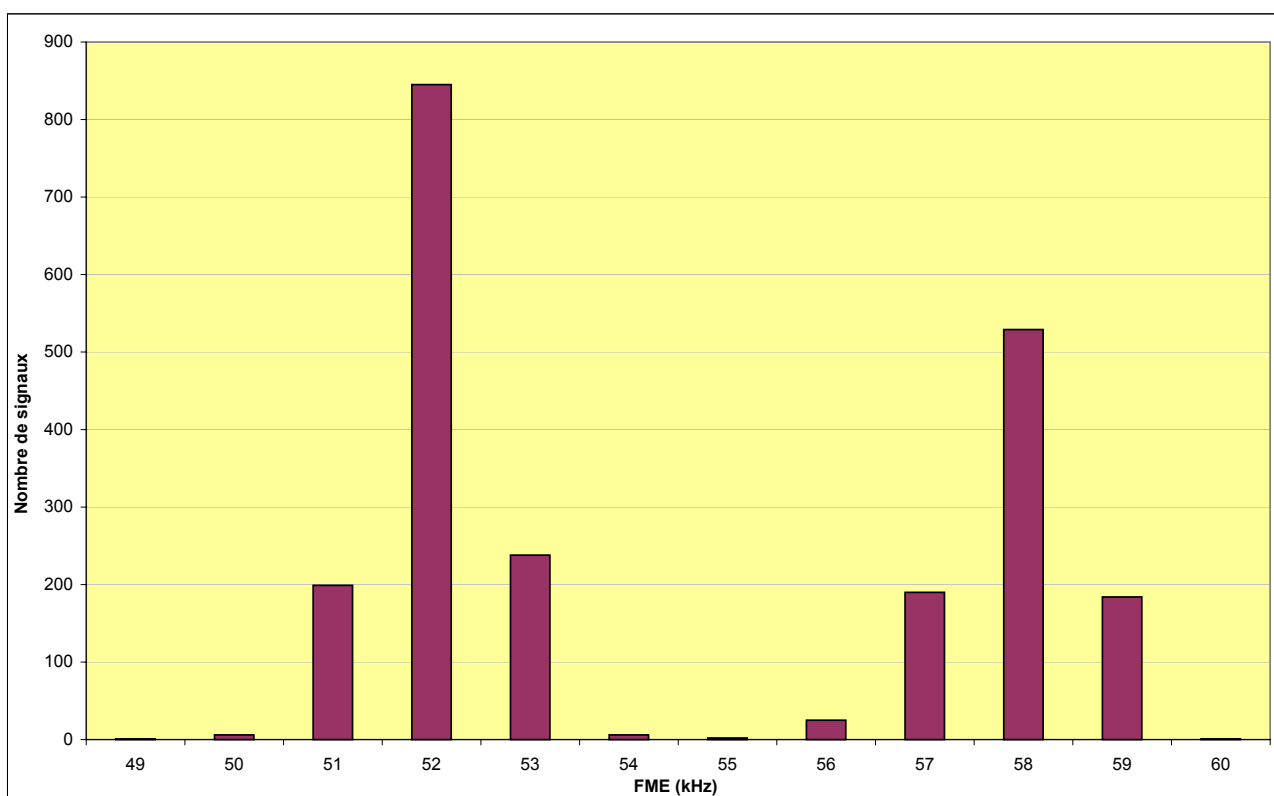


Fig. 11: Distribution des fréquences du maximum d'énergie mesurées sur les signaux de *Pteronotus aff. rubiginosus*, issus d'enregistrements automatiques à Saut Pararé en 2009.

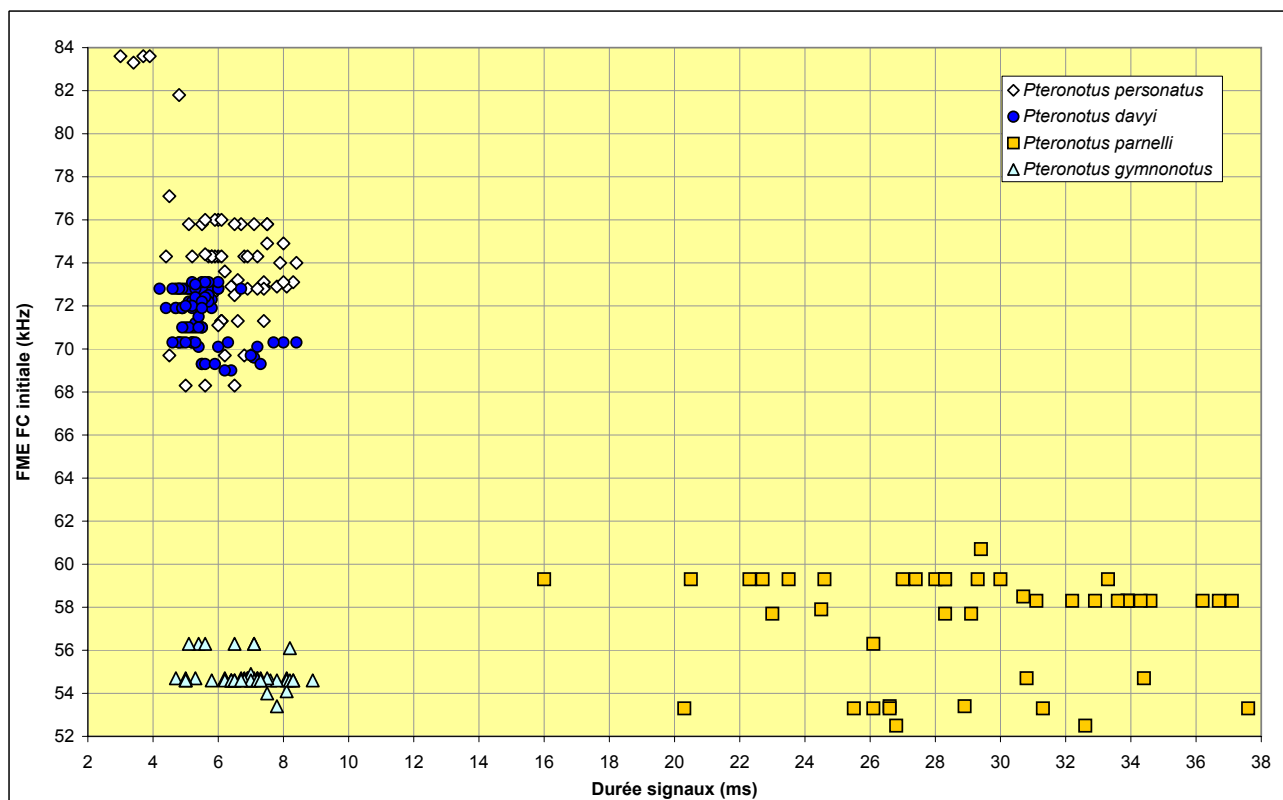


Fig. 12: Distribution de variables des signaux de Mormoopidés recueillis aux Antilles et en Guyane.

Tableau 5 : Caractéristiques des signaux de Mormoopidés recueillis aux Antilles (*P. davyi*) et en Guyane ; moyenne \pm écart-type.
Légende : FC : fréquence constante ; FMd : fréquence modulée descendante.

Espèce	N. signaux analysés	Fréquence FCi (kHz)	Structure			Rapport durée FC/durée totale (%)	Rapport durée FCt/durée FC (%)	Différence FME FCt/Ft (kHz)
			croisière (ouvert)	croisière (lisière)	approche			
<i>Pteronotus</i> aff. <i>rubiginosus</i> 53 kHz	1295	52,6 \pm 0,5	FC/FMd	FC/FMd	FC/FMd	85,6 \pm 5,5		
<i>Pteronotus</i> aff. <i>rubiginosus</i> 58 kHz	931	58,4 \pm 0,7	FC/FMd	FC/FMd	FC/FMd			
<i>Pteronotus personatus</i>	71	74,1 \pm 3,4	FC	FC/FMd/FC	FC/FMd/FC	76,2 \pm 8,7	49,1 \pm 19,7	0,2 \pm 0,9
<i>Pteronotus davyi</i>	81	71,5 \pm 0,2	FMd/QFC	QFC/FMd/QFC	QFC/FMd	70,1 \pm 9,4	26,7 \pm 15,3	4,3 \pm 1,1
<i>Pteronotus gymnotus</i>	50	54,8 \pm 0,6	?	QFC/FMd/QFC	QFC/FMd	73,7 \pm 9,9	25,8 \pm 15,9	2,5 \pm 1,4

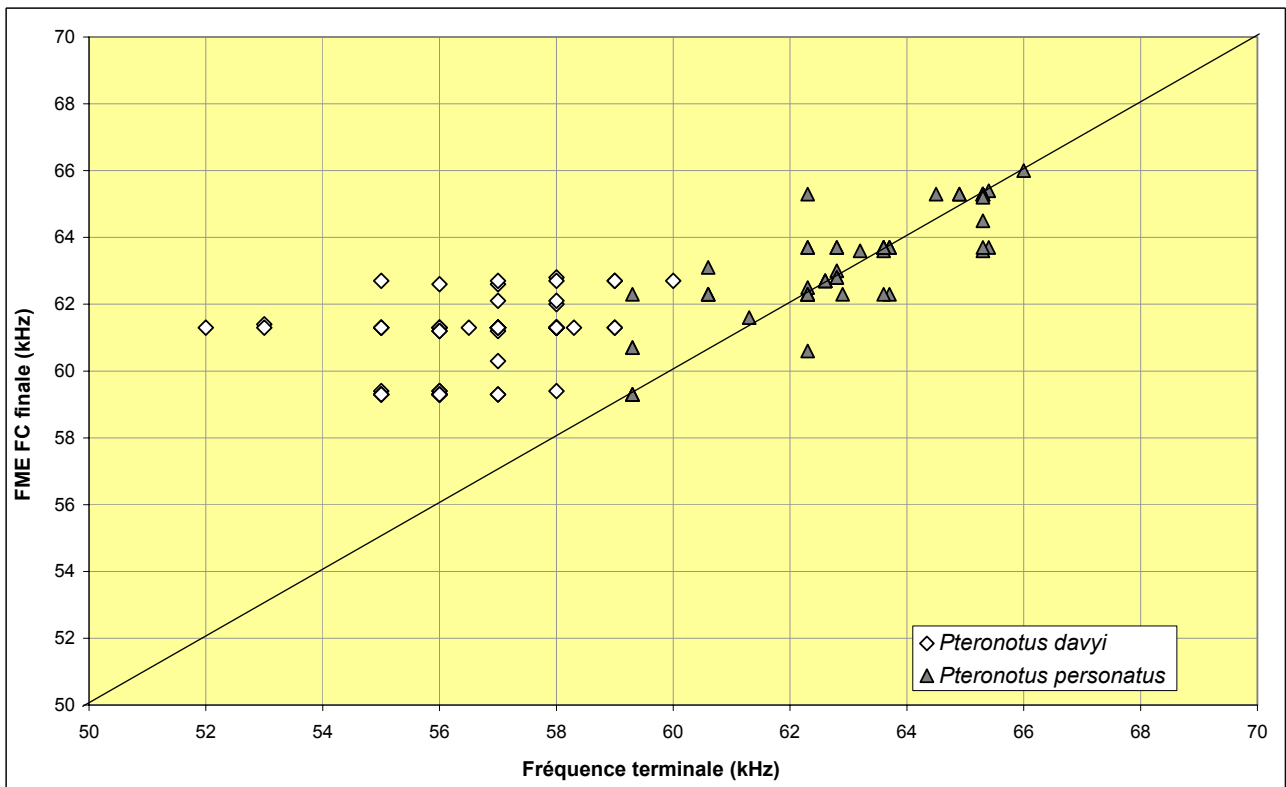


Fig. 13 : Distribution de variables (FME de la partie FC ou QFC finale x FME de l'extrémité terminale) des signaux de *P. davyi* (Antilles) et *P. personatus* (Guyane) ; les mesures situées sur la diagonale indiquent une largeur de bande nulle.

Figure 14a, où les intervalles entre signaux ont été raccourcis pour la démonstration. Deux séquences de ce type ont été recueillies, comprenant une succession de 10 signaux FC maximum, il est donc probable que ce soit un comportement acoustique peu fréquent, et non permanent. Mais il convient d'éviter un risque de confusion avec des signaux d'Emballonuridés : la fréquence haute et l'aspect fugace de ces émissions sont déterminants. Dans les mêmes circonstances *P. davyi* semble uniquement rallonger la partie QFC terminale et diminuer la lar-

geur de bande de la partie FM, sans modifier la structure générale (Fig. 14b).

Famille des Phyllostomidés

La caractéristique morphologique commune à la grande majorité des espèces de cette famille (une feuille nasale plus ou moins développée) est liée à la capacité d'émettre les signaux sonar par les narines, même si la forme de la

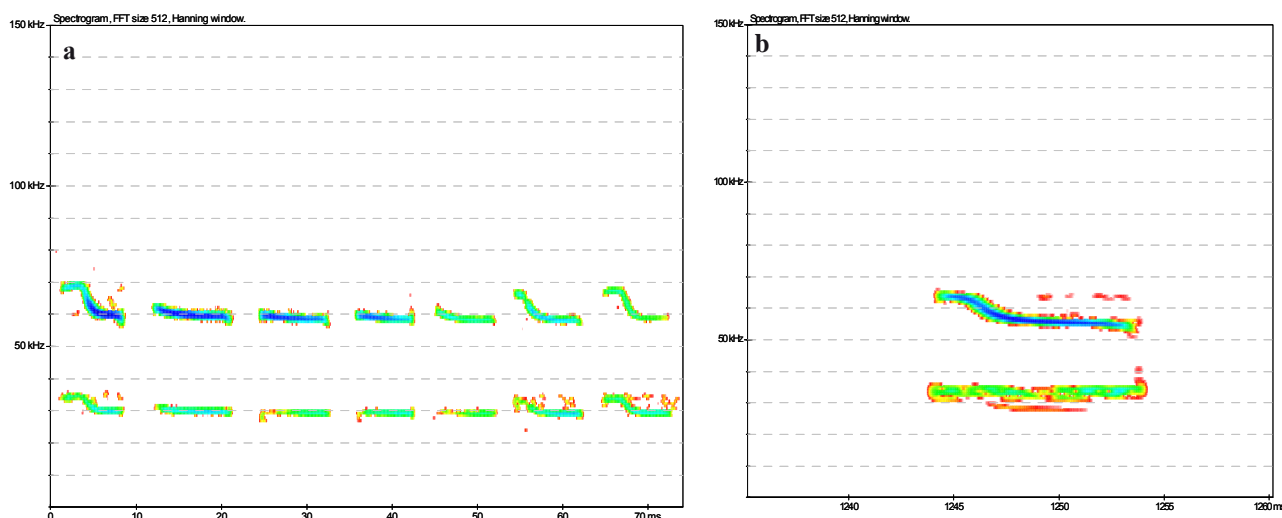


Fig. 14a, b: Spectrogrammes de signaux de recherche passive en milieu ouvert de *P. personatus* (à gauche: les intervalles entre signaux ont été supprimés; échelle des X = 73 ms; échelle des Y = 150 kHz) et *P. davyi* (à droite); échelle des X = 50 ms; échelle des Y = 150 kHz.

feuille semble plus corrélée au régime alimentaire qu'au type de signaux (BOGDANOWICZ *et al.*, 1997). Comme chez les Rhinolophes ou les Oreillards (BARATAUD, 2012), les différents composants du signal subissent un filtrage au niveau de la cavité nasale servant de résonateur. Chez les Phyllostomidés ce filtrage atteint un haut degré de sophistication qui agit à plusieurs niveaux :

- le filtrage est fréquentiel: il estompe ou supprime tel harmonique par rapport au fondamental ou inversement;
- le filtrage est temporel, et ceci de façon indépendante entre composants: il peut par exemple accentuer l'intensité sur le début de H1 et la fin de H2, mettant les deux pics d'énergie côte à côte horizontalement, alors qu'à l'origine ils étaient superposés verticalement; certaines portions d'harmoniques peuvent disparaître complètement (Fig. 15);
- ces caractéristiques sont variables d'un signal à l'autre au sein d'une même séquence: l'énergie peut passer du fondamental à l'harmonique 1, 2 ou 3 selon les circonstances, sans doute sous le contrôle volontaire de l'individu.

Cette particularité est partagée par une grande majorité des espèces de cette famille, les exceptions feront l'objet d'un traitement séparé dans le chapitre suivant. Cette variabilité de configuration des signaux pour même individu réduit fortement les chances de distinction entre espèces, la variabilité intraspécifique étant positivement corrélée au recouvrement interspécifique. Dans notre présentation des résultats, une ventilation des signaux par harmonique portant l'énergie maximale a été sélectionnée pour des raisons de simplification et d'optimisation: 45 espèces ont été enregistrées entre 2001 et 2009 (sur les 58 notées en Guyane), dont 41 correspondent au modèle



Lophostoma sylvicolum (photo M. Barataud)

type (signaux FM, sonorité nasillarde, amorce explosive, intensité décalée temporellement entre harmoniques), et ce nombre important complexifie toute tentative de diagnose acoustique. Parmi les douze variables descriptives des signaux, trois affichent une convergence quasi systématique (structure, sonorité, répartition de l'énergie) et les neuf autres mettent les espèces en recouvrement fort. Les deux variables provoquant une ventilation optimale des distributions spécifiques s'avèrent être la durée totale des signaux et la FME de l'harmonique le

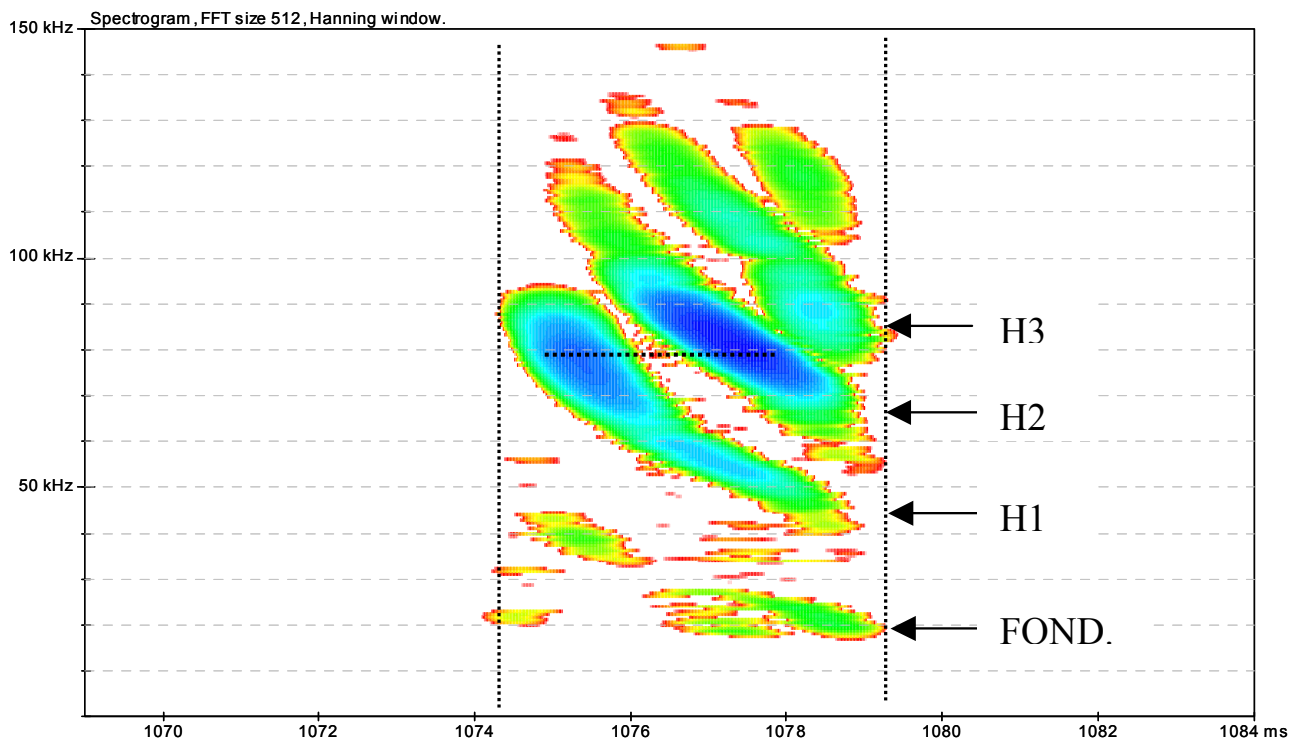


Fig. 15: Spectrogramme d'un signal type de Phyllostomidé, avec répartition de l'énergie décalée temporellement entre fondamental et harmoniques (commentaires dans le texte); échelle des X = 15 ms ; échelle des Y = 150 kHz.

plus intense; comme le montrent les Figures 16 à 19, peu de nuages de points spécifiques sortent du recouvrement général. Les chances d'identification sont principalement liées aux rares espèces qui portent parfois l'énergie sur l'harmonique 3 (Fig. 17), et dans une moindre mesure sur le fondamental (Fig. 16); le recouvrement est quasi total pour ce qui concerne les harmoniques 1 et 2, sièges de l'intensité maximale les plus courants (Fig. 18 et 19). Le Tableau 6 donne une présentation des valeurs moyennes par espèce. VELAZCO *et al.* (2010) ont démontré que le taxon *Platyrrhinus helleri* n'existe pas sur le Plateau des Guyanes. Ce taxon traditionnel est composite, comprenant en Guyane deux espèces très semblables morphologiquement, mais bien divergentes génétiquement: *Platyrrhinus fusciventris* et *Platyrrhinus incarum*. Dans le matériel collecté par SIMMONS & VOSS (1998) à Paracou (sous le nom de *P. helleri*), on trouve les deux espèces *P. fusciventris* et *P. incarum*. Nos identifications d'individus en main, antérieures à 2010, n'ont pas été accompagnées de biopsies pour analyse génétique. La variabilité acoustique affichée par ce taxon révèle peut-être l'existence des deux espèces dans notre matériel.

Même si ces résultats sont à considérer comme provisoires étant donné la faiblesse de l'échantillonnage pour plusieurs espèces, il est à craindre que l'augmentation du matériel analysé vienne augmenter encore le recouvrement actuel. Mis à part quelques exceptions, l'identifica-

tion acoustique des Phyllostomidés se situe ainsi quelque part le long d'un gradient entre problématique et impossible. L'utilité du détecteur dans ce domaine sera donc réservée:

- 1) aux rares espèces sortant du modèle acoustique typique de la famille (voir chapitre suivant);
- 2) aux rares cas de diagnose possible pour les signaux types de la famille (Fig. 16 à 19);
- 3) comme aide à l'identification morphologique (voir chapitre correspondant);
- 4) aux études d'habitats (comptabilisation des contacts toutes espèces confondues).

Ce ne sont pas de moindres usages; mais pour cette famille la capture au filet reste l'outil d'inventaire le plus efficace.

Le type de sonar particulier des Phyllostomidés, avec une répartition hétérogène de l'intensité le long des différents harmoniques, mène à deux constatations:

- 1) une réduction de la largeur de bande; ceci entraîne une perte d'informations sur la position précise des obstacles (SIEMERS & SCHNITZLER, 2004; SIMMONS & STEIN, 1980), mais au profit du maintien d'un niveau maximal d'intensité tout au long de la durée sur une faible bande de fréquences (augmentant ainsi la portée d'un signal faible par nature puisque émis par les narines);
- 2) l'apparition de deux pics d'intensité décalés dans le temps pour un même signal; cette disposition pourrait

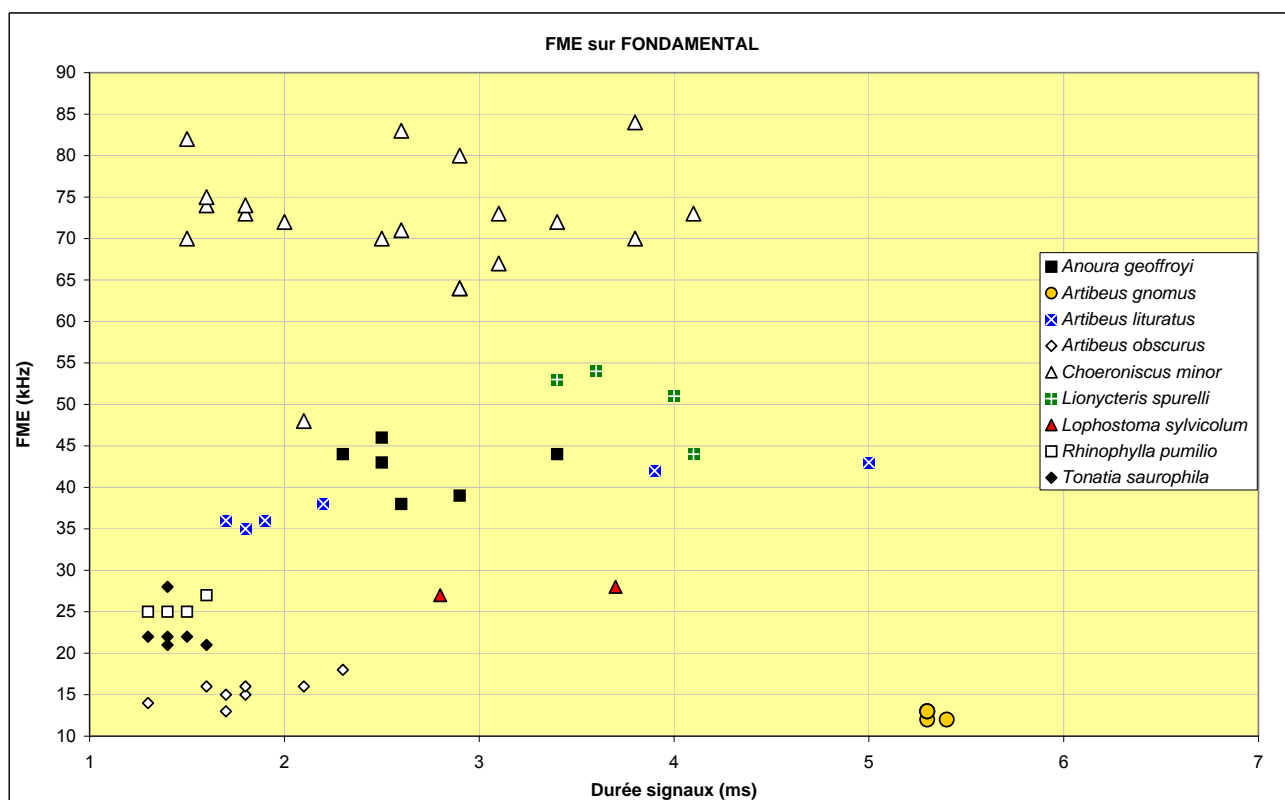


Fig. 16: Distribution de variables des signaux de Phyllostomidés (énergie sur fondamental).

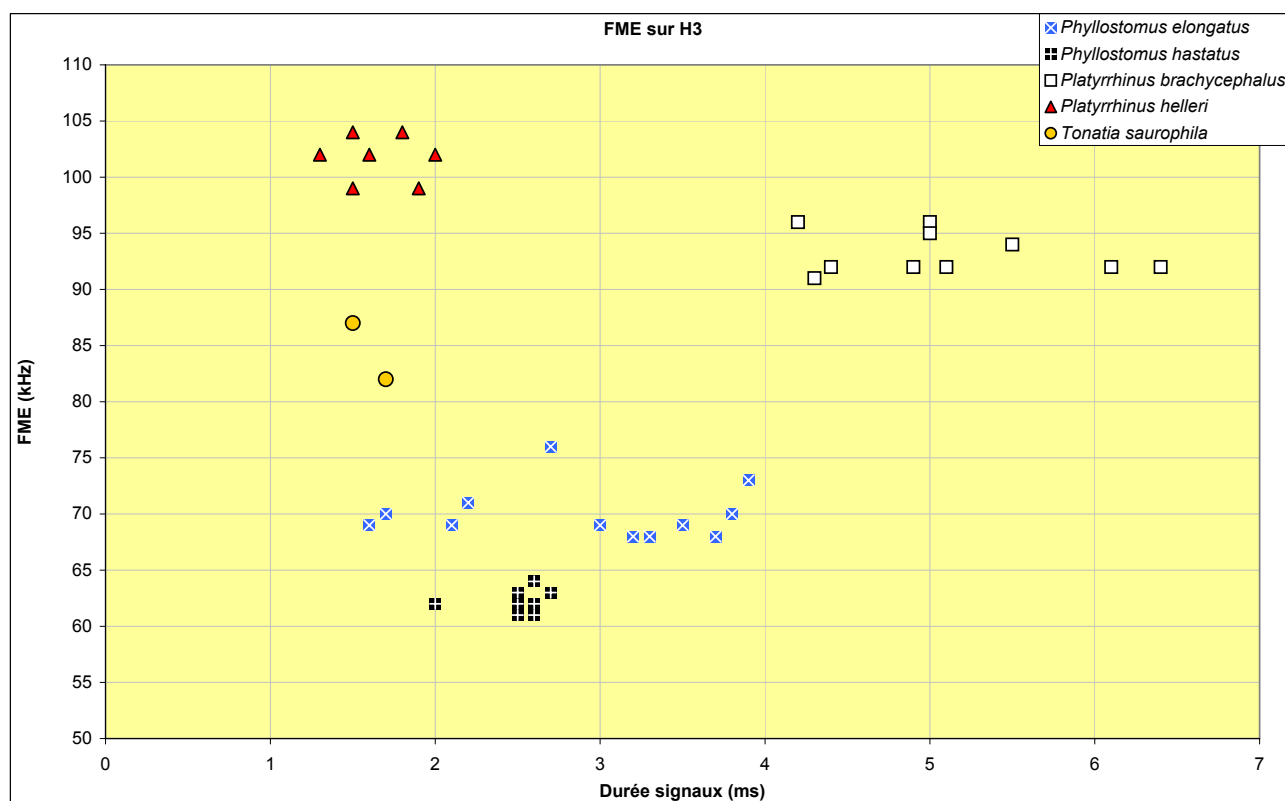


Fig. 17: Distribution de variables des signaux de Phyllostomidés (énergie sur harmonique 3).

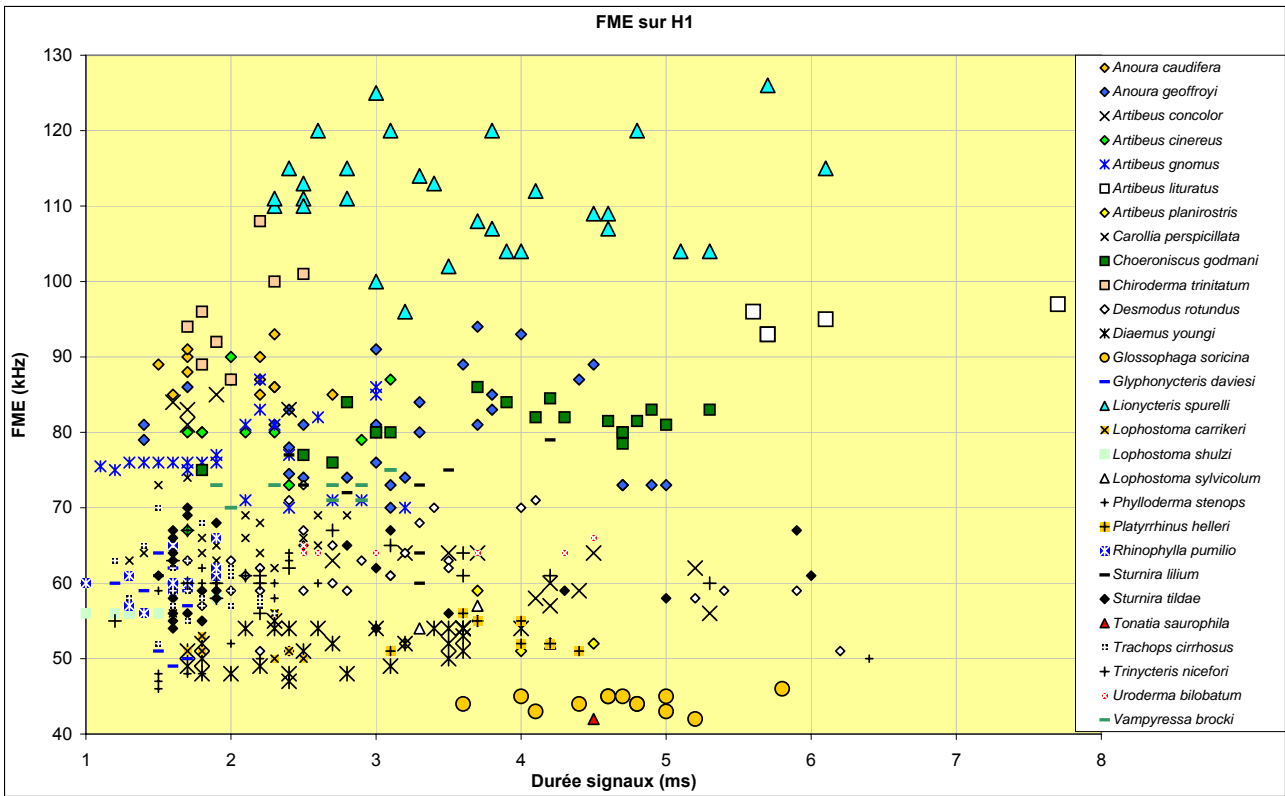


Fig. 18: Distribution de variables des signaux de Phyllostomidés (énergie sur harmonique 1).

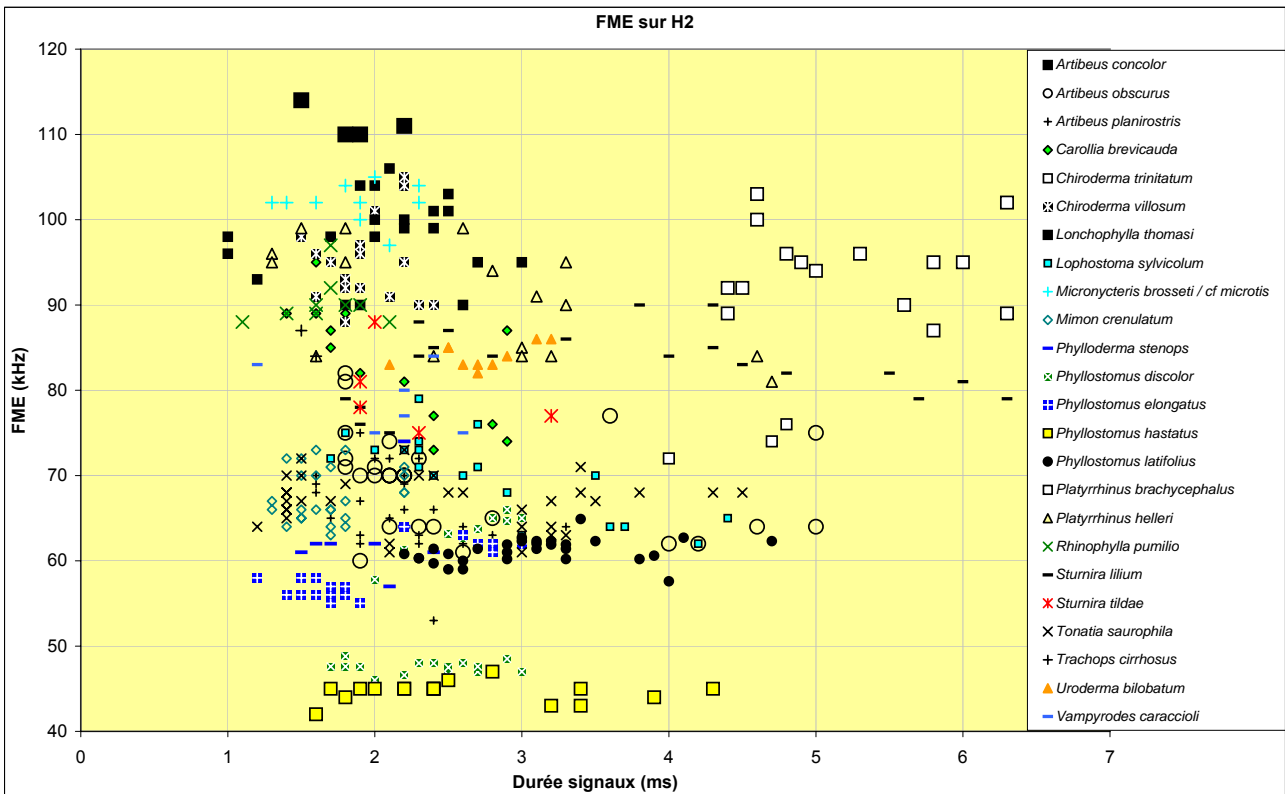


Fig. 19: Distribution de variables des signaux de Phyllostomidés (énergie sur harmonique 2).

Tableau 6 : Caractéristiques des signaux de Phyllostomidés (moyenne \pm écart-type). Les valeurs en caractères gras se réfèrent au composant du signal le plus riche en énergie.

Légende : FME : fréquence du maximum d'énergie ; FOND : fondamental ; H : harmonique.

Espèce	N. signaux analysés	Intens. Harm.	Durée totale	Largeur de bande	FME fond.	FME H1	FME H2	FME H3
<i>Anoura caudifera</i>	12	H1	2,2 \pm 0,4	35 \pm 10,1	44 \pm 0,6	87,5 \pm 2,7	102 \pm 3,6	
<i>Anoura geoffroyi</i>	6	FOND	2,6 \pm 0,4	26,5 \pm 5,3	43,5 \pm 3,1	83 \pm 10,7		
	30	H1	3,2 \pm 1	44 \pm 13,4	47 \pm 5,4	81 \pm 6,7	103 \pm 10,8	
<i>Choerioniscus cf godmani</i>	20	H1	4,2 \pm 1	52 \pm 5,5	49 \pm 5	81,3 \pm 2,8	101 \pm 8,1	
<i>Choerioniscus minor</i>	20	FOND	2,6 \pm 0,8	49 \pm 8,7	72,5 \pm 7,9	122 \pm 2,8		
<i>Glossophaga soricina</i>	13	H1	4,7 \pm 0,6	23 \pm 1,8	17 \pm 2,9	44 \pm 1,1	61 \pm 1,5	
<i>Lionycteris spurrelli</i>	4	FOND	3,8 \pm 0,3	29,5 \pm 2,4	52 \pm 4,5	103 \pm 3,7		
	30	H1	3,5 \pm 1,1	53 \pm 13,1	54 \pm 9,2	111 \pm 7,2		
<i>Lonchophylla thomasi</i>	20	H2	2,1 \pm 0,5	34 \pm 10,8	28 \pm 0,0	64,5 \pm 2,1	98,5 \pm 4,7	
<i>Desmodus rotundus</i>	30	H1	2,2 \pm 0,4	30,5 \pm 7,4	32 \pm 2,9	81 \pm 4,6	102 \pm 2,3	
<i>Diaemus youngi</i>	30	H1	2,7 \pm 0,7	25 \pm 3,1	28 \pm 2,2	52 \pm 2,5	70 \pm 6,6	
<i>Glyphonycteris daviesi</i>	11	H1	1,6 \pm 0,2	26 \pm 2,6	29 \pm 0,0	59 \pm 5,1	72 \pm 5,2	
<i>Lophostoma carrikeri</i>	8	H1	2,1 \pm 0,4	24 \pm 2,7	26 \pm 1,5	51 \pm 2,5	73 \pm 4,7	
<i>Lophostoma schulzi</i>	8	H1	1,3 \pm 0,3	12,5 \pm 4,9		56 \pm 0,7	70,5 \pm 2,2	
	2	FOND	3,3 \pm 0,6	15,5 \pm 0,7	27,5 \pm 0,7	37 \pm 0,0		
	3	H1	3,7 \pm 0,5	31 \pm 4		54 \pm 2,5	72 \pm 3,5	
<i>Lophostoma silvicolum</i>	20	H2	2,7 \pm 0,8	32 \pm 6,6	24 \pm 3,8	56 \pm 3,7	70,5 \pm 5	
	2	H1	2,2 \pm 0,2	27 \pm 9,9	30 \pm 0,0	78,5 \pm 2,1	102 \pm 2,1	
<i>Micronycteris brosetti / microtis</i>	8	H2	1,9 \pm 0,3	30,5 \pm 7,4	34 \pm 3,2	82 \pm 5,2	102 \pm 2,3	
	11	H1	1 \pm 0,1	28 \pm 1,7		67 \pm 6	96 \pm 4,3	
<i>Micronycteris cf microtis</i>	19	H2	1 \pm 0,1	30 \pm 2,7		77 \pm 2,4	98 \pm 3,3	
	2	H1	0,8 \pm 0,1	24,5 \pm 4,9		86 \pm 5,7		
<i>Mimon crenulatum</i>	25	H2	1,7 \pm 0,3	22 \pm 2,2		43 \pm 0,0	67 \pm 3,1	
<i>Phylloderma stenops</i>	22	H1	1,9 \pm 1	30 \pm 6,2	30 \pm 3,4	59,5 \pm 6,4	73 \pm 6	
	8	H2	2,1 \pm 0,3	21 \pm 7,5	26,5 \pm 2,9	51,5 \pm 5,8	62 \pm 4,9	
<i>Phyllostomus discolor</i>	26	H2	2,6 \pm 0,4	20 \pm 4,7	19,1 \pm 2,6	35,1 \pm 4,3	48,3 \pm 8	
<i>Phyllostomus elongatus</i>	18	H2	1,8 \pm 0,6	15 \pm 4,2	20,9 \pm 1,1		57,5 \pm 3	
	12	H3	3,1 \pm 0,8	26,5 \pm 3,2	17 \pm 3,1	39 \pm 0,8	60 \pm 1,9	69 \pm 2,4
<i>Phyllostomus hastatus</i>	17	H2	2,4 \pm 0,8	17 \pm 1,3	15 \pm 1,9	32 \pm 1,6	45 \pm 1,2	
	9	H3	2,6 \pm 0,2	24 \pm 3,3				62 \pm 1
<i>Phyllostomus latifolius</i>	30	H2	3,1 \pm 0,6	22 \pm 2,2		33,7 \pm 1,4	61,4 \pm 1,4	
	6	FOND	1,4 \pm 0,1	7 \pm 0,9	22 \pm 2,7	41,5 \pm 4,2	59,5 \pm 3,2	
	1	H1	4,5 \pm 0,0	24 \pm 0,0	20 \pm 0,0	42 \pm 0,0	54 \pm 0,0	
<i>Tonatia saurophila</i>	33	H2	2,3 \pm 1	21 \pm 3,9	22 \pm 2	46 \pm 2,4	67 \pm 3	
	2	H3	1,6 \pm 0,1	24,5 \pm 0,7	27 \pm 0,0	44,5 \pm 0,7	65,5 \pm 6,4	84,5 \pm 3,5
<i>Trachops cirrhosus</i>	24	H1	1,7 \pm 0,3	29,5 \pm 5,9	27,5 \pm 3,2	59 \pm 4	80 \pm 5,1	
	2	H2	1,6 \pm 0,1	28 \pm 2,8		70,5 \pm 0,7	85,5 \pm 2,1	
<i>Trinycteris nicefori</i>	17	H1	2,2 \pm 1,1	27 \pm 3,1	29 \pm 3,7	61 \pm 3,3	77,5 \pm 5	
<i>Carollia brevicauda</i>	13	H2	1,9 \pm 0,5	34 \pm 5,9	31 \pm 1,3	67 \pm 5	85 \pm 6,8	
<i>Carollia perspicillata</i>	17	H1	2,1 \pm 0,4	36 \pm 4,9	31 \pm 4,1	66 \pm 3,4	84 \pm 4,8	
<i>Rhinophylla pumilio</i>	3	FOND	1,4 \pm 0,1	18 \pm 1,2	25 \pm 1	57,5 \pm 1,9	98 \pm 6,7	
	13	H1	1,6 \pm 0,3	27 \pm 4,6	31 \pm 1,9	60 \pm 2,8	86 \pm 3	
	9	H2	1,7 \pm 0,3	25 \pm 3,2	31 \pm 0,6	62 \pm 1,2	90 \pm 2,8	
<i>Ametrida centurio</i>	17	FOND	3,2 \pm 1	50 \pm 15,3	80 \pm 6,4			
<i>Artibeus cinereus</i>	11	H1	2 \pm 0,5	51 \pm 8,3	46 \pm 9,8	80 \pm 6,5	99,5 \pm 7,5	
<i>Artibeus concolor</i>	16	H1	3,6 \pm 1,3	30,5 \pm 3,4	34 \pm 5,7	64 \pm 11	85 \pm 16	
	4	H2	1,9 \pm 0,3	42,5 \pm 4,6	34 \pm 1,3	82,5 \pm 1	110,5 \pm 1,9	

Espèce	N. signaux analysés	Intens. Harm.	Durée totale	Largeur de bande	FME fond.	FME H1	FME H2	FME H3
<i>Artibeus gnomus</i>	5	FOND	5,3 ± 0,0	22 ± 3,2	13 ± 0,5	60,5 ± 1	74 ± 7,5	
	25	H1	2,1 ± 0,6	50 ± 7,7	58 ± 7,5	76 ± 4,9	101 ± 2,8	
<i>Artibeus lituratus</i>	7	FOND	2,2 ± 1,8	18 ± 1,9	38 ± 3,4	84 ± 4		
	26	H1	3,1 ± 1,4	44 ± 12	28 ± 6,6	67,5 ± 11,7	85 ± 15,3	
<i>Artibeus obscurus</i>	8	FOND	1,8 ± 0,3	8,5 ± 1,7	15,5 ± 1,5			
	26	H2	2,2 ± 1	33 ± 4,6	23 ± 3,1	55 ± 4,6	70 ± 6	
<i>Artibeus planirostris</i>	6	H1	3,9 ± 0,5	32 ± 2,9	22 ± 0,4	52 ± 3	63 ± 5,7	
	25	H2	2,2 ± 0,4	35 ± 5,5	25 ± 1,7	51 ± 2,7	65 ± 4,8	
<i>Chiroderma trinitatum</i>	8	H1	2 ± 0,3	49,5 ± 7,5	44 ± 0,4	95 ± 6,9	117 ± 0,0	
	15	H2	5 ± 0,7	32 ± 4,4	32 ± 5,4	69,5 ± 8,7	95 ± 4,7	
<i>Chiroderma villosum</i>	21	H2	1,9 ± 0,2	35 ± 7,5	30 ± 0,6	73 ± 8,5	95 ± 4,6	
<i>Platyrrhinus brachycephalus</i>	3	H2	4,7 ± 0,4	33 ± 2,6			74 ± 2	92 ± 3,2
	10	H3	5 ± 0,7	39,5 ± 7,2	23 ± 3	55,5 ± 8,6	76,5 ± 7,1	92 ± 1,9
<i>Platyrrhinus fusciventris / incarum</i>	8	H1	4 ± 0,4	27 ± 3,3	22 ± 1	52 ± 2	60,5 ± 5,2	
	17	H2	2,8 ± 1	32 ± 8,5	29,5 ± 4,7	56 ± 6,2	91 ± 6,4	
	7	H3	1,6 ± 0,3	48 ± 7,2			86,5 ± 5	102 ± 2,1
<i>Sturnira lilium</i>	8	H1	3,3 ± 0,6	51,5 ± 8,1	38 ± 9,5	73 ± 6,5	84 ± 7,7	
	20	H2	3,6 ± 1,5	45,5 ± 11,5	39 ± 1,4	70 ± 8,6	83,5 ± 4,3	
<i>Sturnira tildae</i>	30	H1	1,8 ± 1,3	31,5 ± 3,8	35 ± 4,2	59 ± 4,9	78 ± 5,1	
	5	H2	2 ± 0,6	30 ± 7		66 ± 5,7	78 ± 5,1	
<i>Uroderma bilobatum</i>	7	H1	3 ± 0,9	18 ± 2,4	28 ± 1,4	64 ± 0,8	76 ± 4,8	
	10	H2	2,7 ± 0,3	38 ± 2,8	25 ± 1,7	65 ± 1,3	83,5 ± 1,4	
<i>Vampyressa brocki</i>	8	H1	2,7 ± 0,4	26 ± 3,4	35 ± 2,6	73 ± 1,6	83 ± 1,6	
<i>Vampyrodes caraccioli</i>	6	H2	2,2 ± 0,5	37 ± 5			78,5 ± 3,9	85 ± 3,1

conférer un pouvoir séparateur apte à apprécier des reliefs à faible profondeur de champ, caractéristique précieuse en sous-bois dense (BARATAUD, 2012).

Le milieu très dense de la forêt primaire, siège probable de l'évolution des Phyllostomidés, est sans doute la pression de sélection explicative de l'homogénéité de leur sonar, en dépit de la grande disparité morphologique et écologique de ses nombreux représentants.

Cas particuliers de Phyllostomidés

❖ Genre *Micronycteris*

La taxonomie au sein de ce genre n'est pas encore élucidée, notamment pour le complexe *M. microtis* – *megalotis* (PORTER *et al.*, 2007).

M. cf microtis et *M. schmidtorum* affichent des caractéristiques distinctes des autres Phyllostomidés, qui font appel à des critères d'analyse auditive : la sonorité est sifflée (et non nasillarde), et la répartition de l'énergie concentre un pic en fin de signal (claquement final), alors que la règle au sein de la famille est un pic en début (amorce explosive). Ces critères sont déjà utilisés avec succès pour les espèces du genre *Myotis* en Europe (BARATAUD, 2012), et confèrent à leur diagnose une effi-

cacité reconnue. L'importance de l'analyse auditive est ainsi une nouvelle fois confortée, puisque ce sont les seuls critères permettant de séparer ce genre des autres au sein de la famille des Phyllostomidés. La distinction entre ces deux espèces est pour l'instant en suspens, par manque de matériel sonore pour *M. schmidtorum* et par manque de références concernant les autres espèces du genre. La Figure 20 semble cependant esquisser une FME moins élevée chez *M. cf microtis*. Le troisième taxon correspond à une identification morphologique incertaine réalisée aux Nouragues en 2009, l'individu ayant été relâché sous l'appellation «*M. brosetti* / cf. *microtis*». Or cet individu a produit des signaux à sonorité nasillarde et amorce explosive, ce qui rend son appartenance à *M. cf. microtis* peu probable, les deux séquences disponibles pour cette dernière espèce contenant clairement des signaux à sonorité sifflée et claquement final. Une telle plasticité, bien que non impossible, serait un précédent chez les Phyllostomidés. Le fait que la durée des signaux soit plus longue chez *M. brosetti* / cf. *microtis* (Fig. 20) pourrait s'avérer significatif dans la mesure où les conditions de vol étaient comparables pour tous les individus enregistrés.

❖ *Ametrida centurio*

Les signaux de cette espèce divergent de ceux de la majorité des Phyllostomidés, selon des critères d'analyse auditive (sonorité sifflée au lieu de nasillarde, absence de pic au lieu d'amorce explosive) et informatique (structure FM linéaire, énergie sur fondamental sans harmonique marqué). En cela elle se rapproche des signaux de *Furipterus horrens*, mais sur des fréquences inférieures (Fig. 26).

En l'état actuel de nos connaissances, son identification acoustique est aisée en combinant ces critères auditifs et informatiques.

❖ *Lonchorhina inusitata*

Les caractéristiques acoustiques de cette espèce (Tableau 7) l'éloignent fortement des autres représentants de sa famille, pour le rapprocher (si ce n'était l'énergie portée

par l'harmonique 2) de *Rhynchonycteris naso* (énergie sur H1) ou du genre *Noctilio* (énergie sur fondamental). En effet *L. inusitata* utilise des signaux de structure QFC/FMd et pratique couramment en phase de croisière une alternance plus ou moins régulière de signaux bande étroite / bande large (Fig. 21), à l'instar des Noctilionidés. Les fréquences utilisées étant sans recouvrement avec les autres espèces ayant la même structure de signal (Fig. 22), l'identification acoustique de *L. inusitata* est aisée.

Famille des Thyroptéridés

Les deux espèces de *Thyroptera* produisent des signaux (Fig. 23) FM à amorce explosive et largeur de bande moyenne (Tableau 8). La ressemblance avec les Phyllostomidés s'arrête ici, puisque contrairement à ces

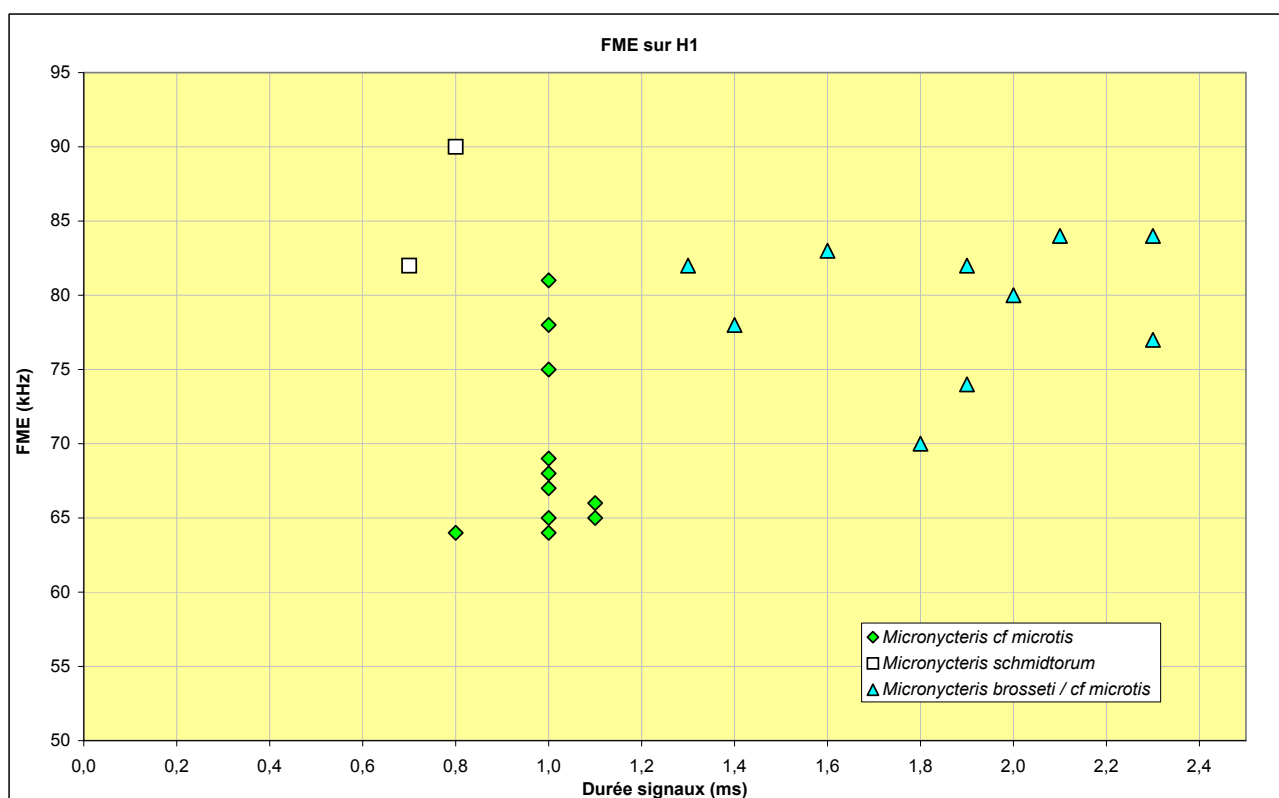


Fig. 20: Distribution de variables des signaux de *Micronycteris* spp. (énergie sur l'harmonique 1).

Tableau 7: Caractéristiques des signaux de *Lonchorhina inusitata*.

Légende: QFC: quasi fréquence constante; FMd: fréquence modulée descendante; FME: fréquence du maximum d'énergie; H: harmonique.

Espèce	N. signaux analysés	Type	FME FC initiale (kHz) médiane (mini-maxi)	Largeur de bande (kHz) médiane (mini-maxi)	Rapport durée FC/durée totale	Commentaires
<i>Lonchorhina inusitata</i>	34	QFC/FMd	38,7 (37,1-40,6)	8,4 (7,1-10,4)	53,90%	FME sur H2.
	16	QFC	38,4 (38,3-39,7)	0,0 (0,0-1,8)	100%	FME sur H2.

derniers la sonorité est sifflée, sans filtrage temporel différentiel entre harmoniques. Contrairement à *T. discifera* qui peut porter l'énergie sur le fondamental ou sur l'harmonique 1, *T. tricolor* semble réserver l'intensité maximale au fondamental (mais il s'agit peut-

être d'un problème d'échantillonnage trop faible). Si l'identification au niveau du genre est aisée, la distinction entre les deux espèces souffre d'un recouvrement qui ne permet de distinguer (en l'état actuel des connaissances) que *T. tricolor*, parfois plus bas en fréquences (Fig. 24).

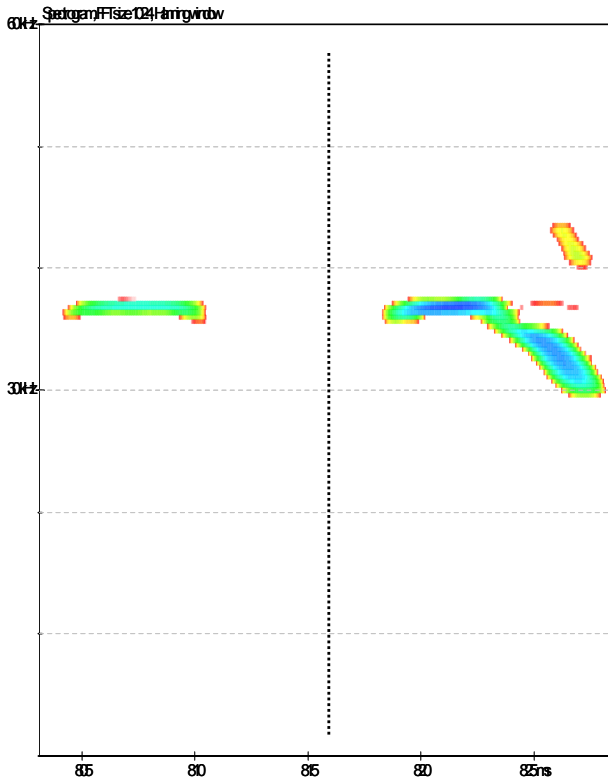


Fig. 21: Spectrogramme de signaux QFC et QFC/FMd de *Lonchorhina inusitata* (l'intervalle entre signaux a été supprimé); échelle des X = 25 ms ; échelle des Y = 150 kHz.

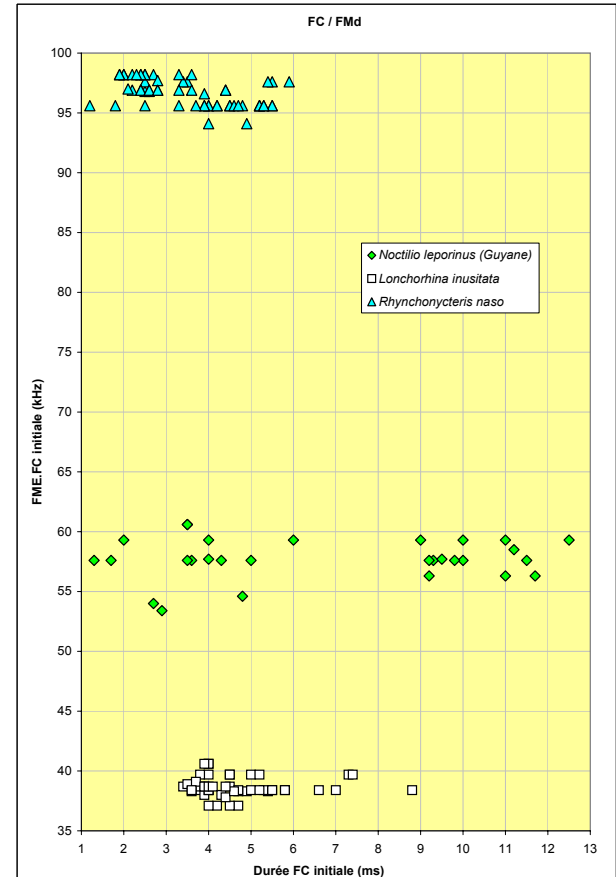


Fig. 22: Distribution de variables des signaux de trois espèces (*Lonchorhina inusitata*, *Noctilio leporinus* et *Rhynchonycteris naso*) pratiquant des signaux QFC/FMd ou FC/FMd.

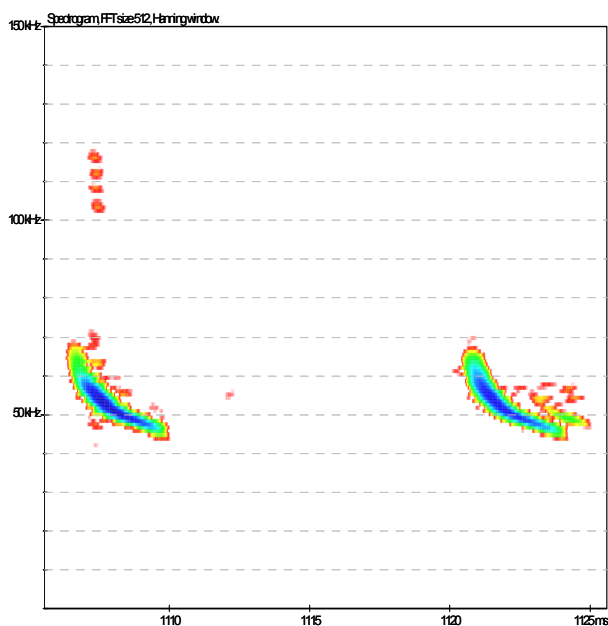


Fig. 23: Spectrogramme de signaux FMd de *Thyroptera tricolor* (l'intervalle entre signaux est respecté); échelle des X = 20 ms ; échelle des Y = 150 kHz.

Tableau 8 : Caractéristiques des signaux de *Thyroptera* spp. (moyenne \pm écart-type).

Légende: am expl: amorce explosive; FM: fréquence modulée; FME: fréquence du maximum d'énergie; FOND: fondamental; H: harmonique.

Espèce	N. signaux analysés	Intens. Harm.	Durée totale	Largeur de bande	FME fond	FME H1	Structure	Sonorité	Répartition énergie
<i>Thyroptera discifera</i>	5	FOND	2,9 \pm 0,5	39 \pm 8,5	53 \pm 2,7	107 \pm 6,6	FM	sifflée	am expl
	10	H1	2,5 \pm 0,3	35,5 \pm 4,4	52,5 \pm 3,9	112,5 \pm 7,3	FM	sifflée	am expl
<i>Thyroptera tricolor</i>	30	H1	3,2 \pm 0,4	27 \pm 5	51 \pm 2,2		FM	sifflée	am expl

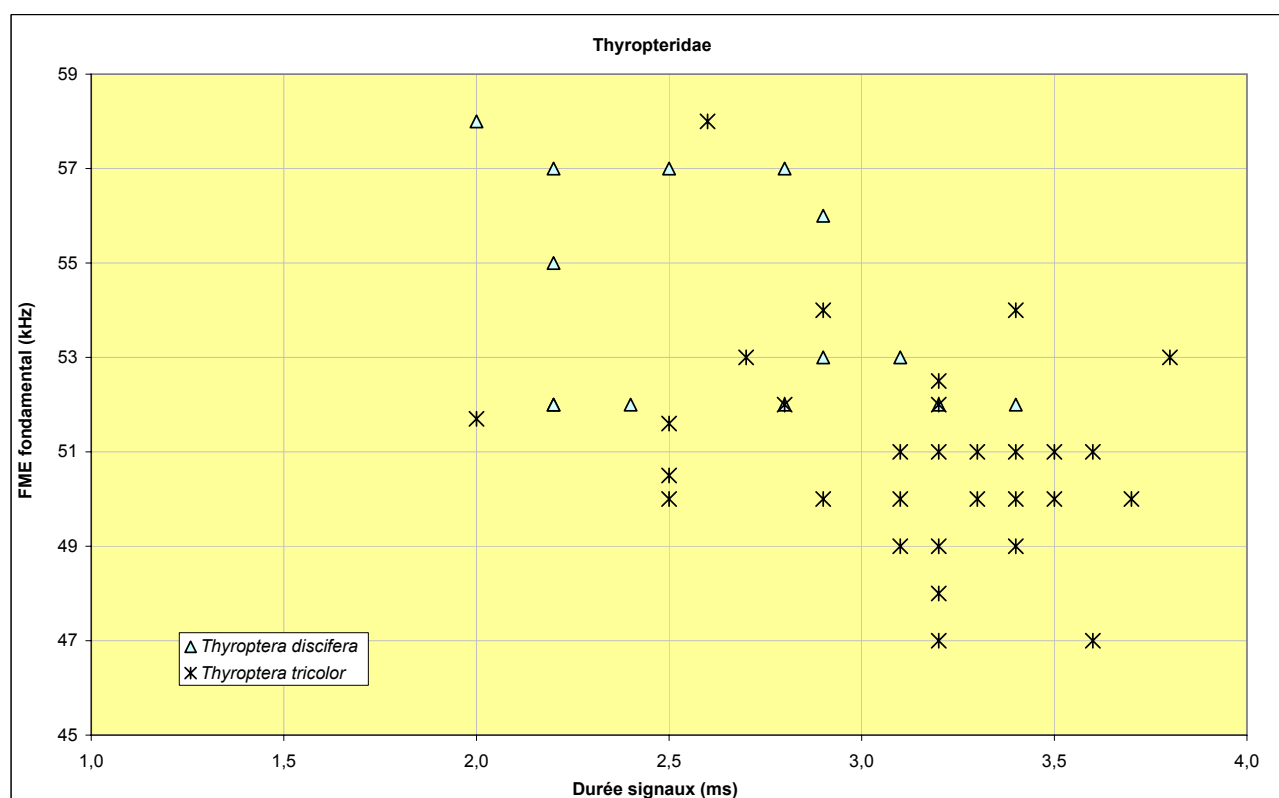


Fig. 24 : Distribution de variables des signaux des deux espèces de Thyroptéridés.

Famille des Furiptéridés

Furipterus horrens est la plus haute en fréquence parmi toutes celles que nous avons pu étudier jusque-là. L'énergie porte sur le fondamental; la fréquence initiale peut atteindre 250 kHz; la FME est supérieure en moyenne à 150 kHz, pouvant aller jusqu'à 220 kHz. La structure FM prend souvent une forme convexe (Fig. 25), la sonorité est sifflée avec absence de pic d'énergie. Si ces caractéristiques font en théorie de *F. horrens* une espèce aisément identifiable, la hauteur extrême des fréquences pratiquées entraîne une intensité très faible qui rend les individus difficilement perceptibles. La plupart des enregistrements ont eu lieu dans le gîte (vol libre dans une vaste salle souterraine) où les individus n'étaient audibles en hétérodyne qu'à moins de 2 mètres. En activité de

chasse en milieu ouvert les signaux semblent un peu plus intenses, comme le démontre un enregistrement effectué à Maripasoula sous un lampadaire en mars 2009; les individus en approche pratiquaient alors des FM convexes sur 200 kHz de FME en moyenne, alors qu'en phase de croisière les FM étaient concaves sur 150 kHz. Une observation intéressante a eu lieu lors des enregistrements dans le gîte: plusieurs individus volaient en émettant sans cesse leurs signaux sonar; fréquemment des bruits de froissements étaient perceptibles, et un examen plus attentif a permis de conclure qu'ils étaient produits volontairement par les individus en vol, qui frotaient leurs ailes l'une contre l'autre (sans doute sous le corps). Il est possible que ces manifestations aient une fonction de communication sociale (liée au stress de la présence des observateurs?). Les plis vocaux de cette

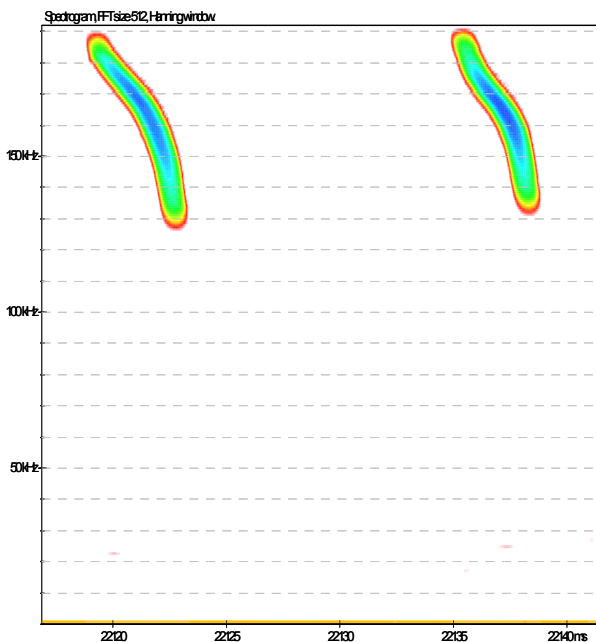


Fig. 25: Spectrogram de signaux FMD de *Furipterus horrens* (l'intervalle entre signaux est respecté); échelle des X = 25 ms ; échelle des Y = 192 kHz.

espèce, spécialisés sur les hautes fréquences à portée limitée sont peut-être peu aptes à produire les basses fréquences nécessaires à une communication à distance; ainsi les bruits d'ailes pourraient pallier cette carence.

Comme expliqué plus haut, nous avons associé *Ametrida centurio* dans la présentation des variables (Tableau 9; Fig. 26), les deux espèces étant liées par des caractéristiques structurelles.

Famille des Natalidés

Natalus tumidirostris a fait l'objet d'un seul enregistrement, en juillet 2010 à Kaw. La Figure 27 illustre le spectrogramme d'un signal typique (QFC courte terminale sur H1), et le Tableau 10 donne les valeurs mesurées.

Natalus stramineus, enregistré en Guadeloupe et Martinique (BARATAUD *et al.*, 2007, 2011), produit aussi des signaux FMD à sonorité sifflée et absence de pic, avec énergie sur l'harmonique 1 en moyenne sur 120 kHz; il est donc très proche de l'espèce de Guyane. La Figure 28 montre les distributions de valeurs des signaux des deux espèces, pour les deux variables les mieux séparées, mais il reste un recouvrement important.

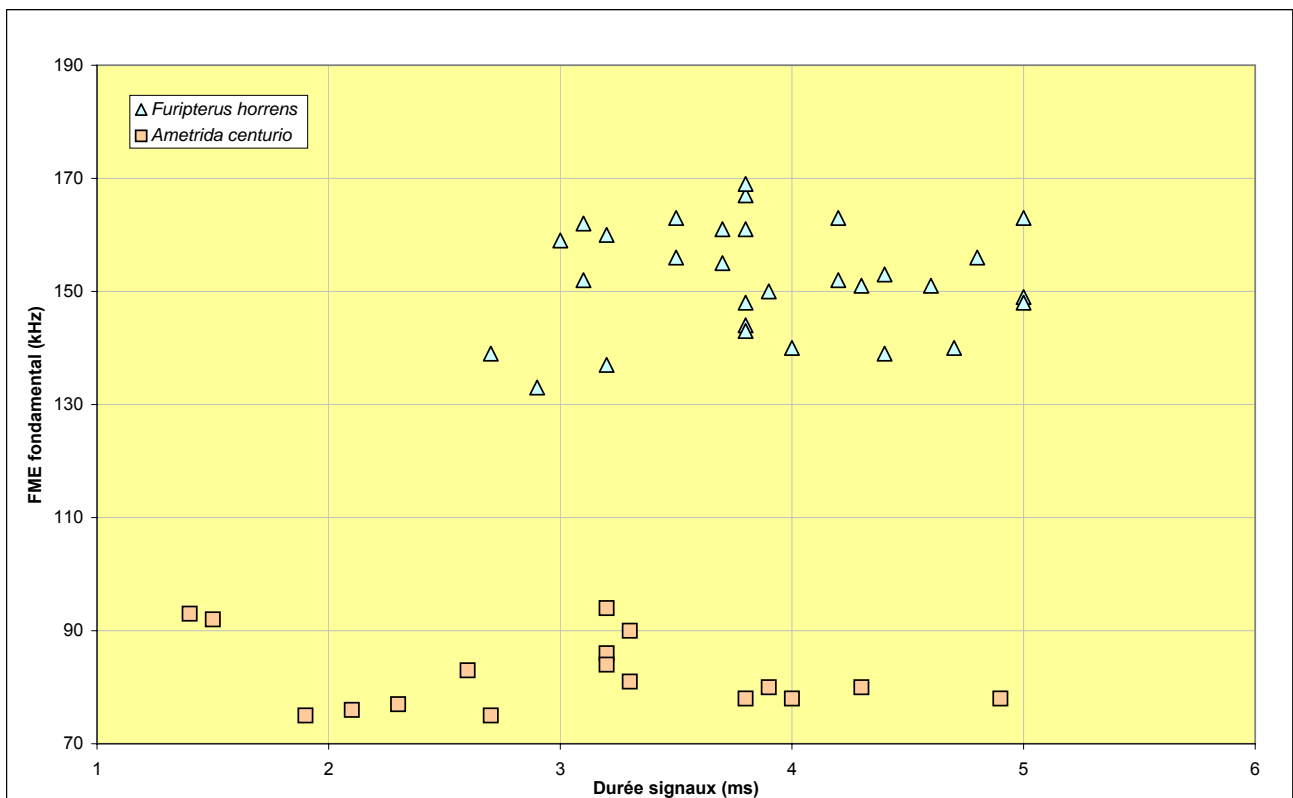


Fig. 26: Distribution de variables des signaux de *Furipterus horrens* et *Ametrida centurio*.

Tableau 9 : Caractéristiques des signaux de *Furipterus horrens* et *Ametrida centurio* (moyenne \pm écart-type).

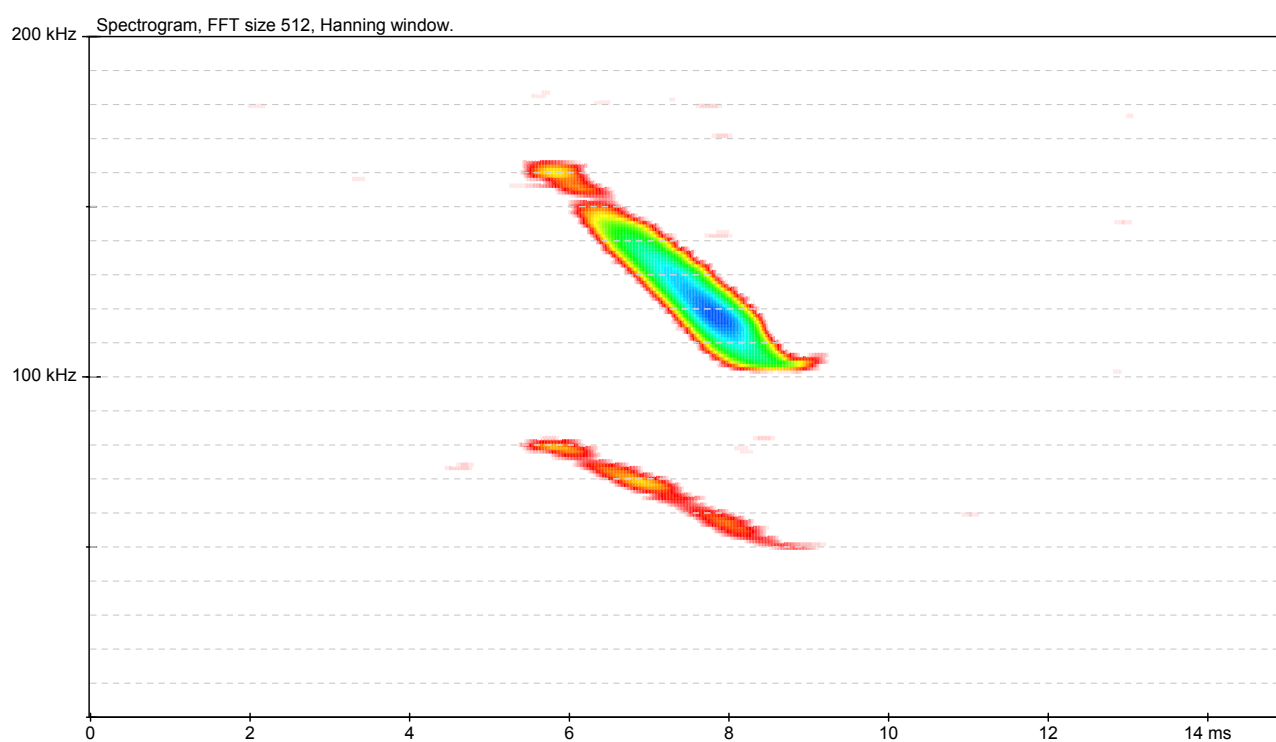
Légende : abs pic : absence de pic d'énergie audible ; FM abr : fréquence modulée abrupte ; FME : fréquence du maximum d'énergie ; FOND : fondamental.

Espèce	N. signaux analysés	Intensité maximale	Durée totale	Largeur de bande	FME fond.	Structure	Sonorité	Répartition énergie
<i>Furipterus horrens</i>	30	FOND	3,8 \pm 0,7	75,5 \pm 20,2	152 \pm 9,6	FM abr convexe	sifflée	abs pic
<i>Ametrida centurio</i>	17	FOND	3,2 \pm 1	50 \pm 15,3	80 \pm 6,4	FM abr linéaire	sifflée	abs pic

 Tableau 10 : Caractéristiques des signaux de *Natalus tumidirostris* (moyenne \pm écart-type).

Légende : abs pic : absence de pic d'énergie audible ; FM : fréquence modulée ; FME : fréquence du maximum d'énergie ; fond. : fondamental ; H : harmonique ; QFC : quasi fréquence constante.

Espèce	N. signaux analysés	Intens. Harm.	Durée totale	Largeur de bande (H1)	FME fond.	FME H1	Structure	Sonorité	Répartition énergie
<i>Natalus tumidirostris</i>	5	H1	3,5 \pm 0,1	77,4 \pm 29,5	79,4 \pm 3,8	120,2 \pm 5,8	(QFC) FM (QFC)	sifflée	abs pic


 Fig. 27 : Spectrogramme d'un signal de *N. tumidirostris* ; échelle des X = 15 ms ; échelle des Y = 200 kHz.

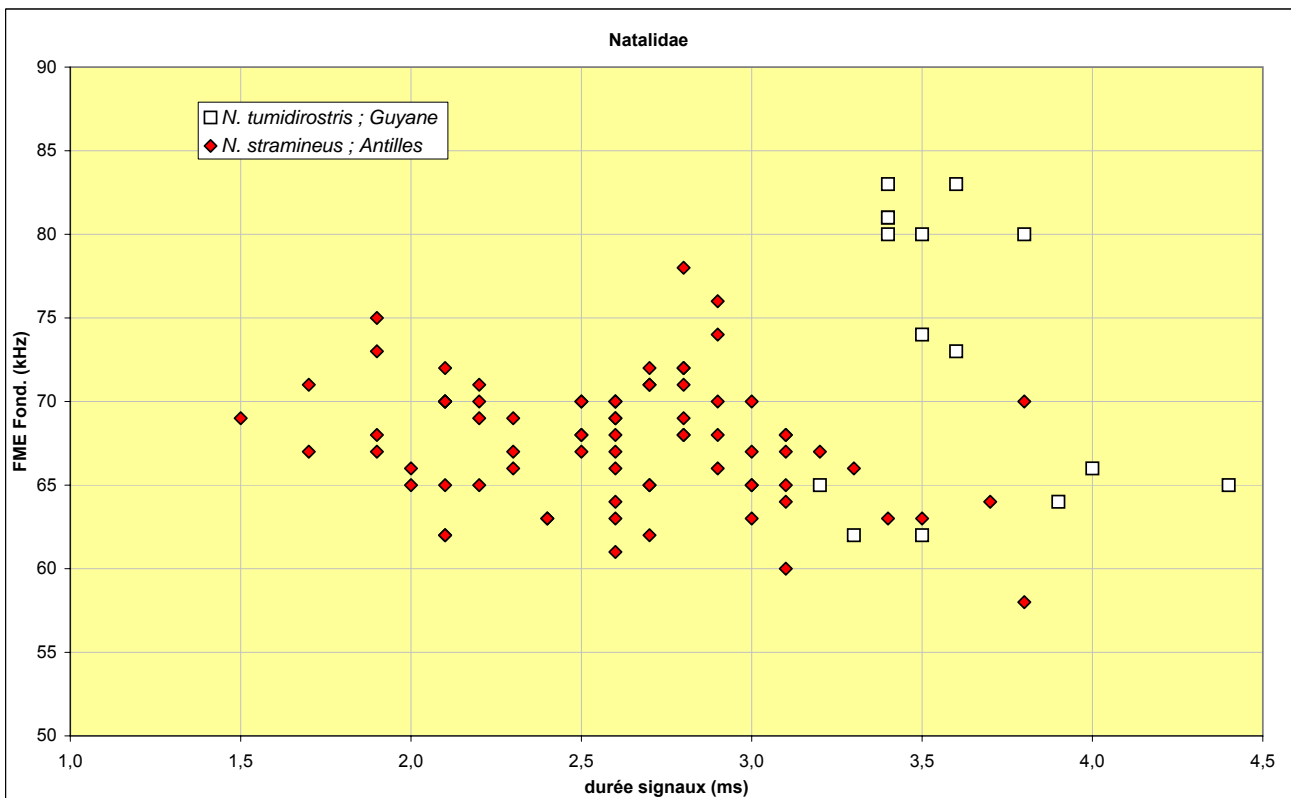


Fig. 28 : Distribution de variables des signaux de *Natalus tumidirostris* et *Natalus stramineus*.

Famille des Vespertilionidés

Les Vespertilionidés partagent avec les Molossidés de toujours porter l'énergie sur le fondamental (les harmoniques pouvant même être absents).

La systématique au sein de ce groupe est à préciser pour le genre *Myotis* (MORATELLI & DE OLIVEIRA, 2011 ; STADELMANN *et al.*, 2007) notamment pour *M. riparius* qui s'avère être un complexe d'après des analyses génétiques (génotypes dénommés *M. riparius*-PS1 et *M. riparius*-PS3 dans CLARE *et al.*, 2006); les deux espèces seraient présentes en Guyane (CATZEFLIS *et al.*, 2013).

Myotis albescens, bien que potentiel (BRAUN *et al.*, 2009), est de présence douteuse en Guyane (CATZEFLIS *et al.*, 2013), et il semble qu'aucune donnée acoustique bibliographique n'existe sur cette espèce. Parmi les quatre espèces de *Lasiurus* signalées en Guyane, seule *L. blossevillii* a été enregistrée, grâce à la capture d'un individu par Kévin Pineau, couplée avec des enregistrements automatiques à proximité du filet. Cette espèce affiche une diversité de structures FM étonnante (Fig. 29 et 30), pouvant passer de l'une à l'autre au sein d'une séquence sans qu'une corrélation stable puisse être établie avec l'environnement ou le comportement de vol. Cette caractéristique a déjà été notée par PIERSON *et al.* (2006).

Les genres *Myotis* et *Eptesicus* affichent une excellente unité structurelle: d'une FM descendante plus ou moins pentue et hyperbolique en approche d'obstacles, ils

passent à la FMd / QFC en milieu ouvert (Fig. 31 à 34); les largeurs de bande sont variables selon les distances aux obstacles et le degré de curiosité de l'animal, mais en moyenne ce sont *M. nigricans* et *E. chiriquinus* qui ont les bandes les plus étroites en milieu semi-ouvert à ouvert. *M. nigricans* a déjà été étudié au Panama (SIEMERS *et al.*, 2001), et nos résultats en Guyane sont conformes; cette espèce semble être plus liée aux milieux ouverts que *M. cf. riparius* qui ne semble guère s'éloigner de la lisière ou du sous-bois peu dense.

Les sérotines sont typiquement des espèces de lisières. *E. chiriquinus* a un comportement assez plastique, puisqu'elle a été contactée aussi bien en lisière intérieure (couloir sous-bois) qu'au-dessus de la canopée (tour COPAS à la réserve des Nouragues); dans la réserve de Lucifer Dékou-Dékou en 2006 elle fréquentait assidûment la lisière ouverte d'une clairière.

Le Tableau 11 résume les variables mesurées les plus significatives pour les taxons étudiés, en séparant les mesures obtenues sur deux morphotypes de *M. cf. riparius*: l'un (pelage gris clair à jarres longues, museau long et effilé) capturé près du littoral nord et nord-ouest, l'autre (voir CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 2001 ; SIMMONS & VOSS, 1998) dans différentes forêts primaires du centre (Nouragues, Lucifer). Les individus enregistrés ont fait l'objet de biopsies pour analyses génétiques ultérieures; ces dernières révéleront peut-être une concordance entre différences morphologiques, acoustiques et génétiques.

Les cinq taxons étudiés ne présentent pas de difficulté d'identification. Le croisement de deux variables (FME de la partie QFC x durée des signaux) sépare bien *E. chiriquinus*, *E. furinalis* et *M. nigricans* (Fig. 35a). Les fréquences terminales de *M. nigricans* et du complexe *M. cf. riparius* sont sans recouvrement; les deux morphotypes rattachés à ce dernier complexe affichent des différences malgré un recouvrement partiel, le type du littoral se rapprochant plus des valeurs de *M. nigricans* (Fig. 35b).

Les valeurs des signaux de *Lasiurus blossevillii* sont

présentées séparément (Fig. 36), les structures de ses signaux la rangeant à part au sein de la famille. Lorsque cette espèce pratique une alternance de signaux QFC/FM convexe avec des signaux FM, un risque de confusion est possible avec *Molossus molossus*. Mais contrairement à ce dernier, l'alternance est très irrégulière chez *L. blossevillii*, et ses signaux FM (souvent sigmoïdes) ont une répartition de l'énergie uniforme du début à la fin (Fig. 29a), alors qu'elle est centrée dans la partie terminale pour les signaux de Molossidés dont la courbure hyperbolique est typique (Fig. 37).

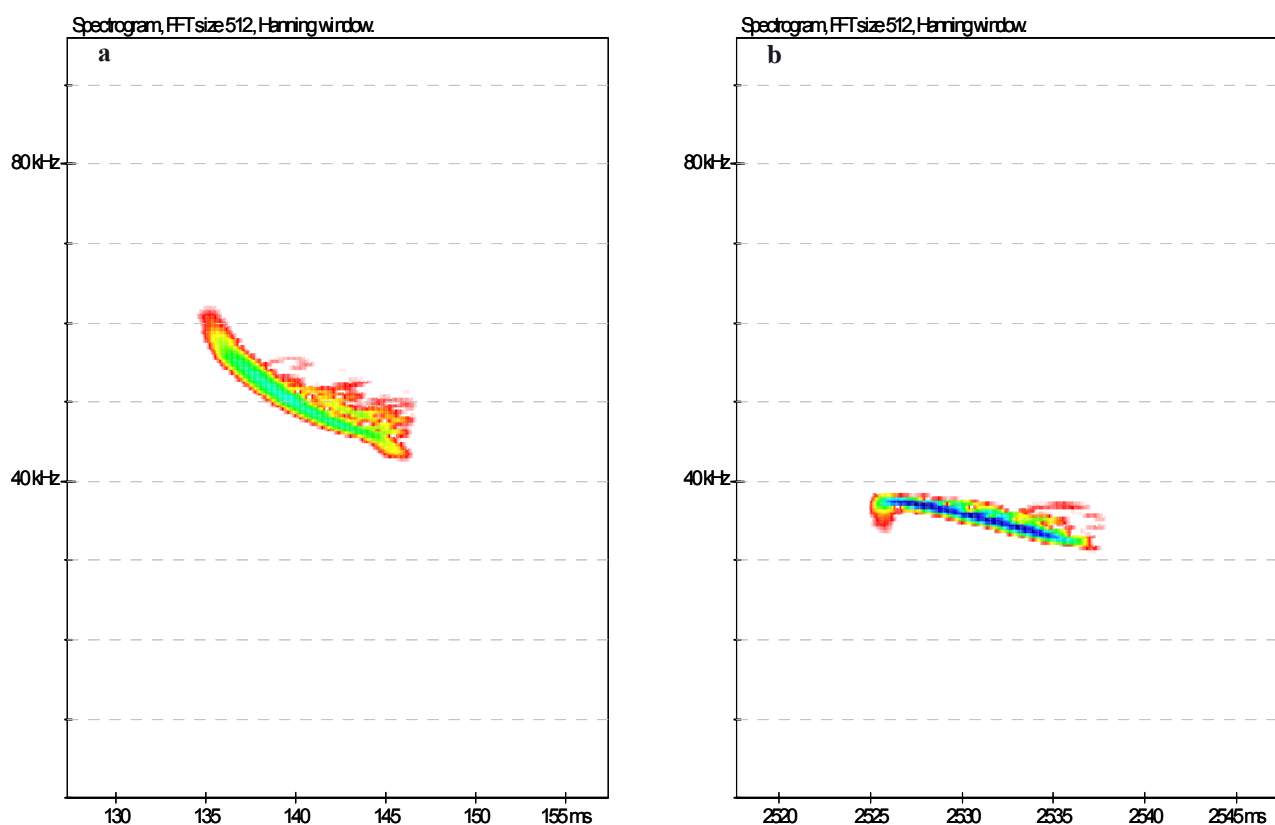


Fig. 29a, b: Spectrogrammes de signaux de *Lasiurus blossevillii*; à gauche: FM sigmoïde; à droite: QFC-FM convexe; ces signaux sont alternés irrégulièrement en phase de croisière; échelle des X = 30 ms; échelle des Y = 95 kHz.

Tableau 11 : Caractéristiques des signaux de Vespertilionidés de Guyane (moyenne \pm écart-type).

Légende: abs pic: absence de pic d'énergie audible; FM apl: fréquence modulée aplanie; FME fond.: fréquence du maximum d'énergie du fondamental; QFC: quasi fréquence constante.

Espèce	N. signaux analysés	Durée totale	Largeur de bande	FME fond.	Rapport durée FC / durée totale (%)	Structure	Sonorité	Répartition énergie
<i>Eptesicus chiriquinus</i>	55	7,6 \pm 1,6	30 \pm 11,3	32 \pm 2,6	53,9 \pm 20	FM apl	sifflée	abs pic
<i>Eptesicus furinalis</i>	47	6 \pm 1,3	36,1 \pm 9,8	41,6 \pm 2	50,1 \pm 10,6	FM apl	sifflée	abs pic
<i>Myotis nigricans</i>	38	4,3 \pm 1,2	28,5 \pm 11,7	53,7 \pm 4	39 \pm 13,8	FM apl	sifflée	abs pic
<i>Myotis riparius</i> ; centre	63	5 \pm 1,3	40,7 \pm 11,8	58,1 \pm 2,5	44,4 \pm 14,8	FM / QFC	sifflée	abs pic
<i>Myotis riparius</i> ; littoral	20	5,2 \pm 1,1	37,4 \pm 9,5	55 \pm 1,8	36,8 \pm 8,2	FM / QFC	sifflée	abs pic
<i>Lasiurus blossevillii</i>	50	12,3 \pm 2,5	14,3 \pm 7	45,5 \pm 5,3	24,7 \pm 9	FM ttes formes	sifflée	abs pic

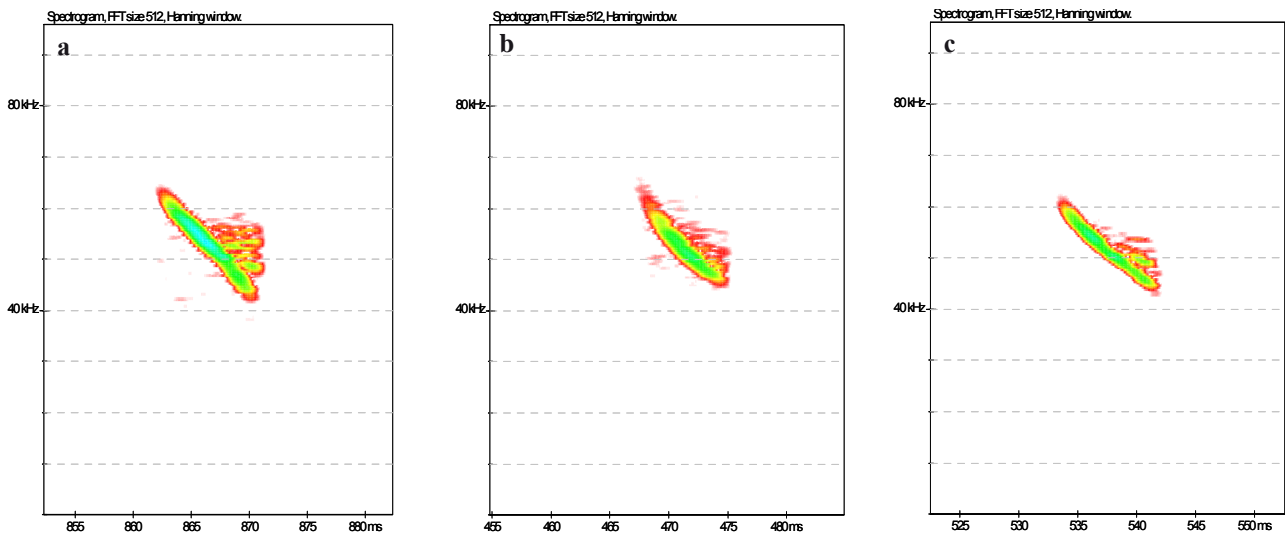


Fig. 30a, b, c: Spectrogrammes de signaux de *Lasiurus blossevillii*; a: FM convexe; b: FM concave; c: FM linéaire; la courbure peut changer d'un signal à l'autre au sein d'une même séquence; échelle des X = 30 ms; échelle des Y = 95 kHz.

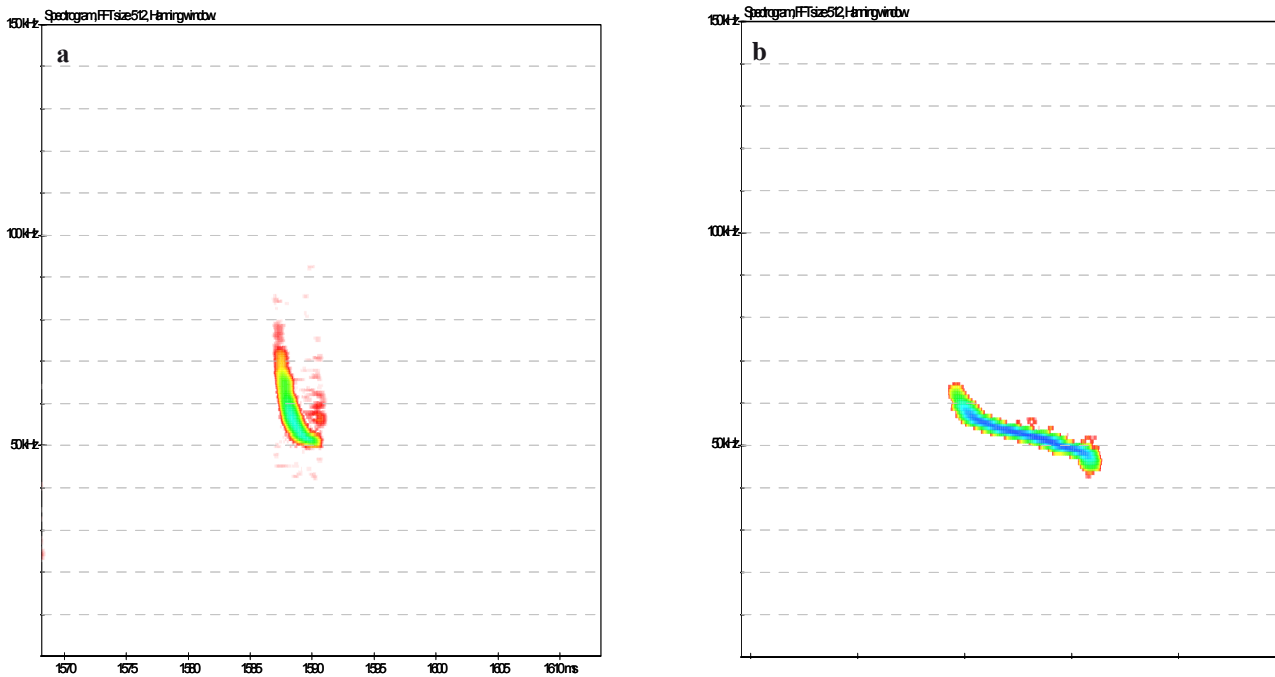


Fig. 31a, b: Spectrogrammes de signaux de *M. nigricans*; a: approche d'obstacles, échelle des X = 45 ms; échelle des Y = 150 kHz; b: milieu ouvert, échelle des X = 25 ms; échelle des Y = 150 kHz).

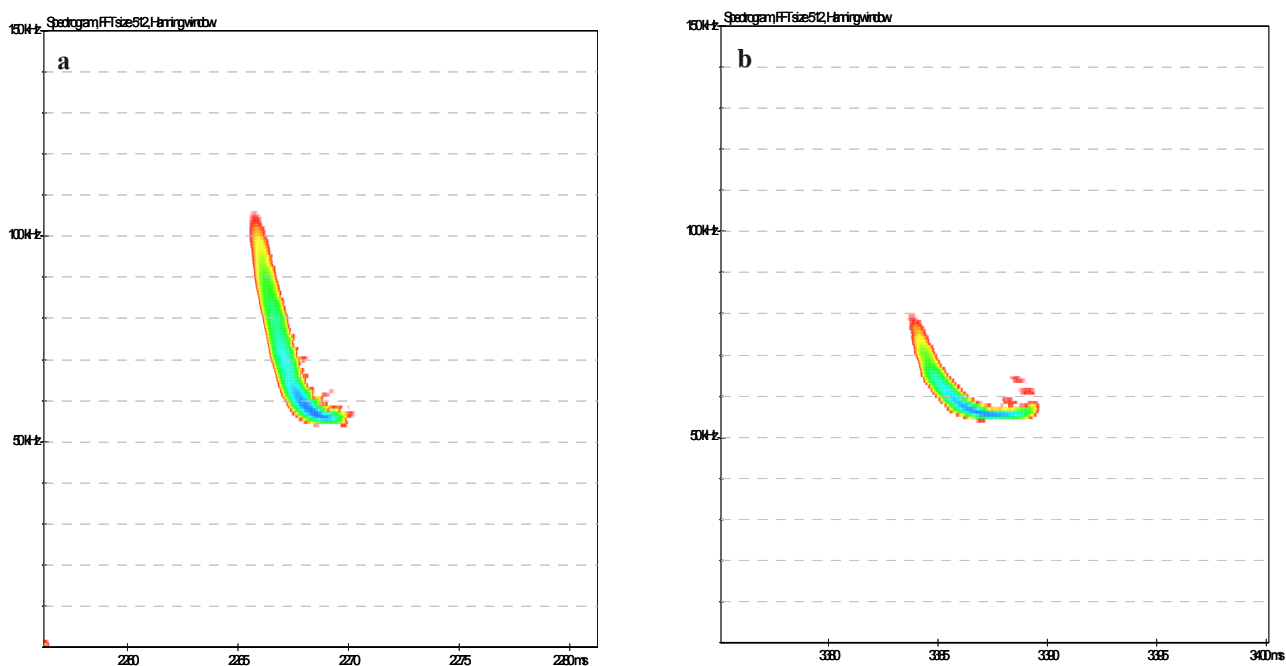


Fig. 32a, b: Spectrogrammes de signaux de *M. cf. riparius*; a: approche d'obstacles; b: milieu ouvert; échelle des X = 25 ms; échelle des Y = 150 kHz.

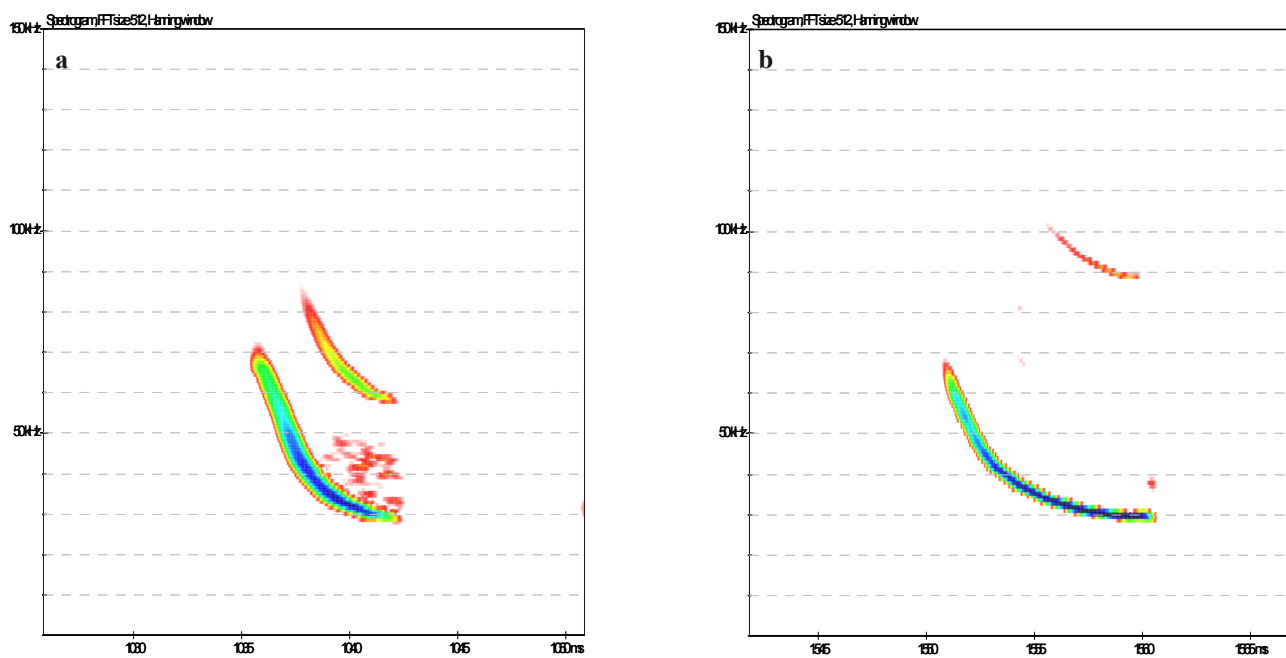


Fig. 33a, b: Spectrogrammes de signaux d'*Eptesicus chiroquinus*; a: approche d'obstacles; b: milieu ouvert; échelle des X = 25 ms; échelle des Y = 150 kHz.

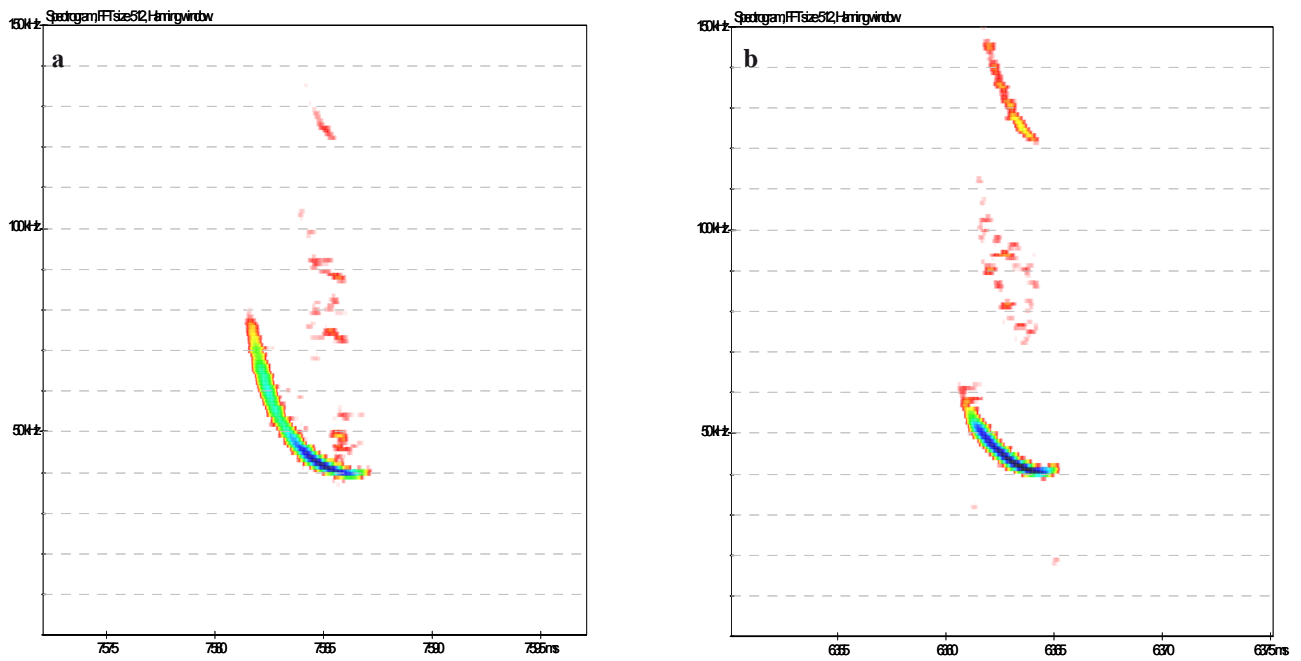


Fig. 34a, b: Spectrogrammes de signaux d'*Eptesicus furinalis*; a: approche d'obstacles; b: milieu ouvert); échelle des X = 25 ms ; échelle des Y = 150 kHz.

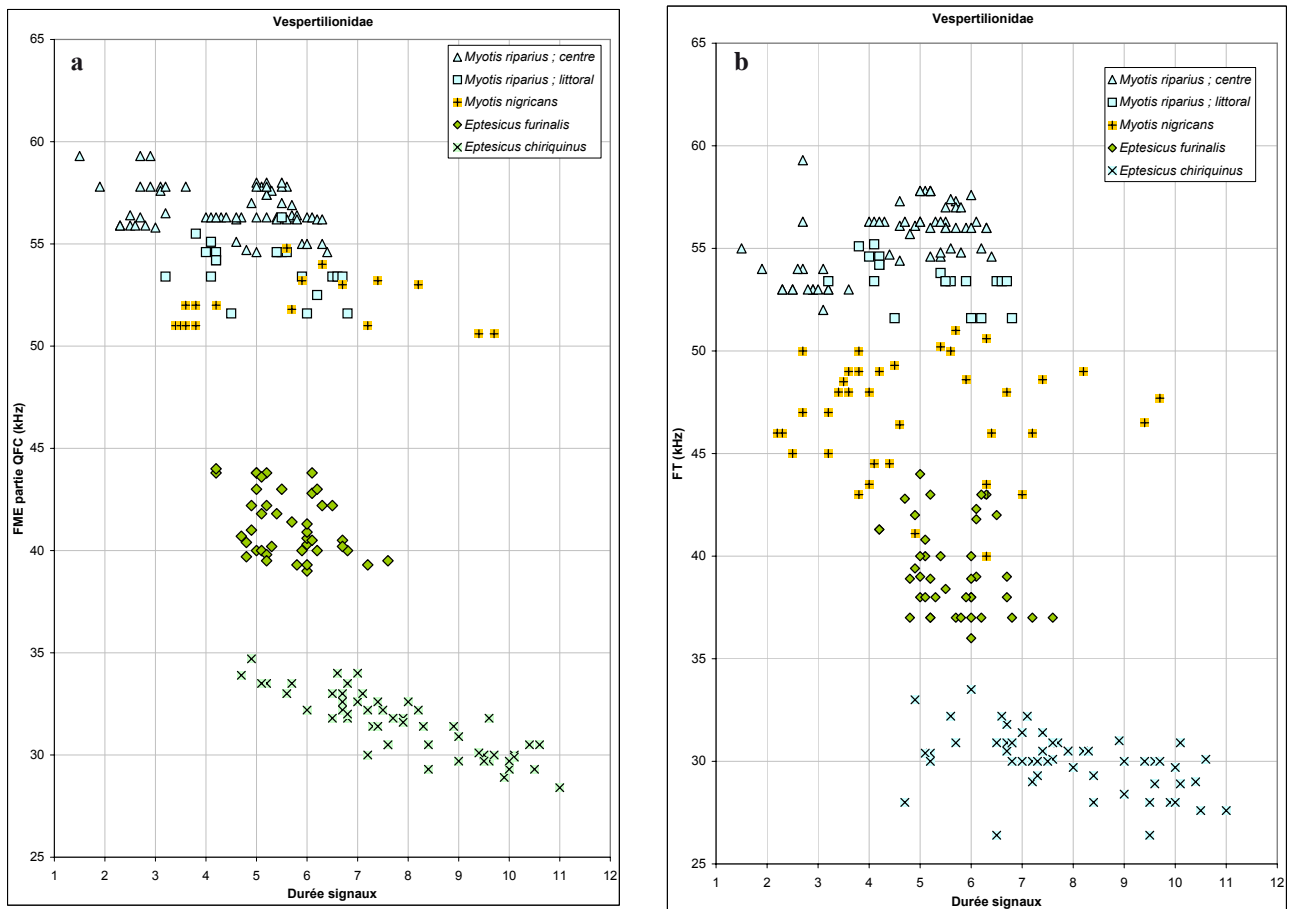


Fig. 35a, b: Distribution de variables des signaux des quatre taxons de Vespertilionidés étudiés (axe des ordonnées : a, FME de la partie QFC terminale; b, fréquence terminale).

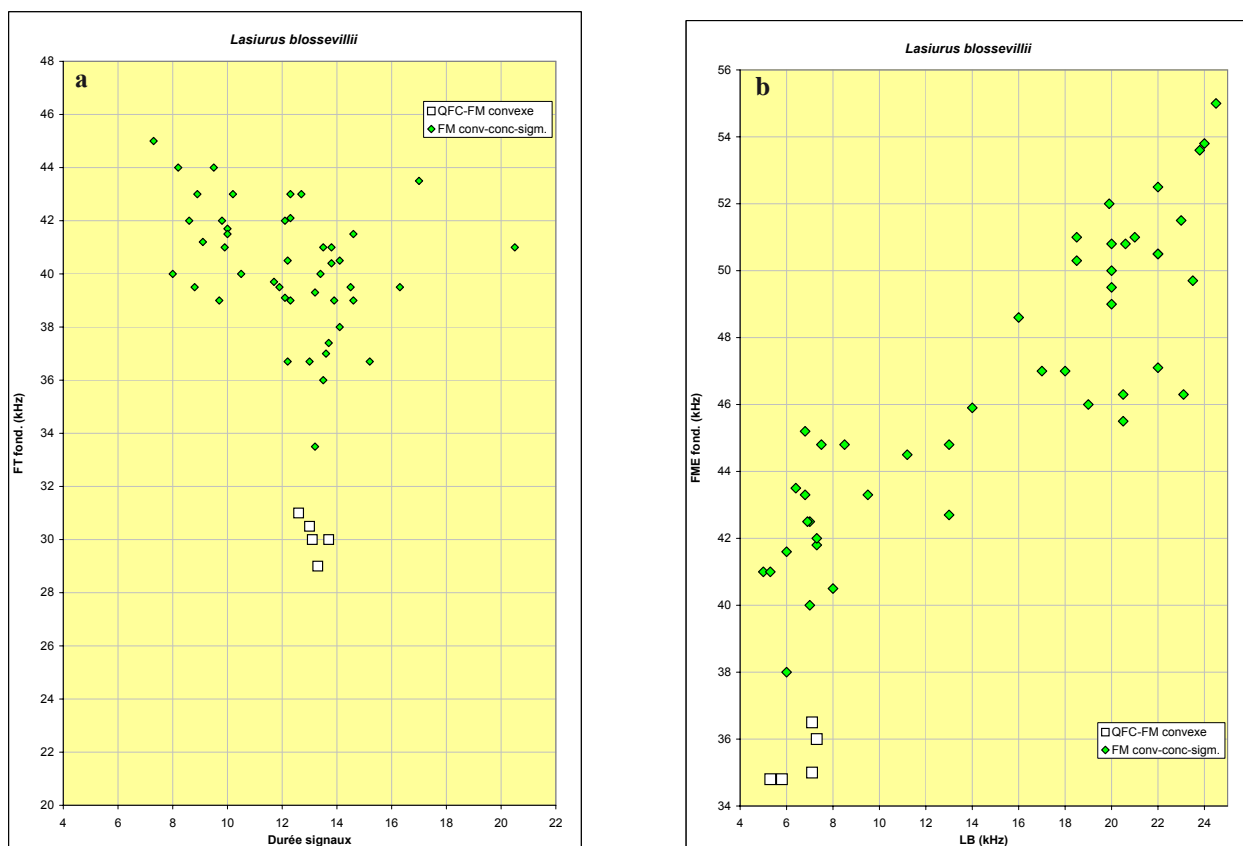
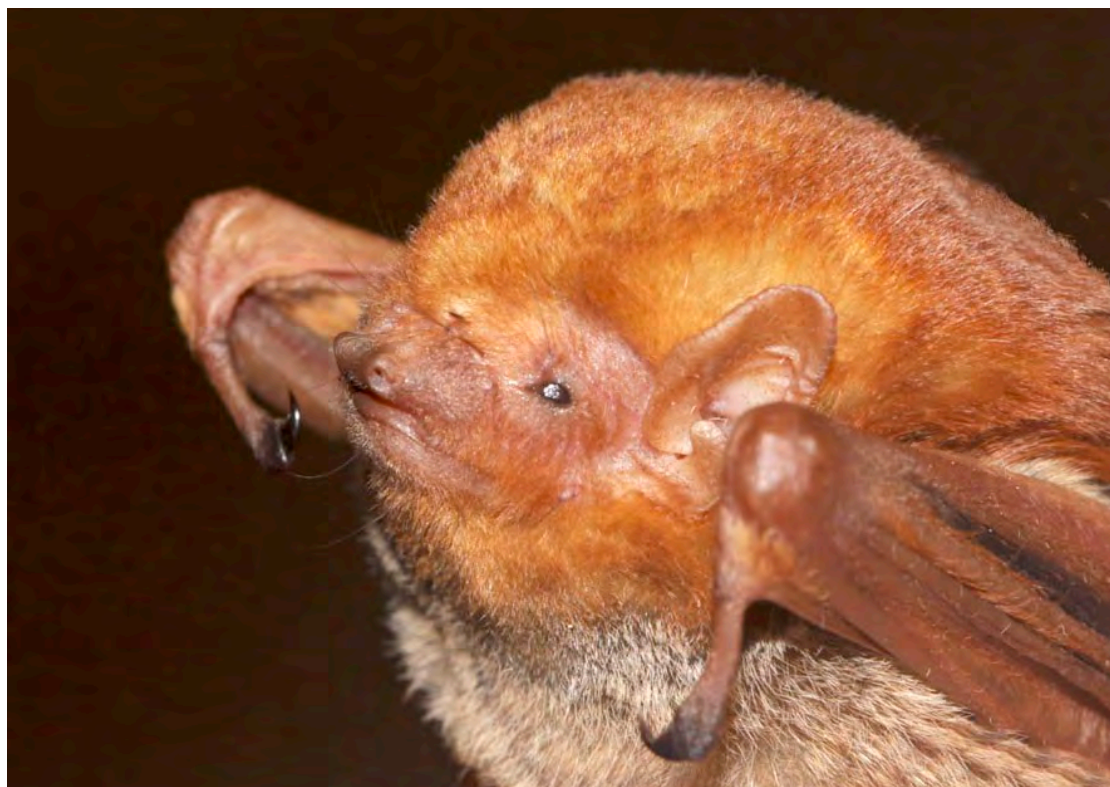


Fig. 36a, b: Distribution de variables des signaux de *Lasiurus blossevillii*; a: fréquence terminale x durée; b: fréquence du maximum d'énergie x largeur de bande.



Lasiurus blossevillii (photo V. Rufroy)

Famille des Molossidés

Cette famille présente un enjeu particulier en matière d'inventaires acoustiques; en effet ses représentants ont une détectabilité excellente au détecteur d'ultrasons (intensité d'émission forte), alors qu'ils se capturent rarement au filet (strate de vol au-dessus de la canopée). Or les Molossidés étaient très peu documentés lors de nos premières missions en forêt dense. Cette famille a donc fait l'objet, lors de la mission 2011, d'un effort de recherche ciblée; c'est ainsi que quatre espèces ont été nouvellement décrites et que les données sur *Molossus molossus*, *M. barnesi* et *Promops centralis* (probable) ont été complétées (Tableau 12).

Sur les 13 espèces présentes en Guyane, cinq restent totalement inconnues quant à leurs émissions acoustiques (*Cynomops greenhalli*, *Eumops hansae*, *E. maurus*, *Molossus sinaloe* et *Nyctinomops laticaudatus*). *Promops centralis* n'a toujours fait l'objet d'aucune capture, mais plusieurs observations visuelles confortent la cohérence structurelle des signaux recueillis, typiques du

genre (AGUIRRE, 2007), et rendent très probable l'appartenance de nos enregistrements à cette espèce.

Tous les Molossidés utilisent des signaux à composante QFC, avec parfois une modulation descendante en début ou en fin de signal, ou montante en début de signal. Le maximum d'énergie porte toujours sur le fondamental, les harmoniques étant souvent absents (ou non visibles sur spectrogramme). La plupart des espèces pratique une succession de deux ou trois signaux décalés en fréquence en phase de croisière (recherche active) ou de début d'approche (Fig. 37). Les signaux basse et moyenne fréquences sont souvent en QFC (convexe chez le genre *Molossus*) alors que les signaux haute fréquence sont en FM aplanie avec une courbe hyperbolique très régulière.

Le genre *Cynomops* alterne surtout les types bas et moyen, même si en phase d'approche des types hauts sont inclus. Les trois espèces de *Cynomops* étudiées forment, avec *E. auripendulus* et *M. rufus*, un groupe acoustique relativement homogène, avec des signaux bas dont la FME est inférieure à 30 kHz en émissions de croisière.

Tableau 12: Caractéristiques des signaux des Molossidés étudiés.

Légende: FM: fréquence modulée; apl: aplanie; a: ascendante; d: descendante; FME fond.: fréquence du maximum d'énergie du fondamental; QFC: quasi fréquence constante; sigm.: sigmoïde.

Espèce	Avant-bras (mm)	N. signaux analysés	Type	Durée (ms) médiane (mini-maxi)	Fréquence (kHz) médiane (mini-maxi)	Structure	
						croisière	approche
<i>Molossus barnesi</i>	35,3 ± 0,7	33	moyen	11,5 (5,5-15,3)	34,9 (35,3-48,7)	QFC conv.ou conc.	QFC conv.ou conc.
		41	bas	12,8 (5,8-16,9)	32,4 (29,4-41,5)	QFC conv. ou conc.	QFC conv. ou conc.
<i>Molossus molossus</i>	37,9 ± 0,8	2	haut	8,6 (7,9-9,2)	44,3 (44,3-44,3)	FM apl	QFC conv. ou conc.
		17	moyen	10 (6,7-12,9)	41,4 (38,4-42,7)	QFC convexe	QFC conv. ou conc.
		22	bas	10,5 (7,3-14)	37,5 (32,4-38,4)	QFC convexe	QFC conv. ou conc.
<i>Molossus rufus</i>	49,5-54	4	haut	16,2 (10,4-24,2)	35,2 (34,3-38,2)	QFC (FM apl)	QFC/FMd
		16	moyen	15,3 (9,1-17,9)	30,7 (29,4-33,7)	QFC	
		20	bas	17,3 (8,6-20,8)	26,5 (24,4-30,7)	QFC	
<i>Cynomops abrasus</i>	41-49	17	moyen	10,2 (7,7-14,8)	30 (28,2-32)	QFC	FMd/QFC
		25	bas	12,5 (9-20)	22,3 (18,8-26,5)	QFC	FM aplanie
<i>Cynomops paranus</i>	31-32,1	15	moyen	13,9 (10,8-17,3)	31,6 (27,8-32,4)	FMd/QFC	FMd/QFC
		25	bas	15,5 (10,2-18,1)	26,5 (23,1-27,8)	QFC	FMd/QFC
<i>Cynomops planirostris</i>	29,6-33,4	8	moyen	10 (6,9-13,3)	33,9 (32,4-35,8)	FM aplanie (sigm.)	FM aplanie (sigm.)
		22	bas	13,6 (9,9-17,1)	27,8 (24,7-30,7)	QFCconc/ QFCconv	FM aplanie
<i>Eumops auripendulus</i>	58-59	2	haut	18,4 (17,5-19,3)	26,7 (26,3-27)		FMd/QFC
		16	moyen	19,5 (15,1-23,4)	23,3 (20,1-25,7)	FMd/QFC	FMd/QFC
		22	bas	21,8 (19-27,4)	18,7 (17,3-21,8)	QFC concave	FMd/QFC
<i>Promops centralis</i> ?	51-53	3	moyen	14,1 (13,2-14,8)	35,4 (33,7-36,7)	QFC concave	FMd/QFC
		33	bas	21,2 (17,4-35)	29,3 (26,3-32,3)	QFCa	FMa/QFCa/FMd

Il est donc présenté à part du couple *M. barnesi/molossus*, dont la FME est supérieure à 30 kHz.

Les Figures 38a et b reportent les variables largeur de bande et fréquence du maximum d'énergie mesurées respectivement sur les signaux de types bas et moyen. *E. auripendulus* est seul dans les basses fréquences, mais les autres espèces sont très proches, voire en recouvrement partiel. Cependant le type bas sépare le couple *C. paranus* / *C. planirostris*, alors que le type moyen sépare le couple *C. paranus* / *M. rufus*. Les séquences de croisière en émissions alternées de ces quatre espèces sont ainsi identifiables.

A ces critères biométriques s'ajoute un critère structurel pour les signaux de *C. planirostris*. Les Figures 39a et b montrent les signaux classiques d'une alternance: le type bas d'une LB > 5 kHz a une forme sigmoïde et se termine par une courte QFC plane; le type moyen est généralement une FM aplaniée, parfois sigmoïde. Les Figures 40a, b détaillent la forme d'un type bas, dont la QFC courte terminale est parfois prolongée d'une courte FM ascendante. A l'oreille en expansion de temps x 10 cette alternance de structures particulières est très typique.

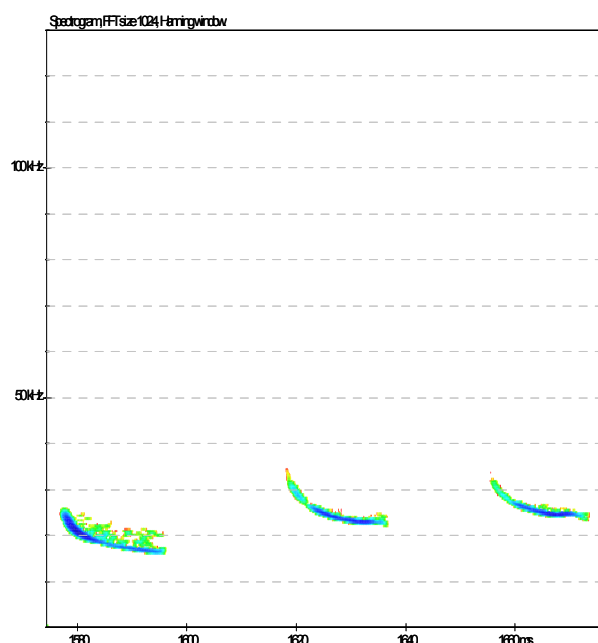


Fig. 37: Série de trois signaux décalés en fréquence d'*Eumops auripendulus*; échelle des X = 50 ms; échelle des Y = 130 kHz.

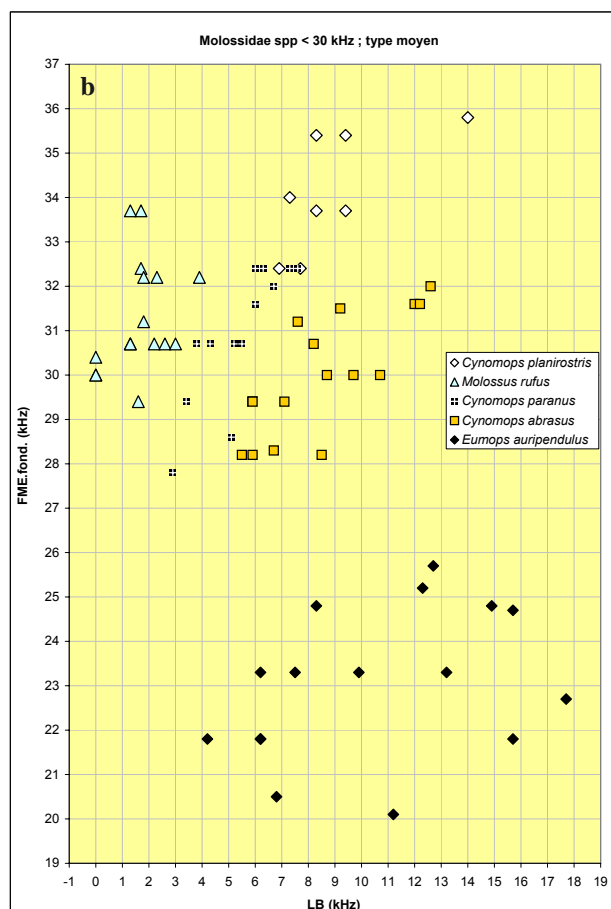
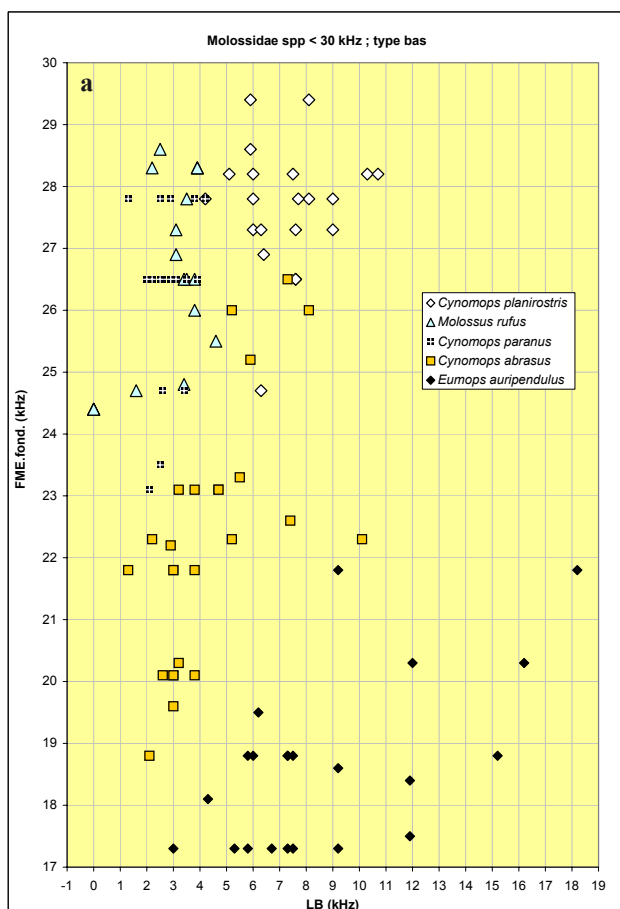


Fig. 38a, b: Distribution de variables des signaux de cinq espèces de Molossidés dont la FME des signaux bas est inférieure à 30 kHz; a: signaux les plus bas en fréquence dans une séquence alternée; b: signaux de type moyenne fréquence.

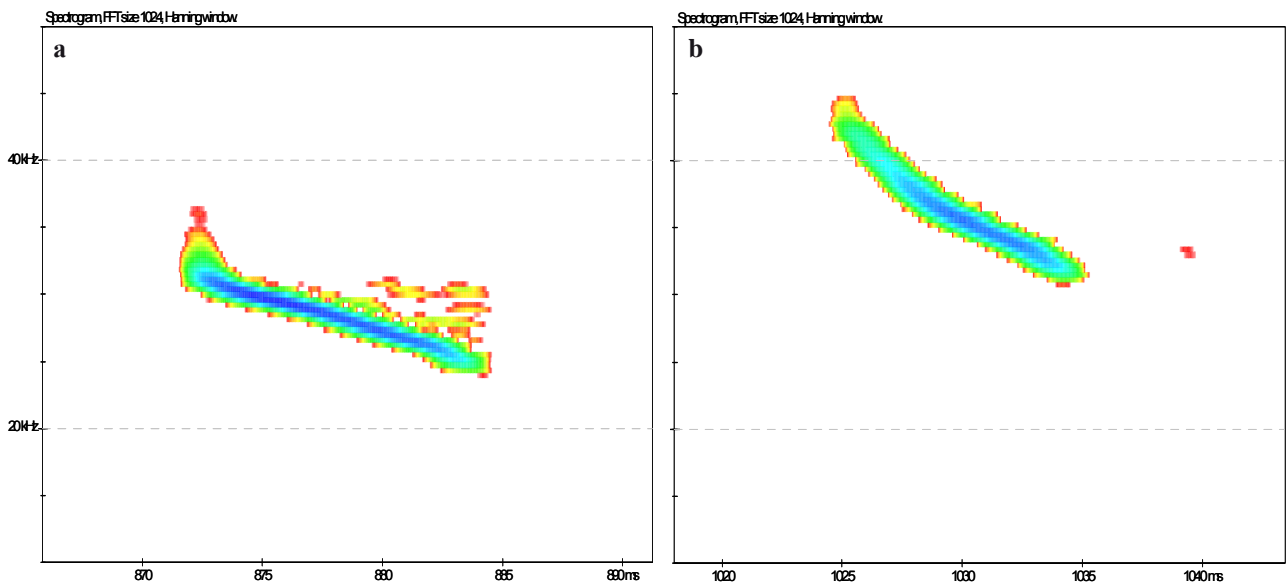


Fig. 39a, b: Spectrogrammes de signaux alternés de *Cynomops planirostris* ; a: type bas, FM sigmoïde /QFC plane courte ; b: type B: FM sigmoïde ; échelle des X = 25 ms ; échelle des Y = 40 kHz.



Cynomops paranus (photo T. Disca)

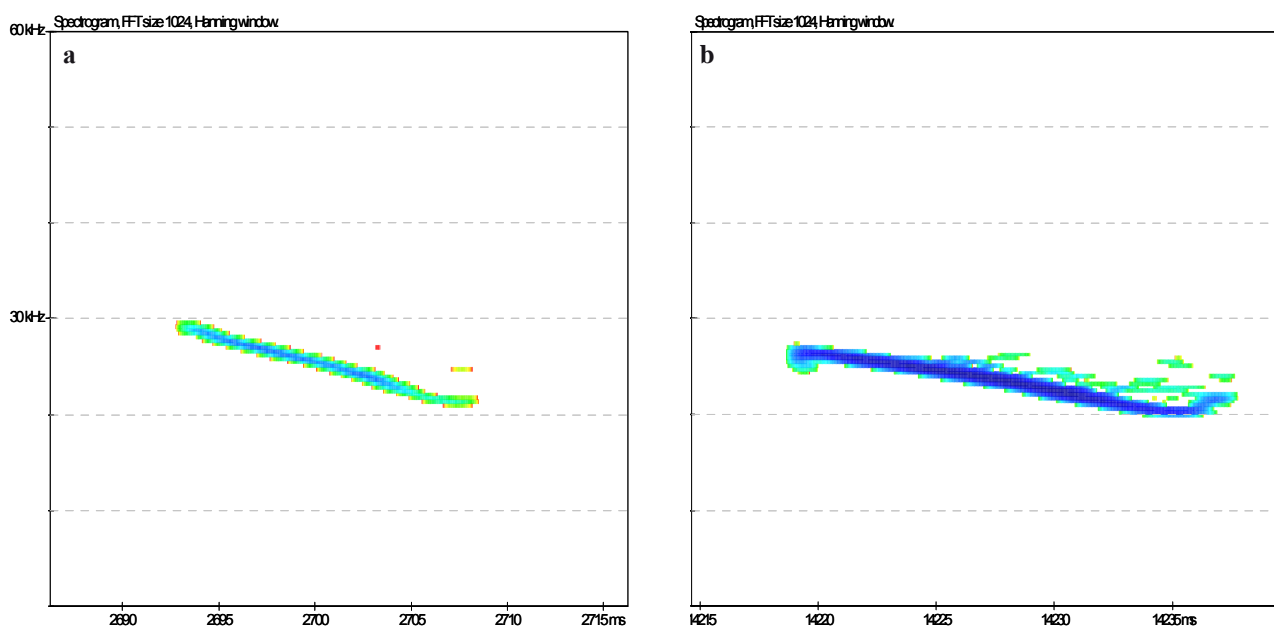


Fig. 40a, b: Spectrogrammes de signaux de type bas de *Cynomops planirostris*; a: FM sigmoïde /QFC plane courte; b: type B: FM sigmoïde/QFC plane courte/FM ascendante courte; échelle des X = 30 ms ; échelle des Y = 60 kHz.

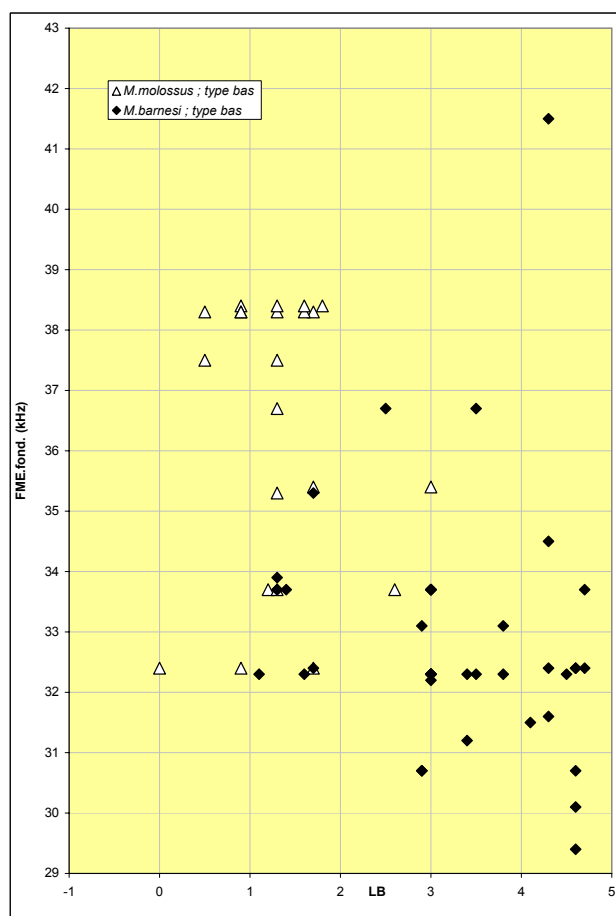
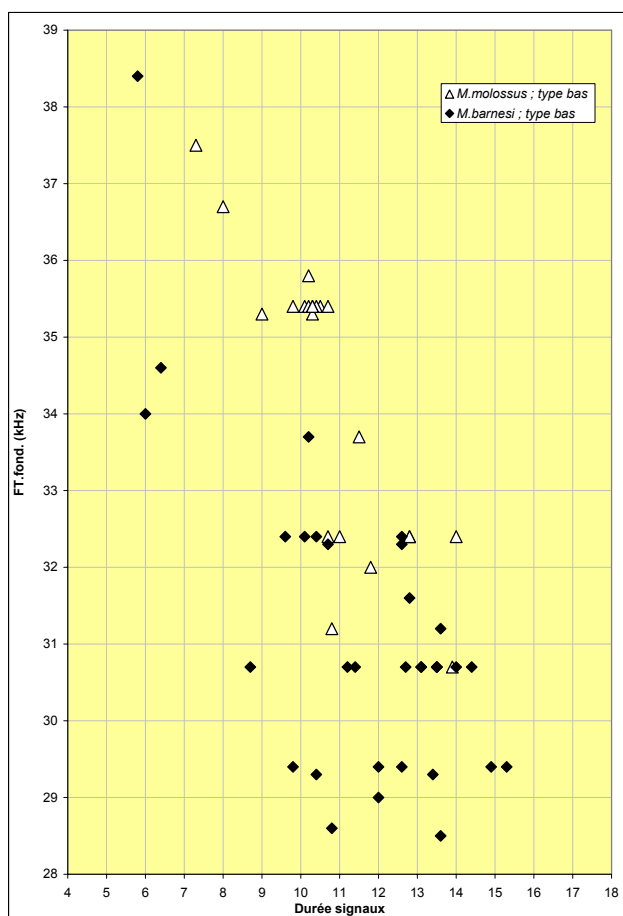


Fig. 41a, b: Distribution de variables des signaux de *M. barnesi* et *M. molossus* enregistrés en Guyane.

Le couple *M. barnesi/molossus* est d'identification plus délicate, mais nos enregistrements récents confirment une séparation de niche acoustique. Ces deux espèces très proches morphologiquement sont sympatriques, et leurs caractéristiques acoustiques présentent, malgré des médianes de durée et FME clairement démarquées (Tableau 12), un léger recouvrement (Fig. 41a, b). La comparaison des quatre variables (durée des signaux x fréquence terminale; largeur de bande x fréquence du

maximum d'énergie) mesurées sur les signaux de croisière les plus bas dégage cependant de nombreuses possibilités de diagnose certaine.

On remarque que la logique allométrique est ici non vérifiée, puisque c'est *M. barnesi*, le plus petit des deux, qui émet les fréquences les plus basses en moyenne.

Le dernier taxon utilise une structure acoustique très peu pratiquée chez les microchiroptères : une QFC ascendante convexe (ou FM ascendante s'aplanissant pro-

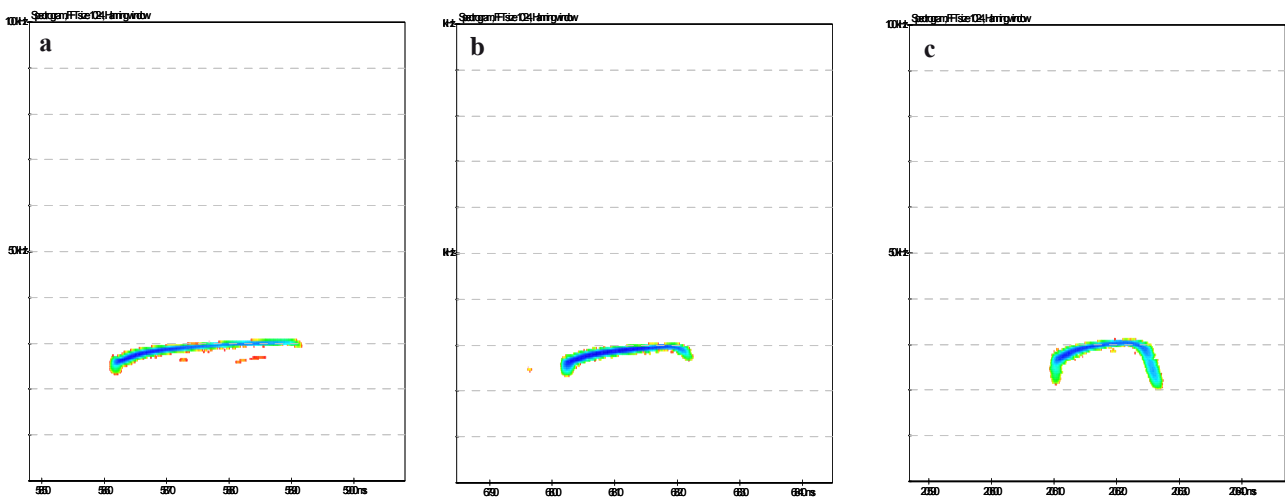


Fig. 42 a, b, c : Spectrogrammes de signaux de *Promops centralis* possible ; a : croisière ; b : pré approche ; c : approche ; échelle des X = 60 ms ; échelle des Y = 100 kHz.

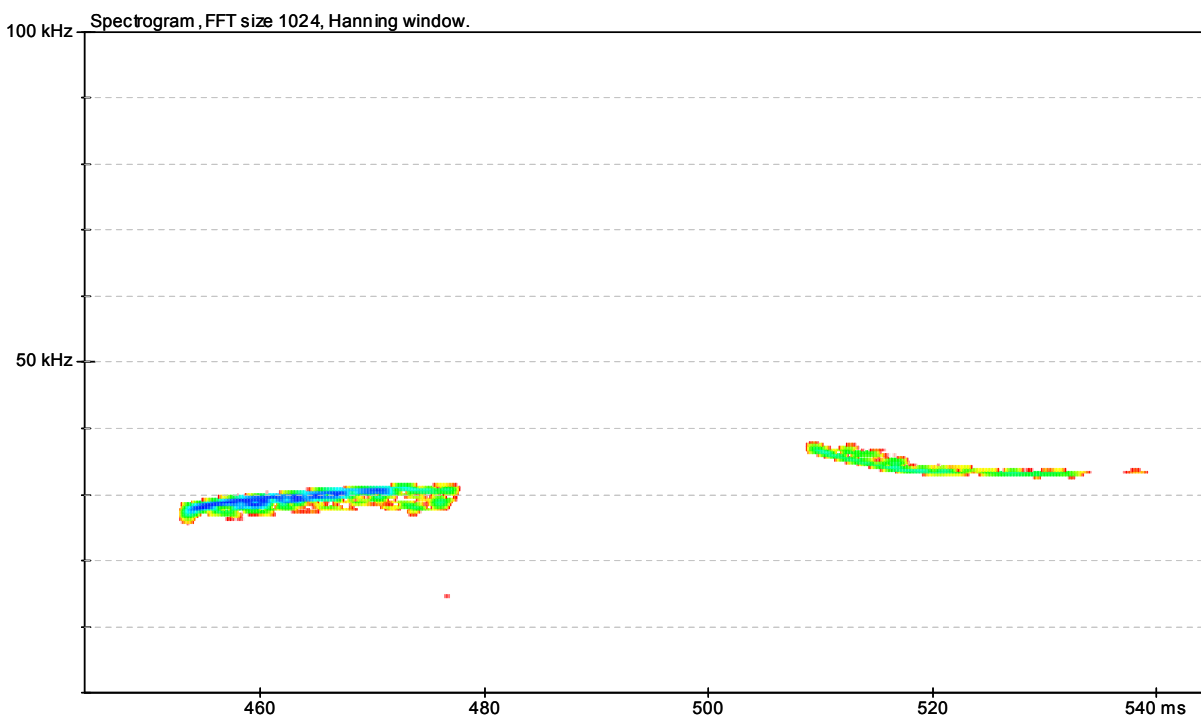


Fig. 43 : Spectrogrammes de signaux alternés de *Promops centralis* probable ; gauche : QFC ascendante ; droite : FM/QFC. L'écart temporel réel (92 ms) entre les deux signaux est ici réduit ; échelle des X = 100 ms ; échelle des Y = 100 kHz.

gressivement en QFC) (Fig. 42a). Les seules références à notre connaissance correspondant à de tels signaux sont des sonagrammes de :

- *Molossops temminckii* publiés dans AGUIRRE (2007); la FME des signaux est proche de 50 kHz;
 - *Promops nasutus*, enregistrés en Bolivie par SILES *et al.* (2005); la FME des signaux varie de 37 à 41 kHz.
- Par analogie avec les signaux de *Promops nasutus* boliviens, et par cohérence géographique et allométrique (*Promops centralis* est le plus grand du genre, ce qui correspond bien avec une FME plus basse), nous considérons comme possible l'appartenance à *P. centralis*

de nos signaux enregistrés au stade de Matoury et dans les rizières et le bourg de Mana. En phase d'approche, des parties FM abrupte apparaissent en début et en fin de signal (Fig. 42b, c). La Figure 43 illustre un cas d'alternance (semblant peu fréquent) entre le signal typique QFC ascendante, et un signal QFC descendante concave (ou FMd/QFC). Ces signaux sont à l'heure actuelle sans recouvrement de structure avec n'importe quelle autre espèce étudiée en Guyane. L'identification (y compris à l'oreille en expansion de temps x 10 sur le terrain) est facile et fiable.

Clé d'identification générale :

Avertissement : la clé présentée ci-dessous est un résumé qui ne se substitue pas au raisonnement complexe issu de l'analyse croisée des critères auditifs et informatiques détaillés ci-dessus. Elle vise principalement à une présentation hiérarchisée du processus logique de déduction qui, à partir d'éléments structurels et fréquentiels, aboutit à la probabilité d'une espèce ou d'un groupe taxonomique.

1.	Structure de signal comprenant au moins une partie FC ou QFC	3
2.	Structure de signal FM , sans partie FC ou QFC.....	14
3.	- FME sur fondamental (sonorité sifflée; fam. Vespert., Moloss., Noctil.).....	4
	- FME sur un des harmoniques (sonorité bitonale; fam. Emball., Mormoop.).....	9
4.	- Structure de signal QFC/FM , parfois alterné avec QFC.....	5
	- Structure de signal QFC ou FM, alternance de signaux décalés en fréquence.....	6
	- Structure de signal QFC ou FM aplanie, pas d'alternance de signaux décalés en fréquence.....	7
	- Structure de signal FM montante/QFC , pas d'alternance de signaux décalés en fréquence.....	8
5.	a. FME de la QFC = 68 à 76 kHz.....	<i>Noctilio albiventris</i>
	b. FME de la QFC = 53 à 61 kHz.....	<i>Noctilio leporinus</i>
	c. FME de la QFC = 43 kHz.....	<i>Molossus rufus</i>
	d. FME de la QFC = 38 kHz.....	<i>Molossus molossus</i>
6.	a. FME QFC basses 29 à 32 kHz (phase de croisière).....	<i>Molossus barnesi</i>
	b. FME QFC basses 36 à 39; LB < 2 kHz (phase de croisière).....	<i>Molossus molossus</i>
	c. FME QFC moyennes 29 à 33; LB < 3 kHz (phase de croisière).....	<i>Molossus rufus</i>
	d. FME QFC basses 27 à 30; LB > 5 kHz (phase de croisière).....	<i>Cynomops planirostris</i>
	e. FME QFC moyennes 28 à 33; LB 3 à 8 kHz (phase de croisière).....	<i>Cynomops paranus</i>
	f. FME QFC moyennes 28 à 38; LB 6 à 12 kHz (phase de croisière).....	<i>Cynomops abrasus</i>
	g. FME QFC moyennes 20 à 36 kHz.....	<i>Eumops auripendulus</i>
7.	a. FM / [QFC courte, parfois à peine amorcée]; FT sur 53 kHz.....	<i>Myotis cf riparius</i>
	b. FM / [QFC courte, parfois à peine amorcée]; FT sur 47 kHz.....	<i>Myotis nigricans</i>
	c. FM aplanie; FME partie QFC sur 35 à 45 kHz.....	<i>Eptesicus furinalis</i>
	d. FM aplanie; FME partie QFC sur 28 à 35 kHz.....	<i>Eptesicus chiriquinus</i>
8.	- FME = 29 kHz.....	<i>Promops centralis</i>
9.	- Structure de signal FC/FM.....	10
	- Structure de signal FC/FM/FC.....	11
	- Structure de signal QFC plane ou convexe, alternance de signaux décalés en fréquence.....	12
	- Structure de signal QFC plane ou convexe, pas d'alternance de signaux décalés en fréquence:.....	13
	- Structure de signal FM abrupte, avec H1 terminée par très courte QFC; FME = 122 kHz.....	<i>Natalus tumidirostris</i>
10.	a. Durée de la partie FC > 20 ms; FME H1 = 52 à 60 kHz.....	<i>Pteronotus aff. rubiginosus</i>
	b. Durée de la partie FC < 20 ms; FME H1 = 96 à 98 kHz.....	<i>Rhynchonycteris naso</i>
	c. Durée de la partie FC < 20 ms; alt. avec QFC; FME H2 = 38,5 kHz.....	<i>Lonchorina inusitata</i>
11.	a. FME (H1) de la FC initiale 69 à 83 kHz.....	<i>Pteronotus personatus</i>
	b. FME (H1) de la FC initiale 55 kHz.....	<i>Pteronotus gymnotus</i>

12. a. Alternance de 3 signaux ; FME H1 = 26, 29, 32 kHz *Cormura brevisrostris**
 * parfois seuls les 2 signaux moyen et haut, voire le moyen seul (transit milieu ouvert) sont utilisés
 b. Alternance de 2 signaux ; FME H1 = 47-49 et 49-52 kHz *Sacopteryx leptura*
 c. Alternance de 2 signaux ; FME H1 = 41-42 et 43-44 kHz *Sacopteryx bilineata*
 d. Alternance de 2 signaux ; FME H1 = 26,5 et 30,6 kHz *Diclidurus albus/scutatus*
 e. Alternance de 2 signaux ; FME H1 = 19,5 et 22 kHz *Diclidurus ingens*
13. a. FME H1 = 60 kHz *Pteronotus personatus*
 b. FME H1 = 53,8 à 55,8 kHz *Sacopteryx gymnura*
 c. FME H1 = 52,3 à 54,3 kHz *Sacopteryx canescens*
 d. FME H1 = 42,1-43,9 kHz *Peropteryx trinitatis*
 e. FME H1 = 41-42 kHz *Centronycteris maximiliani*
 f. FME H1 = 37-39 kHz *Peropteryx macrotis*
 g. FME H1 = 34-36 kHz *Cyttarops alecto*
 h. FME H1 = 29-32,3 kHz *Peropteryx kappleri*
 i. FME H1 = 26,5 kHz *Diclidurus albus/scutatus*
 j. FME H1 = 19,5 kHz *Diclidurus ingens*
14. - Répartition temporelle de la FME homogène entre fond. et harm. (sonorité sifflée) 15
 - Répartition temporelle de la FME (fond., H1, H2 ou H3) hétérogène entre fond. et harm. (sonorité nasillarde) *Phyllostomidae sp.*
15. a. Amorce explosive, FME (fond. ou H1) entre 47 et 59 kHz *Thyroptera spp.*
 b. Absence de pic d'énergie, FME (fond.) entre 70 et 100 kHz *Ametrida centurio*
 c. Claquement final, FME (H1 ou H2) entre 60 et 90 kHz *Micronycteris spp.*
 d. Absence de pic d'énergie, FME (fond.) entre 130 et 170 kHz *Furipterus horrens*

noms en gras : d'après enregistrements issus de capture ou observations visuelles fiables ;

noms en noir : d'après enregistrements en aveugle, croisés avec bibliographie avec mesures de FME ;

nom souligné : d'après enregistrements en aveugle, croisés avec bibliographie sans mesures précises.

Aide à l'identification morphologique :

Le détecteur d'ultrasons est un outil précieux lors de la réalisation d'inventaires pour des groupes d'espèces bien documentées sur le plan acoustique, et dont le recouvrement interspécifique laisse des possibilités de diagnose. Nous avons vu que pour la famille des Phyllostomidés, riches en espèces acoustiquement homogènes, les inventaires sur le terrain se limiteront le plus souvent à une identification au niveau de la famille. Il existe cependant des différences de sonar au niveau du genre qui peuvent être exploitées lors d'inventaires par capture, lorsque l'individu examiné laisse un doute sur son appartenance spécifique uniquement sur la base de critères morphologiques. L'enregistrement d'un individu relâché peut parfois permettre de trancher au sein d'un complexe morphologique. C'est ainsi que lors de la session de capture aux Nouragues en 2009, deux cas intéressants se sont présentés :

- 1) *Choeroniscus* sp.: plusieurs individus appartenant à ce genre ont été capturés à Saut Pararé et ont été attribués tantôt à *C. minor*, tantôt à *C. godmani*, sans certitude absolue. Les enregistrements réalisés lors des relâchés ont permis de confirmer les identifications par défaut: les individus formaient deux catégories bien distinctes de structures et de fréquences, en cohérence avec la distinction faite au niveau morphologique (Fig. 44a, b).

- 2) *Micronycteris* sp.: l'unique individu du genre *Micronycteris* capturé en 2009 l'a été près de la grotte Tapir, et son examen morphologique a laissé un doute entre *M. cf. microtis* et *M. brosetti*. Or l'enregistrement réalisé lors du relâché a révélé des caractéristiques différentes (sonorité, répartition de l'énergie, durée des signaux) de celles de l'individu enregistré à Lucifer en 2006, attribué sans aucun doute à *M. cf. microtis*. Les deux premiers critères, d'ordre structurel, sont généralement stables et permettent de retenir l'hypothèse d'une appartenance à *M. brosetti* comme probable.

Ces deux exemples illustrent l'importance d'associer les critères acoustiques dans toute identification d'une espèce appartenant à un complexe, d'autant que les récentes études génétiques ont étendu la liste des espèces potentielles en Guyane (BORISENKO *et al.*, 2008; CLARE *et al.*, 2006), entraînant une circonspection accrue sur de nombreux taxons.

REMERCIEMENTS

Les missions 2006, 2009 et 2011 étaient organisées par l'ONF, avec des fonds propre à l'ONF et des fonds de la DEAL Guyane. Nous n'aurions pu réaliser tous nos enregistrements sans la disponibilité et les compétences des naturalistes du Groupe Chiroptères de Guyane ayant

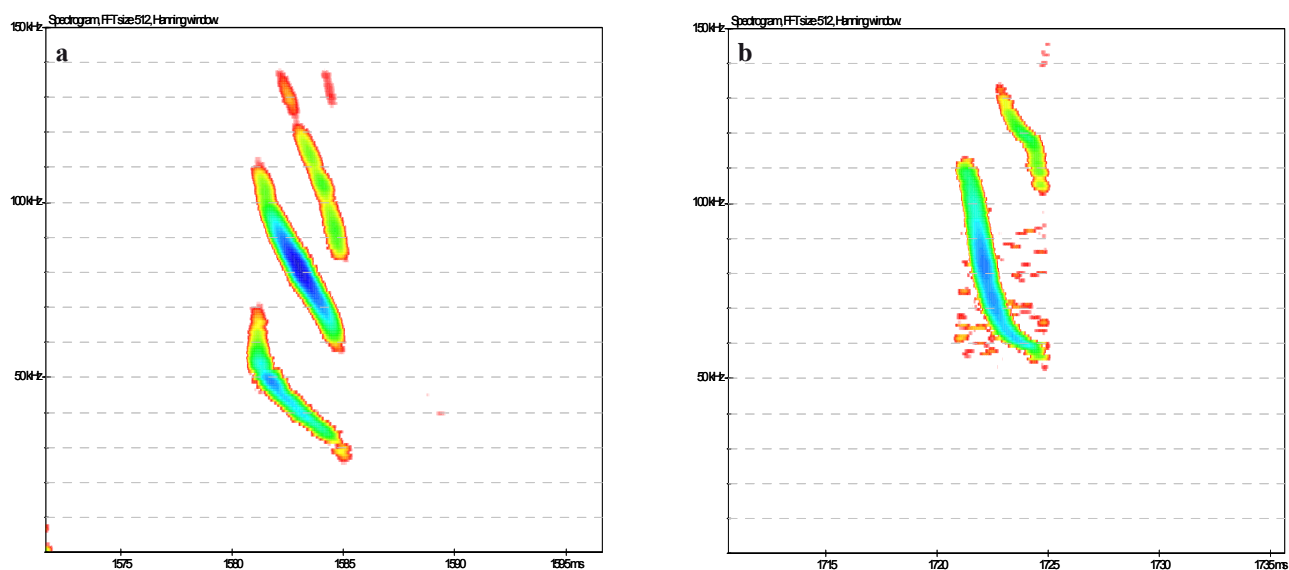


Fig. 44a, b: Spectrogrammes de signaux du genre *Choeronicus*; respectivement à gauche et à droite: individus classés (sans certitude) *C. godmani* et *C. minor* par l'examen morphologique. Les différences de sonar sont déterminantes, puisque les FME peu éloignées (81 *versus* 72 kHz) correspondent à des composants du signal différents (harmonique 1 *versus* fondamental); échelle des X = 25 ms; échelle des Y = 150 kHz.

assuré les nuits ou soirées de capture et l'identification morphologique des chiroptères: Clément Cambrezy, Anya Cockle-Bétian, Thomas Luglia, Sophie Maillé, Vincent Pelletier, Kévin Pineau, Sylvain Uriot. Merci à Marco Ravachol pour son aide précieuse lors de l'accès en bateau au marais de Kaw, à Allowen Evin (2006) et à Julien Tranchard (2009) pour leur assistance aux enregistrements. Merci à Matthias Fernandez, technicien de la station du CNRS de Saut Pararé, et à Pierre Terret, de l'AGEP. Le CNRS nous a permis de travailler en 2009 dans les meilleures conditions possibles en nous accueillant dans ses locaux de Saut Pararé (réserve nationale des Nouragues) et de Matoury. Merci à Stéphane Aulagnier, au Muséum d'Histoire naturelle de Genève et à François Catzeflis (qui a aussi effectué une relecture pertinente du manuscrit) pour l'envoi de références bibliographiques. Enfin merci à la Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères de continuer à rassembler et valoriser les compétences au sein de ses groupes thématiques.

RÉSUMÉ

Une banque de données acoustiques (expansion de temps x 10) sur les chiroptères de Guyane est en cours de constitution depuis 2001. Une synthèse des possibilités actuelles d'identification spécifique (analyses auditive et informatique) est proposée, concernant les 80 taxons actuellement enregistrés. Une certaine unité structurelle des systèmes sonar est observé au sein de chacune des

huit familles étudiées. Les Noctilionidés, Thyroptéridés, Furiptéridés, Emballonuridés, Mormoopidés, Vespertilionidés et Molossidés présentent des possibilités avérées ou prometteuses d'identification acoustique fiable. Les Phyllostomidés constituent, malgré un grand nombre d'espèces et leur forte disparité écologique, un cas étonnant d'unité acoustique qui nuit à leur diagnose.

BIBLIOGRAPHIE

- AGUIRRE, L.F. (Ed.) 2007. *Historia natural, Distribution y conservación de los Murciélagos de Bolivia*. Editorial: Centro de Ecología y Difusión Simon I. Patino. Santa Cruz, Bolivia. 416 pp.
- AHLEN, I. 1981. *Identification of Scandinavian bats by their sounds*. Swed. Univ. Agric. Sc. - Dep. Wild. Ecol. Rapport 6, 58 pp.
- AHLEN, I. 1990. *Identification of bats in Flight*. Swed. Soc. Cons. Nat. & Swed. Youth Ass. Env. Stud. & Cons., 50 pp.
- BARATAUD, M. 1996. *Ballades dans l'in audible; identification acoustique des chiroptères de France*. Sittelle, Mens. 2 CD + livret 47 pp.
- BARATAUD, M. 2002. *Méthode d'identification acoustique des chiroptères de France*. Sittelle, Mens. CD + livret 14 pp.
- BARATAUD, M. 2012. *Ecologie acoustique des chiroptères d'Europe. Identification des espèces, études de leurs habitats et comportements de chasse*. Biotope, Mèze; Muséum national d'histoire naturelle, Paris (collection Inventaires et biodiversité), 340 p.
- BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2009. *Identification et écologie acoustique des chiroptères de La Réunion*. Rapport d'étude. 61 pp.

- BARATAUD, M., S. GIOSA, L. TILLON & A. EVIN. 2006. Etude acoustique des chiroptères de Guyane Française; mission du Plateau de Lucifer, automne 2006. Rapport 17 pp. + annexes 76 pp.
- BARATAUD, M., F. LEBLANC & S. GIOSA. 2007. Etude acoustique des chiroptères de Guadeloupe; mission de recherche, 21 février – 14 mars 2007. Rapport 16 pp. + annexes 55 pp.
- BARATAUD, M., S. GIOSA, G. ISSARTEL & J. JEMIN. 2011. Bio-évaluation des forêts de Martinique par l'étude de l'activité des guildes de chiroptères; synthèse 2008-2011. Rapport d'étude. 30 pp.
- BOGDANOWICZ, W., R.D. CSADA & M.B. FENTON. 1997. Structure of noseleaf, echolocation, and foraging behavior in the Phyllostomidae (Chiroptera). *Journal of Mammalogy* 78 (3): 942-953.
- BORISENKO, A.V., B.K. LIM, N.V. IVANOVA, R.H. HANNER & P.D.N. HEBERT. 2008. DNA barcoding in surveys of small mammal communities: a field study in Suriname. *Molecular Ecology Resources* 8: 471-479.
- BRAUN, J. K., Q. D. LAYMAN & M. A. MARES. 2009. *Myotis albescens* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Mammalian Species*: 1-9. doi:10.1644/846.1.
- CATZEFLIS, F., M. DEWYNTER & K. PINEAU. 2013. Liste taxonomique commentée des chiroptères de Guyane. *Le Rhinolophe* 19: 89-102.
- CHARLES-DOMINIQUE, P., A. BROSSET & S. JOUARD. 2001. Les chauves-souris de Guyane. MNHN, *Patrimoines naturels* 49: 172 pp.
- CLARE, E.L., B.K. LIM, M.D. ENGSTROM, J.L. EGER & P.D.N. HEBERT. 2006. DNA barcoding of Neotropical bats: species identification and discovery within Guyana. *Molecular Ecology Notes*. doi: 10.1111/j.1471-8286.2006.01657.x.
- COCKLE-BETIAN, A. 2006. Etude des chiroptères du Plateau Lucifer. Rapport de missions. 33 pp.
- DAVALOS, L.M. 2006. The geography of diversification in the mormoopids (Chiroptera: Mormoopidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 88: 101-118.
- FENTON, M.B. & G.P. BELL. 1981. Recognition of species of insectivorous bats by their echolocation calls. *Journal of Mammalogy* 62: 233-243.
- FENTON, M.B., S. BOUCHARD, M.J. VONHOF & J. ZIGOURIS. 2001. Time-expansion and zero-crossing period meter systems present significantly different views of echolocation calls of bats. *Journal of Mammalogy* 82 (3): 721-727.
- GOULD, E. 1976. Echolocation and communication. In: BAKER, R.J., J.K.Jr. JONES & D.C. CARTER (ed.). *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*. Part II. *Special publications of the Museum Texas Tech University*. Texas Tech Press, Lubbock. 13: 247-279.
- JUNG, K., E.K.V. KALKO & O.V. HELVERSEN. 2007. Echolocation calls in Central American emballonurid bats: signal design and call frequency alternation. *Journal of Zoology* 272: 125-137.
- KALKO, E.K.V. 1995. Echolocation signal design, foraging habitats and guild structure in six neotropical Sheath-tailed bats (Emballonuridae). *Symposium of the Zoological Society of London* 62: 259-273.
- KALKO, E.K.V. & H.U. SCHNITZLER. 1998. Echolocation and foraging behavior of the lesser bulldog bat, *Noctilio albiventris*: preadaptations for piscivory? *Behavioural Ecology and Sociobiology* 42: 305-319.
- KIRSH, R. & F. LEBLANC. 2003. Etude éco-éthologique des chauves-souris «vampires» dans l'agglomération de Cayenne (Guyane Française). Précisions sur la bioacoustique des espèces «vampires» *Desmodus rotundus* et *Diaemus youngi*. Rapport d'enquête SFPEM / AFSSA. 50 pp.
- LARSEN, R.J., M.C. KNAPP, H.H. GENOWAYS, F.A.A. KHAN, P.A. LARSEN, D.E. WILSON & R.J. BAKER. 2012. Genetic Diversity of Neotropical *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae) with an Emphasis on South American Species. *PLoS ONE* 7(10): e46578. doi:10.1371/journal.pone.0046578.
- LEBLANC, F. 2002. Caractérisation des cris ultrasonores des chiroptères de Guyane. Rapport D. E. R., Université de Limoges. 58 pp. + annexes 96 pp.
- LEBLANC, F. 2005. First elements to recognize Bats of French Guiana by their calls in the field. *Le Rhinolophe* 17: 63-77.
- MORATELLI, R. & J.A. DE OLIVEIRA. 2011. Morphometric and morphological variation in South American populations of *Myotis albescens* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Zoologia* 28 (6): 789-802.
- MILLER, L.A. & H.J. DEGN. 1981. The acoustic behavior of four species of vespertilionid bats studied in the field. *Journal of Comparative Physiology* 142: 67-74.
- MURRAY, K.L., E.R. BRITZKE & L.W. ROBBINS. 2001. Variation in search-phase calls of bats. *Journal of Mammalogy* 82 (3): 728-737.
- NEUWEILER, G. 1989. Foraging ecology and audition in echolocating bats. *Trends in Ecology & Evolution* 4: 160-166.
- PIERSON, E.D., W.E. RAINEY & C. CORBEN. 2006. Distribution and status of western red bats (*Lasiurus blossevillii*) in California. Calif. Dept. Fish and Game, Habitat Conservation Planning Branch, Species Conservation and Recovery Program Report 2006-04, Sacramento, CA, 45 pp.
- PORTER, C.A., S.R. HOOFFER, C.A. CLINE, F.G. HOFFMANN & R. J. BAKER. 2007. Molecular phylogenetics of the phyllostomid bat genus *Micronycteris* with descriptions of two new subgenera. *Journal of Mammalogy* 88 (5): 1205-1215.
- PYE, J.D. 1980. Echolocation signals and echoes in air. In: BUSNEL R.G. & J.F. FISH (ed.). *Animal sonar systems*. Plenum Press, New York: 309-333.
- RATCLIFFE, J.M., L. JAKOBSEN, E.K.V. KALKO & A. SURLYKKE. 2011. Frequency alternation and an offbeat rhythm indicate foraging behavior in the echolocating bat, *Saccopteryx bilineata*. *Journal of Comparative Physiology A* 197 (5): 413-423.
- SIEMERS, B.M., E.K.V. KALKO & H.U. SCHNITZLER. 2001. Echolocation behavior and signal plasticity in the Neotropical bat *Myotis nigricans* (Schinz, 1821) (Vespertilionidae): a convergent case with European species of *Pipistrellus*? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50: 317-328.
- SIEMERS, B.M. & H.U. SCHNITZLER. 2004. Echolocation signals reflect niche differentiation in five sympatric congeneric bat species. *Nature* 429: 657-661.
- SILES, L., D. PEÑARANDA, J.C. PEREZ-ZUBIETA & K. BARBOZA. 2005. Los murciélagos de la ciudad de Cochabamba. *Revista Boliviana de Ecología y conservación Ambiental* 18: 51-64.
- SIMMONS, J.A. & R.A. STEIN. 1980. Acoustic imaging in bat sonar: echolocation signals and the evolution of echolocation. *Journal of Comparative Physiology* 135A: 61-84.

- SIMMONS, N.B. & R.S. VOSS. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana: a neotropical lowland rainforest fauna. Part 1. Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 237: 219 pp.
- SMOTHERMAN, M. & A. GUILLÉN-SERVENT. 2008. Doppler-shift compensation behavior by Wagner's mustached bat, *Pteronotus personatus*. *Journal of the Acoustical Society of America* 123 (6): 4331-4339.
- STADELMANN, B., L.K. LIN, T.H. KUNZ & M. RUEDI. 2007. Molecular phylogeny of New World *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) inferred from mitochondrial and nuclear DNA genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43: 32-48.
- VELAZCO, P.M., A.L. GARDNER & B.D. PATTERSON. 2010. Systematics of the *Platyrrhinus helleri* species complex (Chiroptera: Phyllostomidae), with descriptions of two new species. *Zoological Journal of the Linnean Society* 159: 785-812.
- WHITE, E. P. & S. D. GEHRT. 2001. Effects of recordings media on echolocation data from broadband bat detectors. *Wildlife Society Bulletin* 29 (3): 97.

Manuscrit soumis le 10 mai 2011

Accepté le 3 septembre 2012

Identification et écologie acoustique des chiroptères de La Réunion

Michel Barataud & Sylvie Giosa

Colombeix F-23400 Saint-Amand-Jartoudeix, France ; courriel : michel.barataud1@orange.fr

Abstract: Acoustic identification and ecology of La Reunion bats. Four species of microbats have historically been known to occur in La Réunion Island, part of the Mascarene archipelago in the Indian Ocean. Two of them, *Mormopterus francoismoutoui* (Molossidae) and *Taphozous mauritanus* (Emballonuridae), are still widely distributed, but the other two have not been recorded since the first mentions in the early 19th century. These are *Scotophilus borbonicus* (Vespertilionidae), and *Boryptera alba* (Bory's White Bat), the family of which has never been determined.

In this paper, echolocation calls of *M. francoismoutoui* and *T. mauritanus* are described and interpreted in terms of species likely acoustic ecology. Species identification using a bat detector is easy. Sonar characteristics show a very high plasticity in the former species, and suggest a high level of foraging specialisation in the latter.

The use of several foraging habitats has been analysed and gives informations on the ecological niche of both species.

During field surveys, two acoustic types distinct from *M. francoismoutoui* and *T. mauritanus* have been recorded. One of them is very similar to those of African and Malagasy *Scotophilus*, and may belong to *S. borbonicus*.

Keywords: echolocation, *Mormopterus francoismoutoui*, *Taphozous mauritanus*, *Scotophilus borbonicus*, Mascarenes.

INTRODUCTION

L'île de La Réunion est située dans l'archipel des Mascareignes, à environ 800 km à l'est de Madagascar. Elle est caractérisée par une faible superficie (2500 km²), un volcanisme actif depuis plus de deux millions d'années expliquant un relief très accentué (culminant à 3069 m), un fort taux d'endémisme, et une présence humaine forte (plus de 800 000 habitants) à l'origine de nombreux bouleversements dans les compositions floristiques et faunistiques.

Sa faune chiroptérologique (seuls mammifères indigènes) est un bon reflet des perturbations humaines depuis le XVII^e siècle... Deux espèces de mégachiroptères étaient présentes: *Pteropus niger* et *Pteropus subniger*; la première a disparu vers 1750 et la seconde vers 1850, victimes de la chasse pour leur chair. Sur les quatre espèces de microchiroptères historiquement observées, deux n'ont plus été revues depuis leurs premières mentions en 1803 et 1804, sans qu'aucune explication satisfaisante n'ait pu être apportée (autre que la quasi-disparition de certains habitats de basse altitude) (MOUTOU, 1982; PROBST, 2002). Malgré l'effort important de synthèse réalisé par MOUTOU (1982), l'inventaire réalisé par ISSARTEL (2004), et les nombreuses observations effectuées par Probst (comm. pers.) depuis presque vingt ans, aucune donnée certaine n'est venue étayer l'existence de deux espèces: *Scotophilus borbonicus* et la «chauve-souris blanche de Bory *Boryptera alba*», ainsi nommée par PROBST (2002).

L'analyse des émissions ultrasonores ayant montré depuis quelques années ses performances en matière d'inventaires, le Parc National de La Réunion et la Brigade Nature de l'Océan Indien ont organisé une mission d'étude acoustique en mars 2009.

Les objectifs de cette mission étaient les suivants :

1. recueillir les données sonores et comportementales nécessaires à l'établissement d'une diagnose acoustique fiable entre les deux espèces de microchiroptères de la Réunion: le Molosse de La Réunion et le Taphien de Maurice ;
2. réaliser un maximum de points d'écoute dans de nombreux habitats, dans l'espoir de récolter des séquences sonores situées en dehors du répertoire acoustique des deux espèces ci-dessus, afin de fournir des indices de présence et des pistes de recherche des deux autres espèces de microchiroptères non notées sur l'île depuis le début du XIX^e siècle ;
3. quantifier l'activité des espèces présentes sur leurs terrains de chasse, afin d'ébaucher une évaluation de l'attractivité des habitats de l'île pour les chiroptères.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Emissions ultrasonores

Les méthodes utilisées dans cette étude s'inspirent d'un programme sur l'identification acoustique des chiroptères, mené depuis 1988 en Europe (BARATAUD,

1996, 2002a, 2012) et appliqué depuis 2006 en Guyane et aux Antilles françaises (BARATAUD *et al.*, 2007, 2012c).

Identification acoustique

Chaque espèce a été enregistrée dans des conditions de vol correspondant à une activité normale. Le comportement de l'animal, son environnement et sa position par rapport aux obstacles les plus proches ont été notés au moment précis de l'enregistrement des séquences sonores.

La collecte des données a été réalisée grâce à des détecteurs d'ultrasons hétérodyne/expansion de temps Pettersson D980 (couplé avec un enregistreur Minidisc Sony™) et D1000X (Pettersson Elektronik AB™).

Pour chaque espèce, le maximum de séquences a été recueilli dans plusieurs circonstances de vol. Tous les signaux collectés (expansion x 10) ont fait l'objet de deux types d'analyse :

Analyse auditive

- 1) Pour chaque signal, les critères pris en compte sont : la structure (caractéristiques de l'évolution de la fréquence en fonction du temps), la sonorité et la répartition de l'énergie au sein du signal (présence et emplacement d'un éventuel pic d'énergie audible).
- 2) Pour la séquence complète, une éventuelle variation de rythme (régularité et récurrence) a été mise en relation avec une éventuelle variation de structure audible des signaux et avec le comportement de l'individu (distance aux obstacles, ...).

Analyse informatique (logiciel BatSound, Pettersson Elektronik AB™)

- 1) Pour chaque signal, les critères pris en compte sont : la durée totale du signal (fondamental et harmoniques), la durée d'une éventuelle partie en fréquence constante (FC) ou Quasi FC (QFC), la fréquence de cette partie FC, la fréquence de début (FI) de l'harmonique (H) contenant le plus d'énergie, la fréquence terminale (FT) de l'harmonique contenant le plus d'énergie, la largeur de bande de fréquences (LB) de l'harmonique contenant le plus d'énergie, la fréquence du maximum d'énergie (FME) du fondamental et des trois premiers harmoniques. 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). Pour les parties de signaux FC ou QFC, les mesures sont réalisées de la même façon, mais 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.
- 2) Pour la séquence complète, les variations de rythme (régularité et récurrence) ont été précisées par la

mesure de la durée de chaque intervalle (signal compris, en ms).

Les signaux ont ensuite été regroupés par types (toutes espèces confondues) en fonction de leurs degrés de convergence structurelle. Puis, pour chaque espèce, les conditions environnementales (notées sur le terrain) se rapportant à chaque type de signal ont été examinées, et ont fait l'objet d'une comparaison interspécifique pour évaluer le recouvrement des couples "comportement acoustique / comportement de vol".

Afin de tenter une corrélation standardisée entre le critère de récurrence des signaux au sein d'une séquence et le comportement de l'animal (distance aux obstacles et/ou intérêt de l'individu pour son environnement), les mesures d'intervalles de temps entre signaux ont été mises en relation avec les types de comportements notés sur le terrain. L'objectif était d'associer des classes de distance aux obstacles à des classes d'intervalles entre signaux, afin de pouvoir corrélérer ces dernières aux types de structures acoustiques.

Relevés quantitatifs de l'activité

L'unité de quantification de l'activité est le contact acoustique. Un contact correspond à un ou plusieurs signaux sonar ou sociaux émis par un chiroptère ; un long train de signaux émis par un même individu et capté en continu est comptabilisé comme un contact toutes les tranches pleines de cinq secondes ; plusieurs individus d'une même espèce audibles en simultané sont comptés comme autant de contacts (à concurrence de 3 à 5 individus séparables en hétérodyne). Le type d'activité (chasse, transit, social) est apprécié d'après la structure des signaux et le rythme des séquences (BARATAUD, 2012).

Deux observateurs minimum ont effectué des relevés acoustiques lors de séances d'écoute débutant dès le crépuscule ou peu après. Nos temps d'écoute variaient de 10 min (le long de transects à pied) à 1h (en poste fixe), la durée optimale pour un point d'écoute associant inventaire qualitatif et évaluation quantitative étant de 10 à 45 minutes selon la diversité spécifique présente sur le site d'étude (ARCHAUX, 2008).

Les contacts, selon le comportement acoustique plus ou moins discriminant de l'animal, et la qualité de réception (durée, intensité) étaient attribués à une espèce, un genre ou à un chiroptère indéterminé. Dans la mesure du possible, les contacts étaient identifiés instantanément ; pour les plus complexes, ils étaient enregistrés en expansion de temps et identifiés ultérieurement par analyses auditive et informatique combinées. Les contacts étaient également rattachés à une sélection de variables environnementales correspondant à la station d'écoute, pour permettre de corrélérer les indices d'activité (n. de contacts/heure) avec les habitats inventoriés.

Seize soirées d'écoute au détecteur sur le terrain ont pu être menées entre le 17 mars et le 2 avril dans des conditions météorologiques bonnes à convenables

(seules les soirées du 21 mars au volcan : pluie faible et brouillard – et du 25 mars à la Plaine des Cafres : $T = 6^{\circ}\text{C}$ – ont eu des résultats peut-être biaisés par la météo).

Les sites retenus par l'équipe du PNRUN et de la BNOI offraient à la fois une bonne diversité de milieux et d'altitude, et une bonne répartition géographique (voir Fig. 1). Au total ce sont 122 stations qui ont été inventoriées, dont 121 qui ont fait l'objet d'une quantification de l'activité.

2. Captures au filet :

Durant les trois premières soirées [rivière Sainte-Suzanne (Sainte-Suzanne); rivière des Galets et ravine Bernica (Saint-Paul)], des filets ont été posés grâce à la collaboration et au matériel d'Amélie Desvars, de Thomas Duval et d'Eric Buffard (détenteurs d'autorisations de

captures temporaires). Ces séances de capture ont permis la capture de deux individus de *Taphozous mauritanus* et de sept individus de *Mormopterus francoismoutoui*. Des captures supplémentaires réalisées en avril 2009 par E. Buffard, A. Desvars, T. Duval et S.G. Roué ont permis d'augmenter l'échantillonnage sur *Mormopterus francoismoutoui* (62 individus sur différents sites de La Réunion) et de fournir des données biométriques sur *M. acetabulosus* (30 ind. sur différents sites de Maurice). Les relevés biométriques de l'avant-bras (AB), du 3^e doigt (D3), du 5^e doigt (D5) et du poids (P) effectués (LEBOULENGER *et al.*, 1990) ont permis des calculs de morphologie alaire (BLOOD & MC FARLANE, 1988) pour une comparaison avec d'autres espèces dont l'écologie est connue : indice alaire $[(AB+D3)/D5]$; surface alaire en mm^2 $[(AB \times D5) + (D3 \times D5)/2] \times 2$; charge alaire en kg/m^2 $[(\text{poids}/\text{surface alaire}) \times 1000]$.

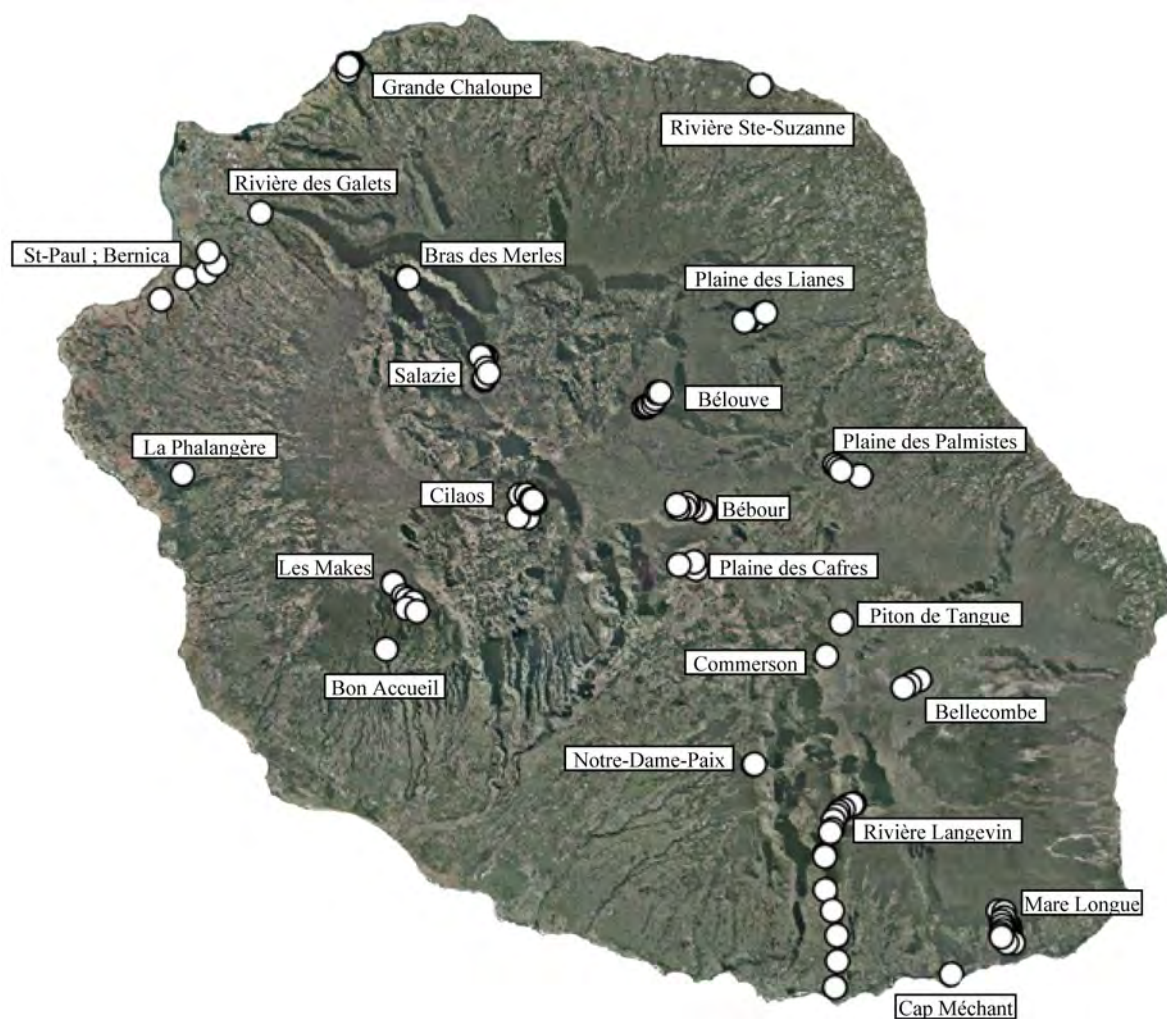


Fig. 1: Localisation des écoutes au détecteur d'ultrasons réalisées entre le 17 mars et le 1^{er} avril 2009, sur fond cartographique 1/25000^e de l'IGN (avec l'aimable autorisation du PN de La Réunion).

RESULTATS ET COMMENTAIRES

1. Identification acoustique

Près de 200 séquences sonores ont été recueillies, chacune d'une durée réelle variant de 3 à 90 secondes (= 30 s à 15 min. en expansion de temps). Plusieurs milliers de signaux ont ainsi été stockés (en majorité de *M. francoismoutoui*). Toutes les séquences ont fait l'objet d'une analyse auditive, puis 423 signaux (Tableau 1) ont été sélectionnés par leur capacité à représenter la variabilité intraspécifique, puis analysés sur logiciel. Les Figures 2 et 3 illustrent les types de structures utilisés par le Molosse de La Réunion et le Taphien de Maurice, et le Tableau 2 en dresse la liste, avec les circonstances d'utilisation pour chaque espèce.

Très rapidement il s'est avéré aisé de distinguer sur le terrain (en hétérodyne, si besoin confortée par l'expansion

de temps) *T. mauritanus* de *M. francoismoutoui*, par une combinaison de critères comme la structure, la sonorité (Tableau 2) et la fréquence du maximum d'énergie.

Parfois en milieu très ouvert, le fondamental des signaux QFC du Taphien est très atténué et n'apparaît pas sur un spectrogramme, d'où une confusion possible. Le recours à la densité spectrale sera souvent précieux pour mettre en évidence un fondamental faible (Fig. 4).

Le Tableau 3 donne les valeurs moyennes des mesures réalisées sur les signaux de ces deux espèces, et d'un type acoustique s'avérant différent (voir section suivante). Les signaux du molosse sont très variables selon le type d'environnement de vol; aussi les moyennes indiquées n'ont pas de valeur diagnostique, et le recours aux distributions (Fig. 6) est indispensable.

La clé en fin de chapitre récapitule les critères d'identification acoustique.

Tableau 1 : Nombre de signaux analysés sur informatique, par espèces et par catégories de structures ; QFC = quasi fréquence constante ; FM = fréquence modulée.

Famille	Espèce	N. séquences analysées	QFC	FM	QFC / FM	FM montante / QFC	TOTAL signaux analysés
Molossidae	<i>Mormopterus francoismoutoui</i>	63	77	176			253
Emballonuridae	<i>Taphozous mauritanus</i>	9	39		18		57
?	Chiroptera sp1	8	60	61			121
?	Chiroptera sp2	1				4	4
TOTAL	4	81	176	237	18	4	435

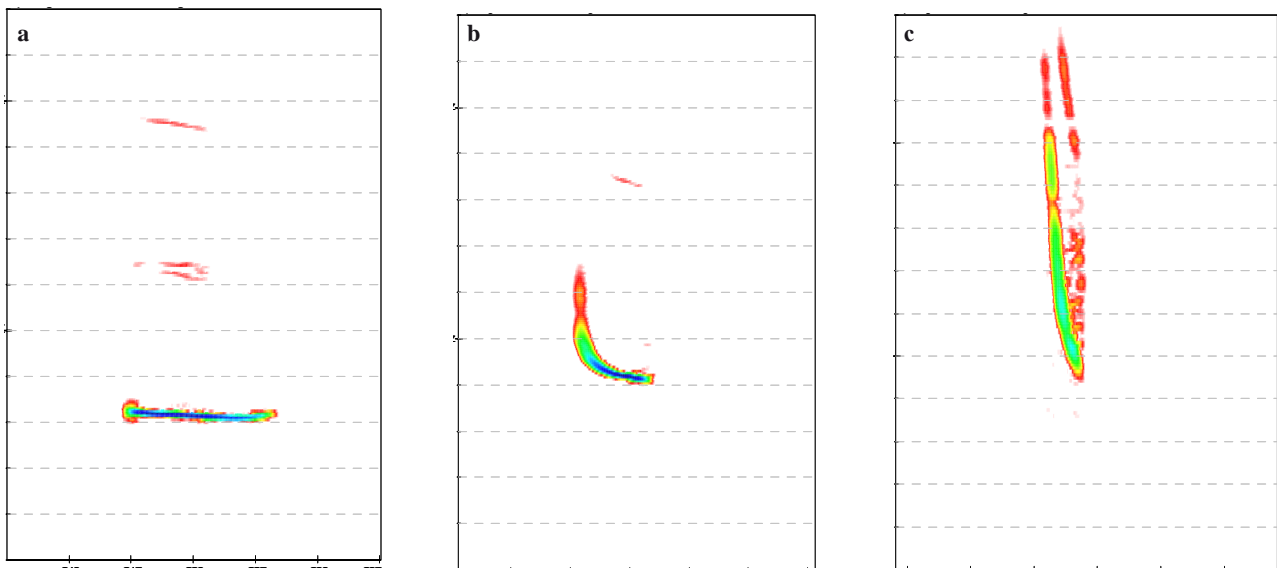


Fig. 2a, b, c : Spectrogrammes de signaux de *M. francoismoutoui* de différentes structures : de gauche à droite : QFC = quasi fréquence constante ; FM/QFC = fréquence modulée/ quasi fréquence constante ; FM abrupte. Ces structures sont adaptées à la collecte d'informations associées aux différents milieux de vol : milieu ouvert (QFC), lisière (FM/QFC) et milieu fermé (FM). Echelle des axes : X = 30 ms ; Y = 120 kHz.

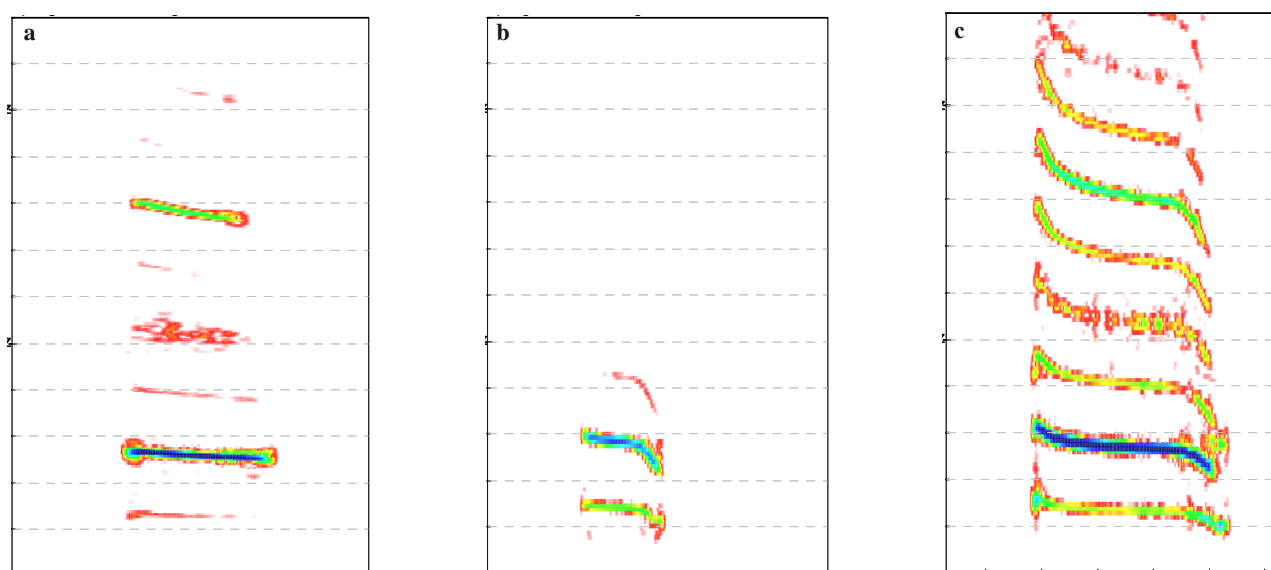


Fig. 3a, b, c: Spectrogrammes de signaux de *T. mauritanus* de différentes structures : de gauche à droite :

QFC : vol de croisière en milieu ouvert (noter la présence du fondamental à peine marqué – trait fin – sous l’harmonique 1 qui lui est très intense) ; QFC/FM : phase d’approche d’obstacles ; FM/QFC/FM : phase de croisière non loin d’obstacles. Echelle des axes : X = 30 ms ; Y = 120 kHz.

Tableau 2 : Types de structures utilisées par les espèces, avec les sonorités (appréciables lors de l’écoute des signaux en expansion de temps x10) et les types de vol correspondants.

Structures	Sonorité	Espèces	Milieus de vol ; activité
QFC	sifflée	<i>Mormopterus francoimoutoui</i>	ouvert ; chasse ou transit
	sifflée	Chiroptera sp1	ouvert ; chasse ou transit
	bitonale	<i>Taphozous mauritanus</i>	ouvert ; chasse ou transit
FM	sifflée	<i>Mormopterus francoimoutoui</i>	sous-bois et approche
	bitonale	<i>Taphozous mauritanus</i>	phase approche ou capture
FM / QFC ou FM aplanie	sifflée	<i>Mormopterus francoimoutoui</i>	lisière ; approche
	sifflée	Chiroptera sp1	lisière ; approche
QFC / FM	bitonale	<i>Taphozous mauritanus</i>	lisière ; approche
FM / QFC / FM	bitonale	<i>Taphozous mauritanus</i>	lisière
FM montante / QFC	sifflée	Chiroptera sp2	ouvert ; chasse ou transit

Tableau 3 : Résultats des mesures (moyennes et écarts-types) effectuées sur les signaux de trois taxons ; durées en ms, fréquences en kHz. Légende : FI : fréquence initiale ; FT : fréquence terminale ; LB : largeur de bande ; FME : fréquence du maximum d’énergie ; fond. : fondamental ; H1 : harmonique 1.

Espèces	N. signaux analysés	Durée	FI	FT	LB	FME fond.	FME H1
<i>Mormopterus francoimoutoui</i>	253	7,3 ± 3	64 ± 24,3	41,5 ± 6,1	24 ± 22,1	45 ± 8,1	
<i>Taphozous mauritanus</i>	57	13 ± 3,7	26 ± 5,8	21,8 ± 6,7	4,2 ± 3,7	14 ± 1	27,1 ± 1,6
Chiroptera sp1	121	11,2 ± 2,9	42,4 ± 12,4	31 ± 1,8	11,4 ± 11,3	32,4 ± 2,7	

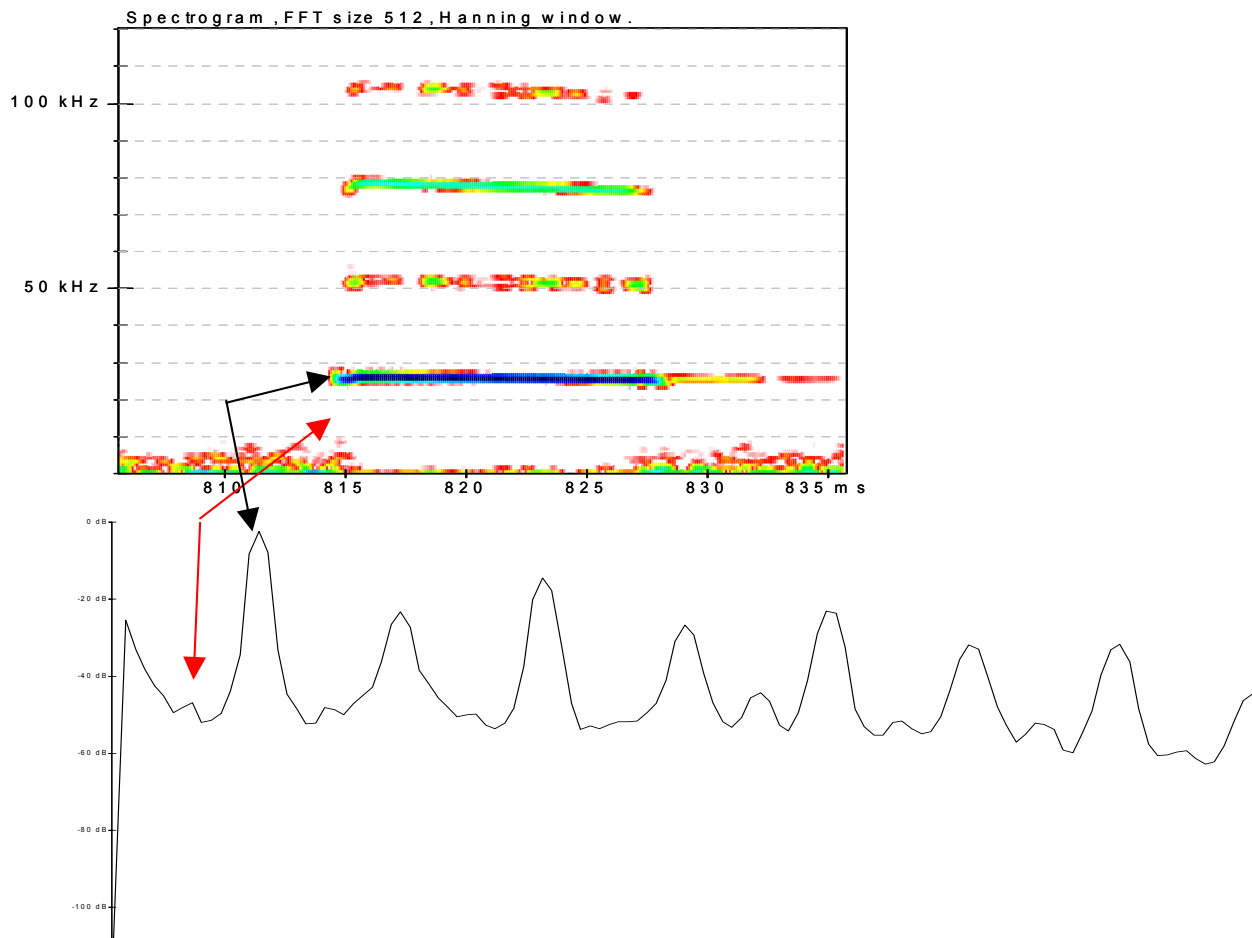


Fig. 4: Spectrogramme (ci-contre) d'un signal de *T. mauritanus*, affichant seulement les harmoniques (H1 est le plus intense) ; cependant le fondamental (sur 14,7 kHz) apparaît, faible mais bien visible, sur la densité spectrale. Echelle des axes: X = 30 ms; Y = 120 kHz.

Signaux atypiques :

- Sur plusieurs sites des longues séquences « en aveugle » ont été enregistrées, notamment lorsque de nombreux individus étaient présents, ce qui génère une cacophonie difficile à interpréter sur le terrain en même temps que sont effectués les relevés quantitatifs.
- L'écoute ultérieure de ces séquences a permis de déceler des signaux atypiques sur quatre sites :
 - 1 séquence provenant du site de Rivière des Galets le 18 mars à 18h30 ;
 - 4 longues séquences provenant du site de Bernica (en entrée de ravine) le 19 mars entre 19h14 et 19h30 ;
 - 1 séquence provenant du site de Plaine des Palmistes (Ligne des 800) le 25 mars à 18h35 ;
 - 1 séquence provenant du site de Bras des Merles le 30 mars à 18h40.

Ces signaux, de type QFC (Quasi Fréquence Constante) ou FM (Fréquence Modulée) descendante à courbe concave selon les circonstances de vol (Fig. 5), sont typiques de nombreuses espèces. Ils obéissent aux lois

classiques de la localisation acoustique (raccourcissement de la durée, élargissement de la largeur de bande et augmentation de la fréquence en approche d'obstacles). En cela ils s'écartent de la stratégie sonar du Taphien (voir chap. 3) ; en revanche ils sont proches des signaux du Molosse, mais avec des différences fréquentielles et comportementales.

Une fois un nombre significatif de signaux analysé, le placement des variables sur des graphiques a confirmé ce que l'analyse auditive avait décelé : il y a bien un nuage de points qui se démarque de celui du *Mormopterus* (particulièrement net pour les variables : fréquence du maximum d'énergie/largeur de bande - FME/LB ; Fig. 6), notamment dans les phases d'approche d'obstacles ou de proies, lorsque la largeur de bande augmente. Le Molosse ne pratique les QFC basses (31,5 à 35 kHz) qu'en activité de vol de croisière sans chasse active (rythme lent et régulier) ; une augmentation du degré de curiosité pour l'environnement de vol entraîne l'emploi de fréquences plus élevées (> 40 kHz), que les individus passent en FM ou qu'ils restent en QFC. Le chiroptère *sp1* reste centré sur des fréquences basses (29 à 39 kHz)

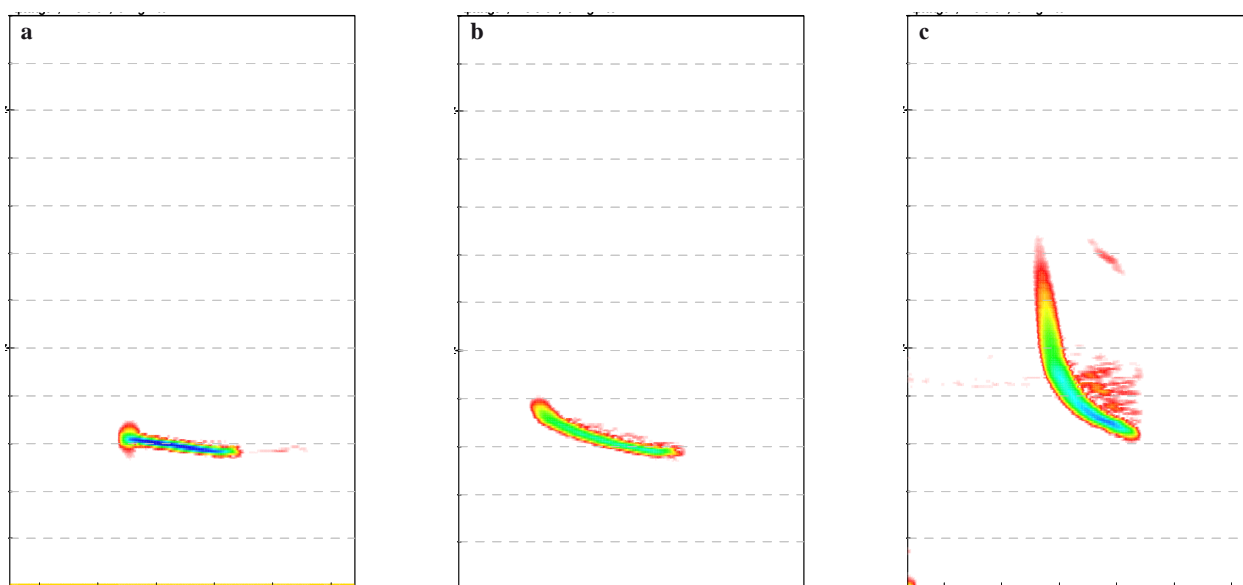


Fig. 5a, b, c : Spectrogrammes de signaux du chiroptère sp1 contacté à Bernica le 19 mars entre 19h14 et 19h30. Différentes structures sont présentées ; de gauche à droite : QFC : vol de croisière en milieu ouvert ; FM aplanie : phase de début d’approche d’obstacles ; FM : phase de fin d’approche d’obstacles. Echelle des axes : X = 30 ms ; Y = 120 kHz.

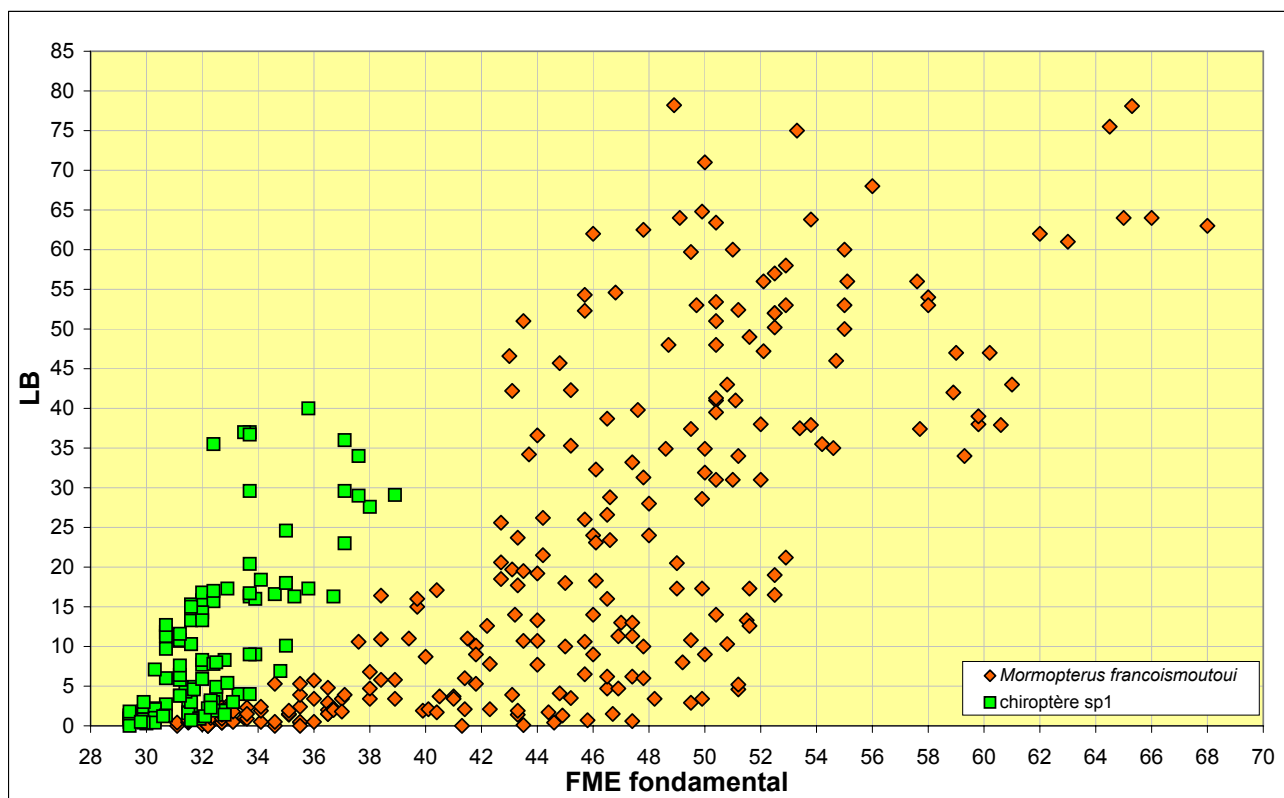


Fig. 6 : Graphique montrant la séparation des nuages entre *M. francoismoutoui* et très probablement une autre espèce, non identifiée (chiroptère sp1) ; FME = fréquence du maximum d’énergie ; LB = largeur de bande.

dans tous les comportements rencontrés ; les deux nuages sont en recouvrement partiel en QFC, mais toute phase d'approche les sépare nettement (Fig. 6). Nous avons donc bien deux comportements acoustiques différents, et par conséquent une probabilité très élevée pour qu'ils correspondent à deux espèces différentes.

Cette découverte est à rapprocher de plusieurs observations visuelles crépusculaires effectuées antérieurement par J.M. Probst (comm. pers.), témoignant de la présence sur plusieurs sites de l'île (Rivière des Galets, Cilaos...) de chiroptères en vol dont l'allure et la taille semblaient notamment différentes de celles des Molosses environnants, et ne correspondant pas non plus au Taphien.

Suite à la mission, l'équipe présente sur place s'est mobilisée et a effectué plusieurs séances d'écoute et de capture sur le site de Bernica, dont une le 18 avril entre 18h06 et 19h45, qui permit de contacter à nouveau le chiroptère sp1 au détecteur au même endroit que le 19 mars, mais sans capture.

Lors de cette soirée du 18 avril, Stéphane Roué, accompagné de Jean-Michel Probst et Marc Salamolard, a enregistré à 19h23 une séquence contenant quatre signaux très étranges, puisque ne correspondant à aucune structure connue à ce jour chez un chiroptère.

Ces 4 signaux sont espacés d'intervalles de 450 ms en moyenne, indiquant un rythme de croisière en milieu ouvert. La Figure 7 reproduit le spectrogramme et les caractéristiques mesurées sont récapitulées dans le Tableau 4; la partie QFC affecte sur deux des signaux une légère modulation descendante linéaire, d'où la mesure de largeur de bande sur chaque partie du signal.

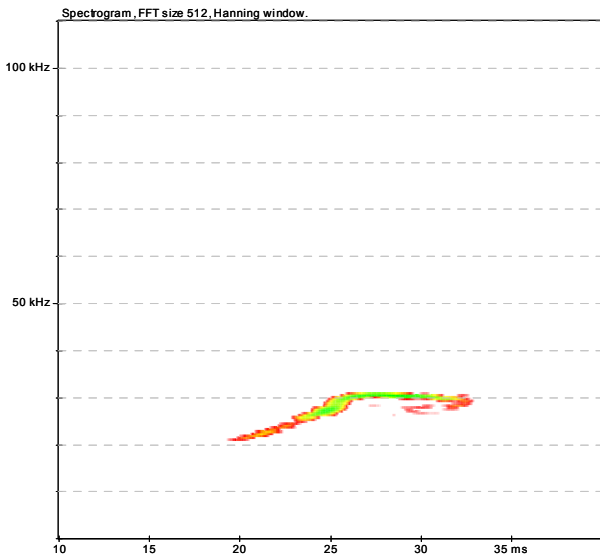


Fig. 7: Spectrogramme d'un signal de Chiroptera sp2 contacté à Bernica le 18 avril vers 19h (enregistrement aimablement communiqué par S. Roué). Echelle des axes: X = 30 ms; Y = 110 kHz.

La structure FM montante à légère courbure concave suivie d'une QFC est inconnue à ce jour chez un microchiroptère.

Clé d'identification acoustique des signaux sonar des chiroptères de La Réunion :

(voir Figs 2, 3, 4, 5 et 7 pour les spectrogrammes des différentes structures, et Fig. 6 pour les distributions de valeurs entre *M. francoismoutoui* et Chiroptera sp1)

Légende :

QFC : quasi fréquence constante. FM : fréquence modulée. FME : fréquence du maximum d'énergie. LB : largeur de bande

1. Signaux **QFC** : (largeur de bande < 5 kHz).....5
2. Signaux **FM descendante/QFC, ou FM** :6
3. Signaux **QFC/FM ou FM/QFC/FM** : *Taphozous mauritanus*
4. Signaux **FM montante/QFC** :Chiroptera sp2
5. Structure **QFC** :
 - a. FME fondamental 13 à 15 kHz (parfois visible seulement en densité spectrale car H.1 toujours + intense, voir Fig.7)..... *Taphozous mauritanus*
 - b. LB < 2 kHz & FME 29 à 31 kHz; LB 2 à 5 kHz & FME 30 à 32 kHz.....Chiroptera sp1
 - c. FME 31 à 51 kHz.....*Mormopterus francoismoutoui*
6. Structure **FM descendante/QFC, ou FM** :
 - a. LB 5 à 10 kHz & FME 30 à 34 kHz; LB > 10 kHz & FME < 37 kHzChiroptera sp1
 - b. LB 5 à 20 kHz & FME > 38 kHz; LB > 20 kHz & FME > 42 kHz.....*Mormopterus francoismoutoui*

Tableau 4 : Détail des mesures effectuées sur chacun des 4 signaux FM montante/QFC du chiroptère sp2; durées en ms, fréquences en kHz; les valeurs négatives de largeur de bande de la partie FM correspondent à sa modulation montante. Légende: FI: fréquence initiale; FT: fréquence terminale; LB: largeur de bande; FME: fréquence du maximum d'énergie; fond.: fondamental.

Signaux	Durée totale	FME	partie FM			partie QFC				
			FI	FT	LB	Durée	FI	FT	LB	FME
1	12,2	30,8	20,0	30,8	-10,8	5,2	30,8	30,8	0,0	30,8
2	12,6	30,0	20,5	30,1	-9,6	6	30,1	30,1	0,0	30,1
3	12,9	32,7	22,0	32,9	-10,9	6,7	32,9	31,7	1,2	32,7
4	10,4	30,8	22,0	31,9	-9,9	5,6	32,0	30,9	1,1	30,8

2. Ecologie acoustique de *M. francoismoutoui*

Dans les sections à suivre, nous allons appliquer un concept récemment initié (BARATAUD, 2011, 2012), qui établit un lien entre les ultrasons utilisés par une espèce ou une guilda d'espèces et les différents éléments de son écologie. Le sonar est un outil destiné à sonder l'environnement et récolter les ressources alimentaires; aussi, pour une espèce donnée, les émissions acoustiques sont supposées avoir évolué en rapport avec la structure de l'habitat type et les caractéristiques des proies recherchées. Une bonne connaissance des paramètres structuraux et fréquentiels des signaux sonar, et de la théorie des informations qui en découlent pour l'animal émetteur, permet d'élaborer des hypothèses sur la nature et la structure de ses milieux de vol et de chasse optimaux, ainsi qu'une éventuelle spécialisation alimentaire. La pression intense de prédation exercée par les chiroptères a conduit des groupes entiers d'arthropodes à développer des stratégies adaptatives visant à diminuer les risques de capture; par contrecoup certains chiroptères ont contourné, par un sonar spécialisé (n'obéissant plus seulement au déterminisme de la localisation acoustique d'obstacles passifs), ces capacités d'évitement de leurs proies.

Adaptations liées au sonar :

La famille des Molossidés comprend 16 genres et 100 espèces qui présentent des caractéristiques typiques de chasseurs de haut vol. La QFC est le type d'émission correspondant à ce comportement, alors que la proximité d'obstacles entraîne une augmentation de la largeur de bande (NEUWEILER, 1989; SCHNITZLER & KALKO, 1998).

Le Molosse de La Réunion, récemment élevé au rang d'espèce endémique (GOODMAN *et al.*, 2008), utilise très fréquemment la QFC (< 5 kHz de LB), étant en cela conforme à la règle au sein de sa famille. Mais il pratique également les grandes largeurs de bande, jusqu'à près de 80 kHz de balayage fréquentiel (Fig. 8a). Ces deux extrêmes acoustiques correspondent à deux extrêmes comportementaux, conformément à la théorie: les QFC sont utilisées lors de la chasse en milieu ouvert, et les FM à large bande en sous-bois dense. **Le fait extraordinaire**

réside dans l'utilisation de ces deux comportements, de façon régulière et généralisée, par une seule espèce.

De plus, une espèce donnée pratique des signaux dans une gamme de fréquences qui obéit à plusieurs paramètres comme sa taille corporelle (inversement proportionnelle à la FME), la taille et parfois la nature de ses proies (FME d'autant plus élevée que les proies sont petites), et la concurrence interspécifique, qui va cantonner une espèce dans une niche acoustique (DENZINGER *et al.*, 2004). La Figure 8b affiche les distributions de valeurs de signaux (BARATAUD, 2012) de cinq espèces européennes de chiroptères vivant en sympatrie (aucun équivalent d'étude systématique de guildes d'espèces selon les normes utilisées ici n'a pu être trouvé dans la bibliographie africaine). La comparaison des Figures 8a et 8b montre qu'à lui seul, *M. francoismoutoui* occupe une niche acoustique à peu près équivalente, en FME, à celle des cinq autres espèces. En rajoutant la dimension verticale de la largeur de bande qui déborde sur une niche acoustique d'espèce FM (ce pourrait être *Myotis alcaethoe* dans la faune européenne), **le Molosse de La Réunion couvre l'amplitude de six niches acoustiques telles qu'on les rencontre dans un système continental européen.**

Ces deux constatations, hors normes, sont révélatrices d'une situation hégémonique de cette espèce au sein de la guilda des insectivores nocturnes, dans l'espace insulaire limité de La Réunion.

Il est important d'insister sur la pratique régulière d'une chasse active en sous-bois avec l'emploi de la FM à large bande: une espèce QFC, «par nature», se cantonne aux structures de plein ciel et de lisières, comme c'est le cas général dans la famille des Molossidés. *M. francoismoutoui* semble être le seul cas connu à évoluer avec constance dans tous les types de milieux en utilisant des structures de signaux sonar parfaitement adaptées. La chasse en forêt dense demande des adaptations particulières (sonar, morphologie) qui ne sont pas connues chez les Molossidés; notre constatation pourrait donc être liée à un ou plusieurs phénomènes ayant favorisé, chez cette espèce, une extension de niche écologique.

Une espèce du même genre endémique de Cuba,

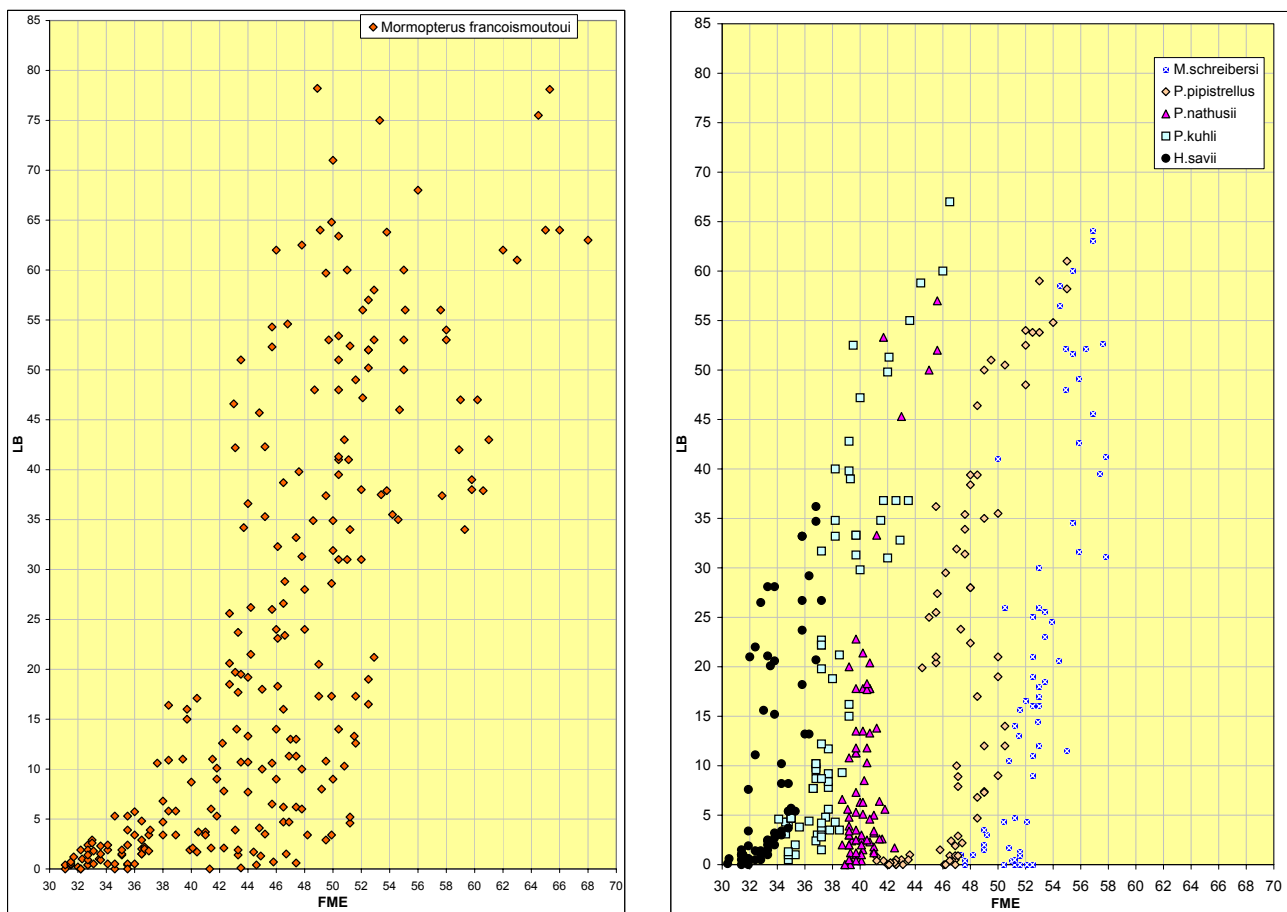


Fig. 8a, b: Comparaison de taille de niches acoustiques. Répartition des signaux dans un plan à deux variables: la fréquence du maximum d'énergie (FME) et la largeur de bande (LB). A gauche : nuage de points monospécifique (*M. francoismoutoui*); à droite : 5 espèces sympatriques européennes (BARATAUD, 2012). Les échelles sont équivalentes dans les deux graphiques: X = 70 kHz, Y = 85 kHz. Voir commentaire dans le texte.

M. minutus, affiche également une variabilité forte de structures acoustiques, mais elles s'inscrivent dans une gamme restreinte de FME et ne concernent que les différences entre comportements de croisière, d'approche et de capture; la chasse en sous-bois dense n'a pas été documentée (MORA *et al.*, 2011).

Adaptations liées à la morphologie :

La forme de l'aile et la masse d'une chauve-souris sont des éléments déterminants dans ses aptitudes de vol (BAAGØE, 1987; NORBERG, 1981; VAUGHAN, 1970). Nous avons relevé chez plusieurs espèces de chiroptères des mesures biométriques qui ont permis le calcul de l'indice et de la charge alaires (tous deux inversement corrélés à la manœuvrabilité, qui définit l'aptitude à circuler en milieu encombré).

La Figure 9 positionne les valeurs médianes de charge et d'indice alaires pour une sélection de 15 espèces de provenance géographique (Europe, Antilles, Mascareignes) et de stratégies de vol très diverses. Plusieurs petites espèces spécialistes du vol manœuvrable au sein ou près du feuillage présentent une charge < 1,3

et un indice < 2,1. *M. myotis* a un indice très faible mais sa charge forte limite ses capacités dans le feuillage: c'est un chasseur de proies glanées sur le sol (ARLETTAZ, 1996). *N. noctula*, lourd chasseur de haut vol, affiche la charge la plus élevée; *T. mauritanus* avec ses longues ailes a un indice supérieur, mais son poids plus faible lui permet certainement de poursuivre ses proies avec une plus grande manœuvrabilité, de même que *P. davyi* dans la gamme de taille inférieure.

Quatre espèces de Molossidés sont représentées. *T. brasiliensis* et *M. molossus*, deux espèces d'Amérique centrale dont le poids moyen est compris entre 11 et 14 g, ont toutes deux le profil-type de chasseurs aériens caractéristique de la famille. Les deux *Mormopterus* des Mascareignes se démarquent nettement; leur indice est moyen [GOODMAN *et al.* (2008) précisent que ce genre a des extrémités d'ailes plus arrondies que les autres Molossidés] et leur poids est faible, ce qui leur confère la charge alaire la plus basse. L'espèce européenne *Pipistrellus pipistrellus*, avec son caractère très ubiquiste et adaptable, évoque certains traits écologiques de *M. francoismoutoui*; son poids très faible (< 5 g) la classe

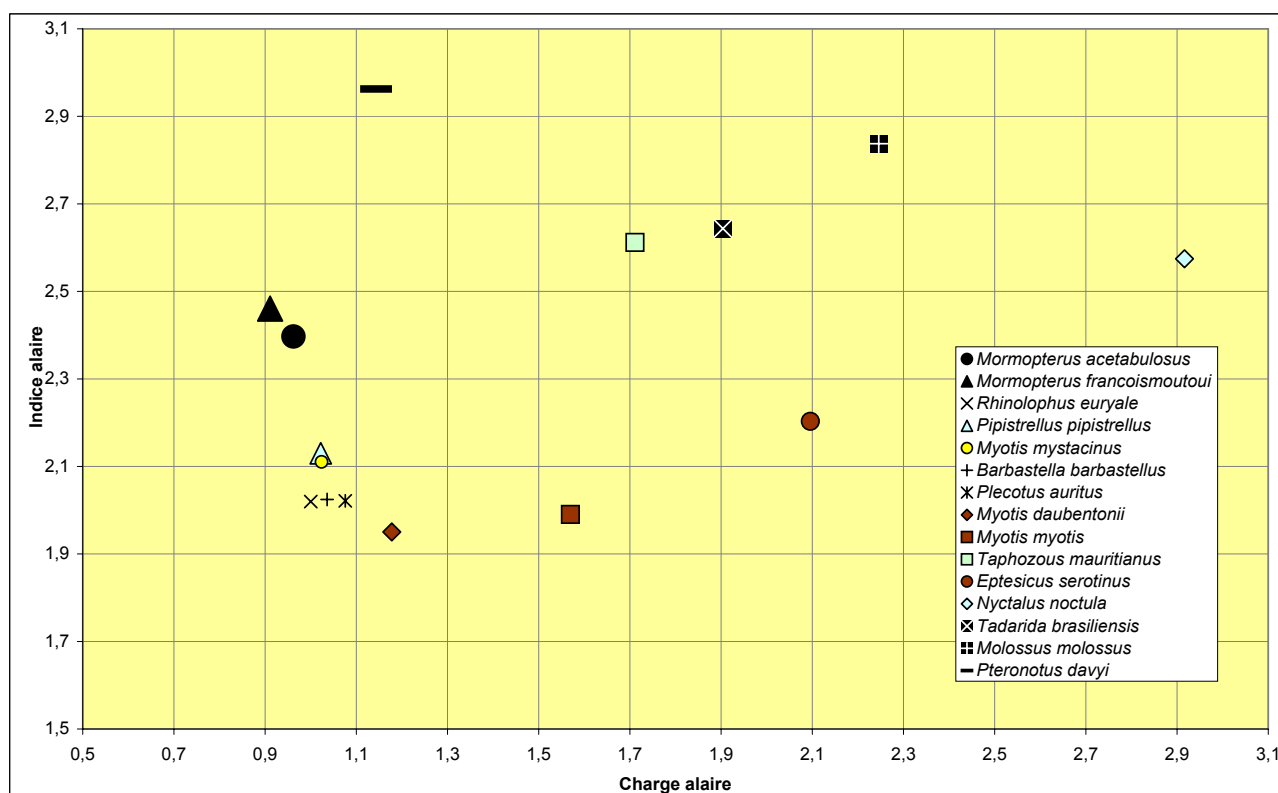


Fig. 9: Valeurs médianes d'indices et de charges alaires chez 15 espèces de chiroptères. Les carrés symbolisent des espèces de taille importante (masse > 25 g).

en marge des espèces les plus manœuvrables : c'est une spécialiste des milieux de lisière, mais qui n'hésite pas dans certaines circonstances à s'aventurer en sous-bois clair (BARATAUD, 2012).

Nous ne disposons malheureusement pas de mesures comparables pour *Mormopterus jugularis*, de Madagascar. PETERSON *et al.* (1995) le décrivent comme plus petit, avec un avant-bras et un cinquième doigt plus courts que *M. acetabulosus*. Cette dernière particularité confère une aile plus étroite à l'espèce malgache, plus conforme donc au type de la famille. Les individus à l'origine de la colonisation des Mascareignes provenaient probablement de Madagascar et étaient peut-être morphologiquement proche de *M. jugularis*.

La Figure 10 précise les distributions de valeurs individuelles pour les deux espèces de *Mormopterus* des Mascareignes. L'indice alaire et la charge alaire affichent certes un recouvrement interspécifique, mais surtout un étalement supérieur des valeurs de *M. francoismoutoui*, plaidant pour une variabilité intraspécifique plus grande.

GOODMAN *et al.* (2008) notent par ailleurs une différence entre *M. francoismoutoui* et *M. acetabulosus*, concernant la taille et la forme des oreilles : contrairement à d'autres parties du corps, la longueur de l'oreille n'est pas significativement plus courte chez *M. francoismoutoui*, et elle est même sensiblement plus

large que chez *M. acetabulosus*. Or l'oreille, comme l'aile et le sonar, sont des caractères particulièrement sous le feu de la pression de sélection chez les microchiroptères, et l'augmentation de la surface de l'oreille est un des traits caractéristiques du comportement de vol lent en milieu encombré.

Ces différentes constatations, et notamment la relation entre longueur, surface, volume et masse nous fournissent une hypothèse explicative. La surface est proportionnelle au carré de la longueur et le volume comme la masse sont proportionnels au cube de la longueur. Ainsi une mutation portant uniquement sur une diminution de taille, même minime, chez une espèce provoque une perte de masse dans des proportions supérieures, induisant des capacités de vol fortement modifiées. Une réduction de charge alaire et une taille des oreilles proportionnellement plus grande sont cohérents avec une utilisation grandissante du sous-bois comme habitat de chasse chez *M. francoismoutoui*.

GOODMAN *et al.* (2008) apportent des éléments génétiques et biométriques qui leur permettent de conclure à une spéciation entre les deux *Mormopterus* des Mascareignes. Parmi les critères morphologiques distinctifs mis en évidence, la taille plus forte chez *acetabulosus* est confirmée par nos mesures. Ces deux espèces ont un ancêtre commun qui est supposé avoir colonisé Maurice depuis Madagascar, puis La Réunion

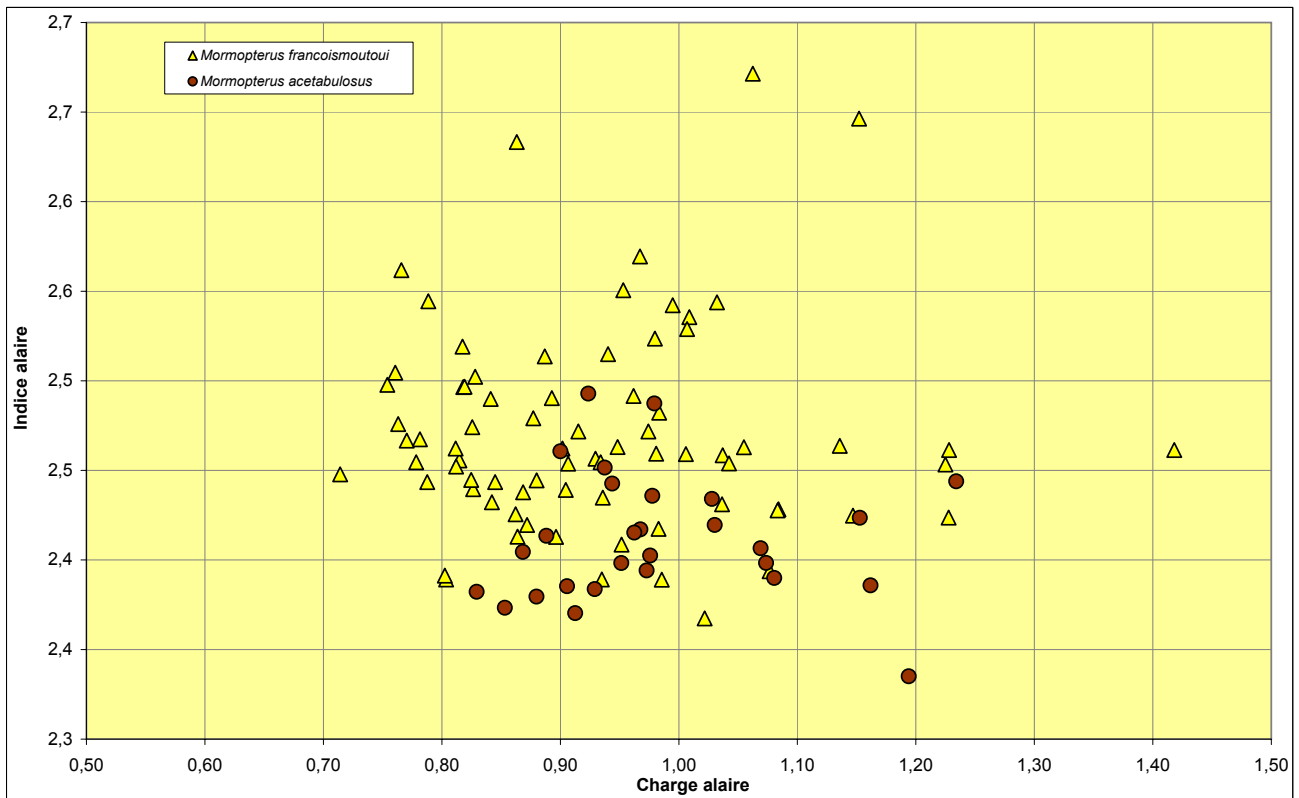


Fig. 10: Variabilité entre charge et indice alaïres chez les deux espèces de *Mormopterus* des Mascareignes.

depuis Maurice pour des raisons de chronologie et de probabilité liée à la distance. Chaque morphotype est supposé être adapté aux conditions locales. L'interruption du flux de gènes entre les deux îles des Mascareignes (montré au moins chez les femelles par des différences significatives d'ADN mitochondrial) a pu permettre un déplacement de caractères, sans doute en lien avec les conditions prévalant à La Réunion. Or les structures d'habitats ont dû être relativement proches entre les deux îles jusqu'à une époque récente, c'est-à-dire avant la modification drastique des milieux par l'homme, qui conduisit à une déforestation quasi complète sur Maurice et seulement partielle sur La Réunion. Il est ainsi possible que la différenciation morphologique soit récente, et que ce processus soit actif, voire à ses débuts.

Parmi les facteurs d'origine humaine ayant modifié les écosystèmes, le développement massif des éclairages urbains exerce une forte influence sur l'écologie des insectes nocturnes et de leurs prédateurs (RYDELL & RACEY, 1995). Ils attirent les insectes des milieux environnants, les concentrent et neutralisent leurs éventuelles capacités à éviter la prédation, favorisant ainsi fortement les populations de chiroptères s'adaptant à ce contexte de chasse, peut-être aux dépens des espèces plus spécialisées (ARLETTAZ *et al.*, 2000). Maurice et La Réunion sont toutes deux fortement atteintes de pollution lumineuse, ce qui a pu très nettement favoriser ces dernières décennies les molosses dont la plasticité

comportementale leur permet de largement profiter de la concentration alimentaire ainsi générée, optimisant les potentialités de reproduction de l'espèce.

De fait la population de *M. francoismoutoui* semble forte en regard de la superficie de l'île. La grotte de Trois Bassins a fait l'objet de comptages en période de fréquentation maximale, qui aboutissent à une estimation basse de 50 000 individus (Probst, comm. pers.). Lors de la soirée du 19 mars à Bernica, nous avons pu évaluer les effectifs de molosses quittant leurs gîtes diurnes en falaise, formant un flux continu descendant vers la mer pendant plus de 10 minutes, avec un chiffre minimum de 10 000 individus. Plusieurs autres sites (rivière des Galets, Bras des Merles, rivière Ste-Suzanne, Grande Chaloupe) ont généré les mêmes observations sans que la conformation des lieux et le comportement des animaux permettent un comptage. Il apparaît comme une hypothèse prudente d'avancer que la population de l'île est au minimum de plusieurs centaines de milliers d'individus.

En conclusion, il serait intéressant dans les années à venir de confirmer si :

- les populations de Molosse de La Réunion ont été favorisées par le développement des éclairages nocturnes (facilitation de l'accès à une ressource trophique abondante et concentrée, augmentant le succès de la reproduction) ;
- les densités d'individus devenues fortes dans les

secteurs urbanisés ont saturé cet habitat de chasse, engendrant une compétition intraspécifique poussant une part de la population (cohorte annuelle de juvéniles par exemple) à investir des habitats forestiers denses peu ou pas utilisés auparavant et encore bien représentés sur cette île (au contraire de Maurice);

- le caractère intermédiaire, non spécialisé, des caractéristiques morphologiques et acoustiques de l'espèce favorisent l'expression de ce comportement pionnier, qui constitue une pression de sélection vers un comportement de vol manœuvrable et une structure sonar FM à large bande, peut-être en cours d'évolution vers une spéciation.

L'absence de sélection d'une niche écologique de type «glaneur forestier» chez un microchiroptère de La Réunion est probable; la spécialisation des structures de sonar à composante QFC étudiées dans la présente étude conforte l'hypothèse que le sous-bois des forêts d'altitude a toujours été un habitat sous-utilisé, et actuellement libre de concurrence pour un insectivore nocturne. Les perturbations fréquentes de cette zone centrale, en lien avec l'activité volcanique, sont peut-être à l'origine de ce phénomène; le Piton des Neiges est resté actif jusqu'à -20 000 ans, suivi d'éruptions possibles liées au massif des Alizés, et de la formation des cirques (BLANCHART, 2000): l'installation d'un écosystème stable dans l'ensemble de la partie centrale n'est peut-être pas très ancienne. L'investissement des sous-bois d'altitude par un chiroptère insectivore serait ainsi une possibilité récente, et l'évolution démographique du

Molosse de La Réunion en lien avec l'urbanisation, telle qu'elle est supposée dans cette étude, viendrait accélérer le processus de colonisation.

3. Ecologie acoustique : *T. mauritanus*

Le Taphien de Maurice utilise des signaux de croisière QFC avec harmoniques, avec filtrage différentiel de l'intensité entre fondamental et harmonique 1 (H1).

En milieu ouvert (transit ou recherche passive de proies) c'est H1 qui est le plus intense, le fondamental étant souvent invisible sur spectrogramme (mais son pic d'énergie faible reste décelable sur densité spectrale, Fig. 4).

Lorsqu'une proie est détectée, la largeur de bande augmente, ce qui est conforme à la théorie de localisation acoustique: c'est l'amplitude de modulation qui conditionne la qualité des informations sur la position d'une cible. Mais la structure n'est pas de type FM/QFC comme pour le Molosse: elle est de type QFC/FM, ce qui est une caractéristique courante dans la famille des Emballonuridés (BARATAUD *et al.*, 2013b).

Plus la distance prédateur-proie diminue, plus la partie QFC se raccourcit pour finalement disparaître (Fig. 11).

L'intensité s'équilibre entre fondamental et H1 au cours de la phase d'approche, puis s'estompe sur H1 pour marquer surtout le fondamental à la charnière entre phase d'approche et phase de capture (Fig. 12).

Lors d'un vol en milieu semi ouvert longeant une lisière par exemple, une partie modulée est ajoutée en

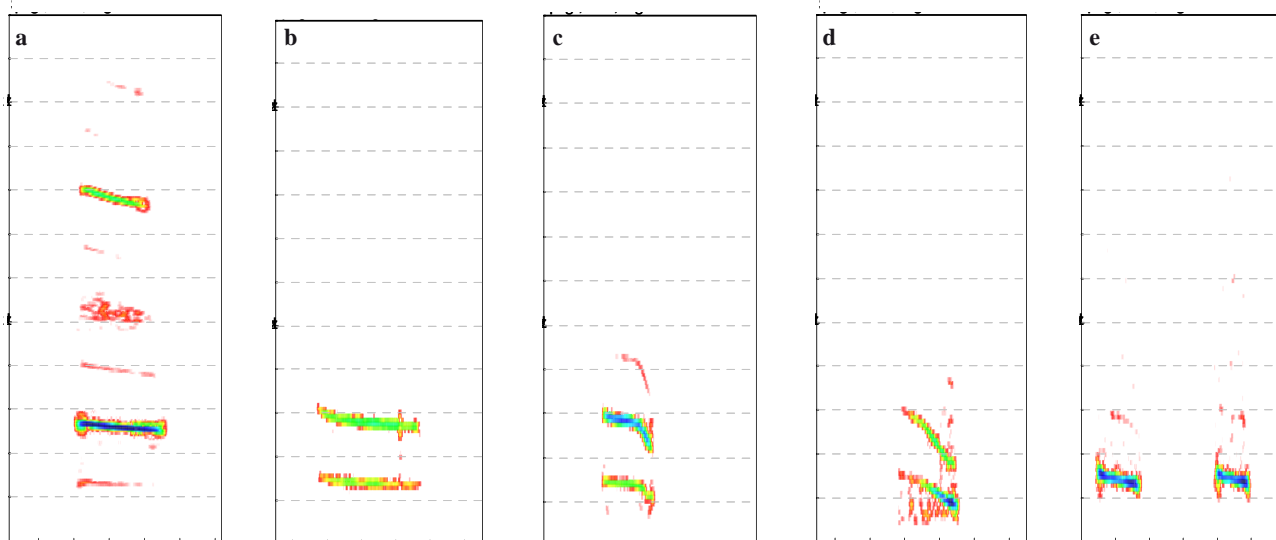


Fig. 11a-e: Spectrogrammes de signaux de *Taphozous mauritanus*; de gauche à droite :

- phase de croisière en milieu ouvert : QFC avec fondamental atténué et H1 intense ;
- un objet est détecté en limite de portée, le fondamental augmente en intensité ;
- la proie est identifiée, début de la phase d'approche : une partie FM descendante est ajoutée, pour préciser sa localisation ;
- phase d'approche : l'intensité bascule vers le fondamental, la partie QFC initiale se réduit ;
- vers la fin de la phase d'approche, les signaux sont de structure variable selon la durée de la poursuite, mais l'atténuation forte de l'intensité sur H1 est une constante. Echelle des axes : X = 30 ms ; Y = 120 kHz.

début de signal : la structure est alors FM/QFC/FM (voir Fig. 3).

De nombreuses espèces (Phyllostomidés, Mormoopidés, Rhinolophidés, Hipposideridés) opèrent un filtrage de l'intensité, pour reporter celle-ci sur un harmonique aux dépens du fondamental (BARATAUD, 2010, 2012; BARCLAY *et al.*, 1981; TAYLOR, 1999), mais cette caractéristique est permanente. Le Taphien présente un cas particulier de filtrage temporaire dans des circonstances précises. Cette caractéristique est difficile à justifier par la théorie de la localisation acoustique : il n'y a pas d'avantage particulier à abaisser de 50% la fréquence de signaux sonar en séquence d'approche, la règle étant d'élargir la bande par le haut et par le bas pour améliorer l'information en directivité, en résolution angulaire et la précision en distance.

Il faut donc chercher un autre déterminisme, et celui des relations prédateurs-proies est le plus apte à expliquer le sonar du Taphien.

Les insectes nocturnes ne sont pas passifs face à la prédation et deux groupes (lépidoptères, névroptères) au moins ont développé la capacité d'entendre les signaux émis par les chiroptères, grâce à une membrane tympanique. Leur sensibilité est centrée sur les fréquences les plus usuelles de leurs prédateurs, soit 20 à 50 kHz (PAVEY & BURWELL, 1998). Les proies tympanées affichent un taux de survie aux attaques de chiroptères en moyenne 40% supérieur à celui d'insectes

rendus sourds (ROEDER, 1967). Plusieurs stratégies de contournement ont été développées par des espèces, voire des familles entières de chiroptères, dont l'«allotonic frequency» (FULLARD, 1987), déplaçant la fréquence des signaux sonar au-dessus ou au-dessous de la fenêtre d'audition des lépidoptères. Ces décalages permettent de formuler des prédictions valides sur les spécialisations alimentaires éventuelles au sein de communautés locales de chiroptères (SCHOEMAN & JACOBS, 2003).

T. mauritanus est un chasseur rapide de haut vol comme en témoignent sa morphologie alaire (Fig. 9), sa tête et ses oreilles profilées pour un bon aérodynamisme et nos observations de terrain. Cette espèce profite également des éclairages, mais les lampadaires de rue, noyés au milieu des bâtiments, constituent un milieu trop fermé pour ses capacités de vol et sa technique de chasse. Les projecteurs de stade (nombreux sur l'île, et éclairés chaque soir) sont par contre idéaux, car plus élevés et circonscrivant un milieu ouvert jusqu'au sol. Ils permettent par ailleurs l'observation des phases de la chasse.

Le Taphien effectue des parcours en larges cercles élevés, en émettant des longs signaux QFC très intenses. Le fondamental est estompé au profit de l'harmonique 1, générant un maximum d'énergie sur 26-27 kHz; les fréquences hautes apportant plus d'informations sur la directivité, l'animal est ainsi plus apte à positionner les obstacles sur sa trajectoire.

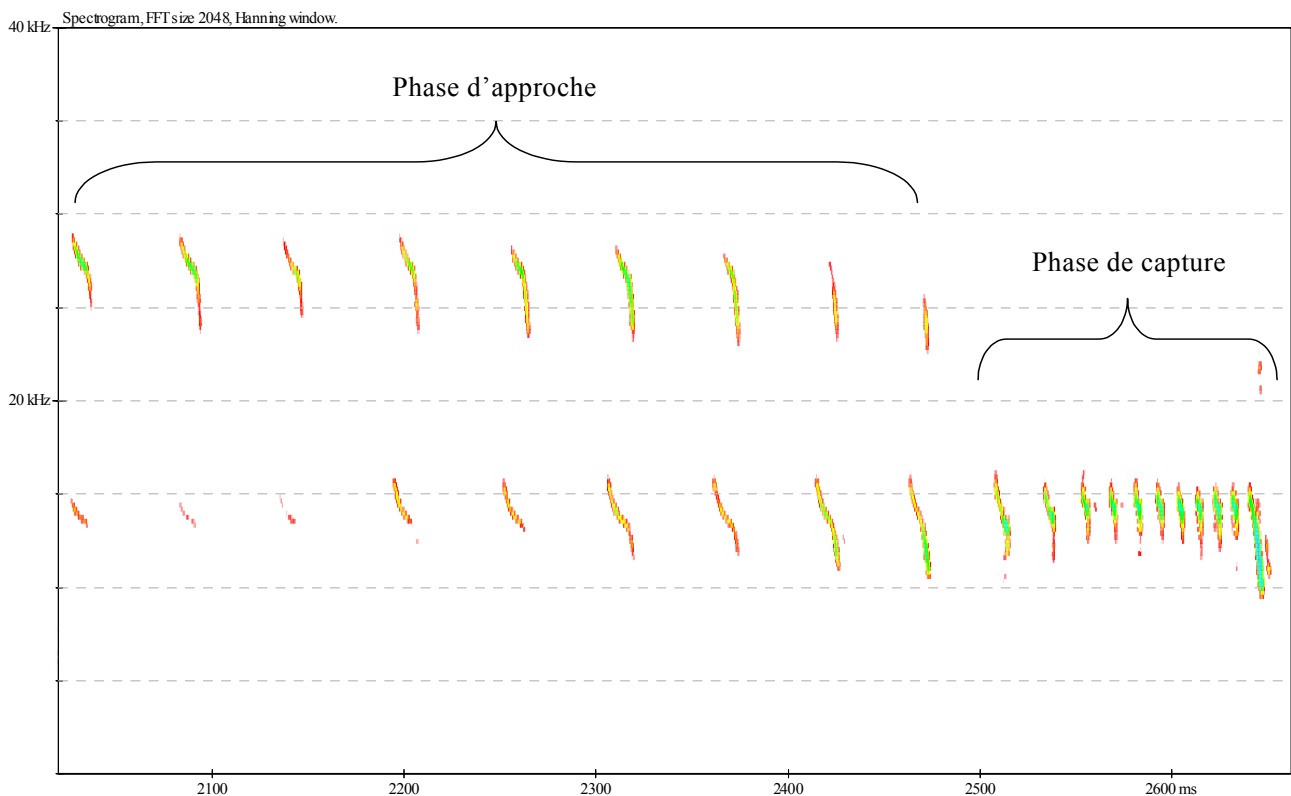


Fig. 12: Spectrogramme d'une séquence approche-capture chez *Taphozous mauritanus*; le transfert progressif d'intensité de l'harmonique 1 vers le fondamental est clairement visible. Echelle des axes : X = 700 ms; Y = 40 kHz.

Si un objet passif est décelé, la largeur de bande (précision en distance) est accentuée de deux manières : par l'ajout de parties FM en début et fin de signal, et par l'accentuation des harmoniques ; mais l'intensité maximale reste sur H1 (Fig. 3).

Les proies les plus disponibles dans ce type d'habitat et les plus facilement décelables par les basses fréquences du sonar du Taphien correspondent probablement aux lépidoptères, dont la plupart des espèces nocturnes sont tympanées (WATERS, 2004). Le fait d'estomper l'harmonique 1 sur 26 kHz (décelable par le lépidoptère) pour accentuer le fondamental sur 13 kHz (non décelable) est une configuration qui a dû être sélectionnée positivement par un taux de succès de capture supérieur. L'ajout d'une partie FM descendante finale améliore la résolution angulaire et permet d'approcher la proie sans déborder sur ses fréquences audibles.

Nous formulons donc l'hypothèse que les caractéristiques du sonar de *T. mauritanus* correspondent aux critères de l'«allotonic frequency», et que son régime alimentaire est dominé par des insectes tympanés (lépidoptères, voire névroptères ou coléoptères).

Cette hypothèse est confortée par nos observations du comportement de chasse combinant vision (grâce aux projecteurs de stades) et acoustique : longs piqués amenant le Taphien jusqu'à moins de dix mètres du sol, avec poursuite finale parfois en plusieurs phases, démontrant une réaction de fuite de la proie.

4. Écologie acoustique des chiroptères sp1 et sp2

Chiroptère sp1 :

Cette espèce utilise un sonar classique de localisation acoustique d'obstacles et de proies passives (sans spécialisation liée à des proies tympanées).

La structure QFC est pratiquée couramment, y compris dans les phases de chasse active pour peu que le milieu soit suffisamment ouvert. La FM (de largeur de bande faible à moyenne) n'est utilisée qu'en phase d'approche avancée. Les signaux de ressources juste après capture sont également en QFC, mais leur FME est plus élevée de 1 à 2 kHz. La médiane des intervalles entre signaux QFC de chasse active est de 247 ms, ce qui correspond à un rythme lent typique des espèces de milieu ouvert. La fréquence des signaux QFC est moyenne (29-30 kHz), leur intensité moyenne à forte.

Cette structure sonar indique plus une spécialisation sur le milieu de vol (ouvert à semi ouvert, au-dessus de la canopée ou en lisière) que sur un type de proie ; le comportement alimentaire serait de type opportuniste, avec sans doute une sélection passive sur la taille des proies (la fréquence d'émission ne permettant pas de localiser efficacement de très petits insectes). La QFC interdit tout comportement de glanage de proies sur un substrat, c'est donc un chasseur en poursuite. L'évolution de l'intensité des signaux au cours d'une séquence permet de supposer

un vol assez rapide et puissant (conforme avec l'utilisation de la QFC d'intensité moyenne à forte) et une hauteur de vol de 10-20 mètres au minimum. Le fait que tous les contacts aient été établis au crépuscule indique peut-être un changement de comportement par nuit tombée, avec une élévation de la hauteur de vol hors de portée du détecteur d'ultrasons, comme c'est souvent le cas chez les genres *Vespertilio*, *Nyctalus* ou *Tadarida* par exemple.

Les critères sonar indiquent une appartenance à la super famille des Vespertilionoidea, avec seulement trois familles potentielles : les Vespertilionidae, les Molossidae et, avec une probabilité moindre, les Miniopteridae. Cette structure de signaux est proche de celle des espèces de *Scotophilus* d'Afrique et de Madagascar décrites dans la bibliographie (BENNETT & RUSS, 2001 ; GOODMAN *et al.*, 2006 ; JACOBS & BARCLAY, 2009 ; JACOBS *et al.*, 2006 ; JACOBS *et al.*, 2007 ; KOFOKY *et al.*, 2009 ; TAYLOR, 1999 ; TAYLOR *et al.*, 2005).

Chiroptère sp2 :

Le cas est ici plus complexe, aucune référence de structure sonar parfaitement équivalente n'ayant pu être trouvée.

La fréquence et la structure utilisées (incompatibles avec un arthropode ou un oiseau), la mise en évidence d'un émetteur en vol actif, ne retiennent comme source d'émission possible qu'un chiroptère.

La structure FM montante de la première partie est plus compatible avec un cri social, mais les caractéristiques suivantes affaiblissent fortement cette hypothèse :

- la présence d'une partie QFC faisant suite à la FM montante avec un angle marqué au point de jonction : les cris sociaux sont généralement en courbes,
- la fréquence (30 kHz), élevée pour un cri social,
- l'émission de ces signaux en vol (variation de l'intensité conforme à un déplacement linéaire), à intervalles assez réguliers, sans autre émission de type sonar pouvant se rapporter au même individu.

La probabilité est donc forte pour qu'il s'agisse d'émissions de localisation acoustique d'un chiroptère inconnu.

La présence d'une FM montante, linéaire à légèrement concave, pose un problème particulier. Cette caractéristique se retrouve chez les espèces à technologie Doppler basée sur la détection du mouvement, mais leurs signaux se terminent par une FM descendante : Rhinolophidés (WATERS & JONES, 1995), certains Mormoopidés (MACIAS *et al.*, 2006). La FM montante ne semble pas servir au recueil d'informations dans un objectif de localisation acoustique ; elle permettrait un ajustage fin de la hauteur de la partie FC (Tupinier, comm. pers.). C'est bien la partie FM descendante terminale qui est utilisée pour le positionnement dans l'espace de la cible (SIMMONS, 1973).

Or les quatre signaux recueillis à Bernica n'ont pas de partie FM descendante finale. La faible durée de la QFC et ses variations de fréquence et d'inclinaison

ne correspondent pas à une technologie Doppler, qui implique des plages FC planes et invariables d'un signal à l'autre sur une fréquence plus haute.

L'information sur l'environnement est donc recueillie par la partie QFC, ce qui est compatible avec la récurrence des signaux dans notre séquence enregistrée en milieu ouvert, avec des intervalles très longs (450 ms en moyenne). En présence d'obstacles et de proies, cette structure pourrait devenir de la FM descendante ou de la QFC/FM descendante, par analogie avec d'autres types de signaux connus chez certains Emballonuridés ou Molossidés néotropicaux (BARATAUD *et al.*, 2013b). Le déterminisme de la partie FM montante reste inconnu, mais avec seulement quatre signaux dans un seul type de circonstances de vol, la variabilité est loin d'être renseignée.

Aucune hypothèse de taille, de morphologie, d'écologie, ou d'appartenance taxonomique ne peut raisonnablement être tentée. La seule esquisse possible est relative aux structures sonar inhérentes à deux familles présentes dans cette région du monde, Emballonuridés et Molossidés, qui semblent moins contenues dans un schéma sonar strict que les autres familles (AGUIRRE, 2007; BARATAUD *et al.*, 2013b; SILES *et al.*, 2005).

5. Hypothèses concernant la découverte de types acoustiques non identifiés

Quelles sont les interprétations possibles des deux types acoustiques non identifiés? A quelle(s) espèce(s) pourrai(en)t correspondre ces signaux?

Historiquement, deux autres espèces de microchiroptères sont citées sur l'île de la Réunion: le Scotophile de Bourbon *Scotophilus borbonicus*, et la «chauve-souris blanche de Bory *Boryptera alba*» (PROBST, 2002). Si la seconde est d'affiliation taxonomique inconnue, la première appartient à un genre riche de 16 espèces actuellement décrites en Afrique à Madagascar et en Asie, affilié à la famille des Vespertilionidés (sous-famille des Vespertilioninés) (GOODMAN *et al.*, 2005; JACOBS *et al.*, 2006; TRUJILLO, 2005).

Scotophilus borbonicus

Nous ne disposons que de peu d'informations sur cette espèce; elles sont essentiellement narratives sur la couleur et la forme de certaines parties du corps (GEOFFROY SAINT-HILAIRE, 1803).

MOUTOU (1982) et GOODMAN *et al.* (2005) en retracent l'inventaire et l'historique de façon aussi complète que possible, ces derniers ayant pu examiner les restes en peau de ce qui est considéré comme l'un des deux individus récoltés par Macé (l'autre ayant disparu du Muséum de Paris), déposé au *Rijksmuseum van Natuurlijke Historie* de Leiden aux Pays-Bas comme lectotype. Son avant-bras est de 51-52 mm.

Le genre *Scotophilus* réunit à l'heure actuelle 16 espèces (TRUJILLO, 2005), pour la plupart africaines.

Quelques-unes ont fait l'objet d'études acoustiques, mais les conditions d'enregistrement correspondant très souvent à des animaux tenus en main, juste relâchés ou en vols dans une cage, la plupart des descriptions indiquent une structure FM abrupte stéréotypée (BARATAUD, 2012), liée aux circonstances de stress dans un environnement inconnu. Nous avons cependant tenté d'exploiter les informations disponibles, en pondérant les valeurs publiées (abaissement de la FME, par analogie avec d'autres espèces au sonar comparable et correctement étudié dans des conditions naturelles) lorsqu'elles étaient manifestement biaisées par les circonstances d'enregistrement, pour les faire correspondre à une FM aplanie de vol naturel en lisière. Quelques auteurs indiquent cependant des valeurs pour des individus évoluant en milieu ouvert ou semi ouvert (BENNETT & RUSS, 2001; JACOBS & BARCLAY, 2009; TAYLOR, 1999).

La relation d'allométrie établit, au sein d'un cortège taxonomique obéissant aux mêmes exigences de localisation acoustique, une corrélation entre la taille d'une espèce de chiroptère (à travers la mesure de l'avant-bras) et la fréquence de ses émissions (cette dernière étant en relation avec la taille des proies recherchées). Nous avons reporté sur un graphique ces deux variables (FME et avant-bras) pour six espèces africaines et malgaches renseignées par la bibliographie (BENNETT & RUSS, 2001; GOODMAN *et al.*, 2006; JACOBS & BARCLAY, 2009; JACOBS *et al.*, 2006; JACOBS *et al.*, 2007; KOFOKY *et al.*, 2009; TAYLOR, 1999; TAYLOR *et al.*, 2005). Compte tenu de la dimension d'avant-bras connue pour *S. borbonicus*, une valeur moyenne de FME de 36 kHz semble en cohérence avec les courbes formées par les autres espèces (Fig. 13).

Cette valeur prédictive avait pour but de nous fournir sur le terrain une image de recherche acoustique: toute FM aplanie autour de 36 kHz devait être considérée comme suspecte; le genre *Scotophilus* pratiquant également la structure QFC (BENNETT & RUSS, 2001), la valeur correspondante attendue pour *S. borbonicus* allait de 29 à 31 kHz.

Ces valeurs étant proches de celles mesurées au préalable sur des signaux de *Mormopterus francoismoutoui* (grâce à des enregistrements aimablement communiqués par G. Issartel, P. Favre et S.G. Roué), nous avons voulu juger des possibilités de diagnose acoustique. Nous avons donc positionné la valeur théorique de 36 kHz du Scotophile sur un graphique de distribution des signaux du Molosse de La Réunion, en l'alignant sur une largeur de bande classique de FM aplanie (25 kHz); une ellipse centrée sur cette valeur a été formée, pour symboliser le nuage de points avec une pente d'environ 35° conforme à l'évolution habituelle des variables LB / FME affichée par les espèces QFC et FM aplanie (Fig. 14). La zone occupée par cette reconstitution est non recouvrante avec les signaux du Molosse, sauf dans la zone des QFC (LB < 5 kHz).

Les valeurs mesurées sur les signaux du chiroptère spl (Fig. 6) concordent de façon troublante avec

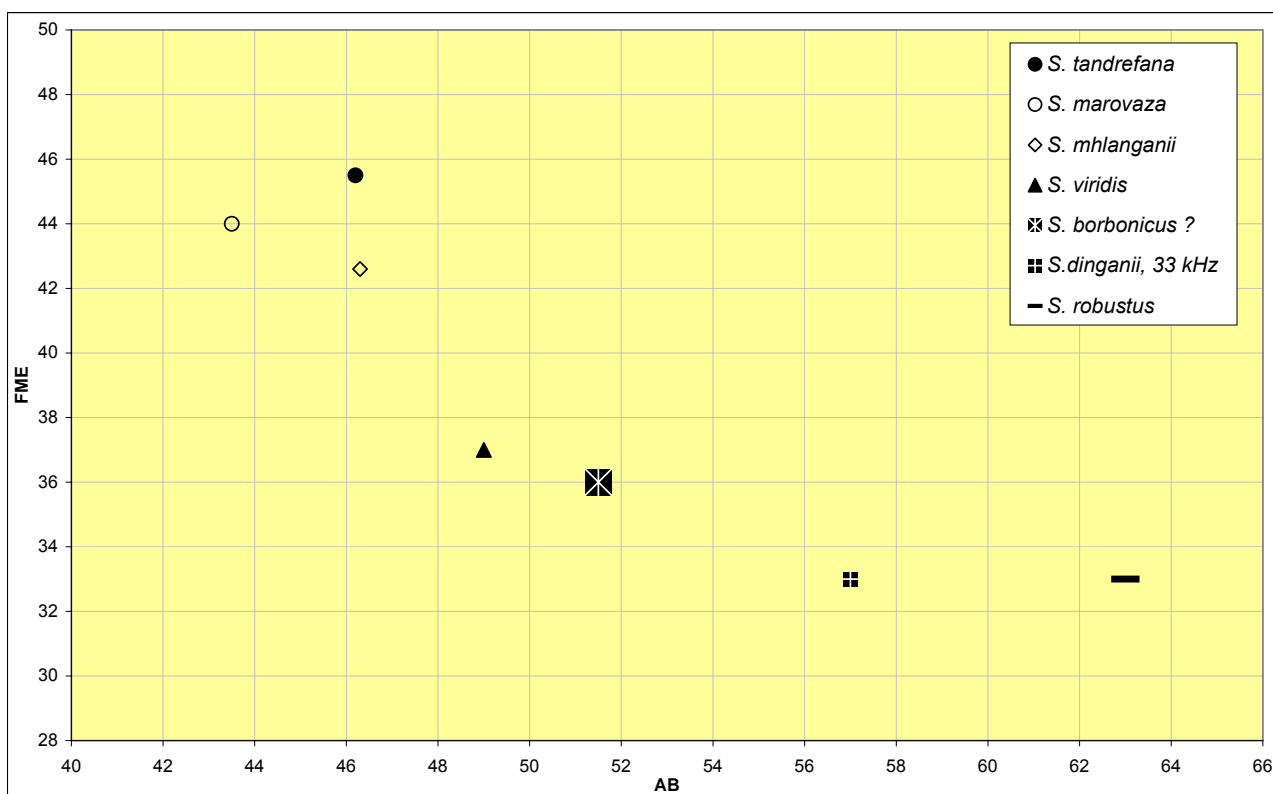


Fig. 13: Loi d'allométrie entre taille du corps (représentée par la longueur de l'avant-bras) et fréquence du maximum d'énergie des signaux sonar pour six espèces du genre *Scotophilus*, et extrapolation de la fréquence des signaux de *S. borbonicus*.

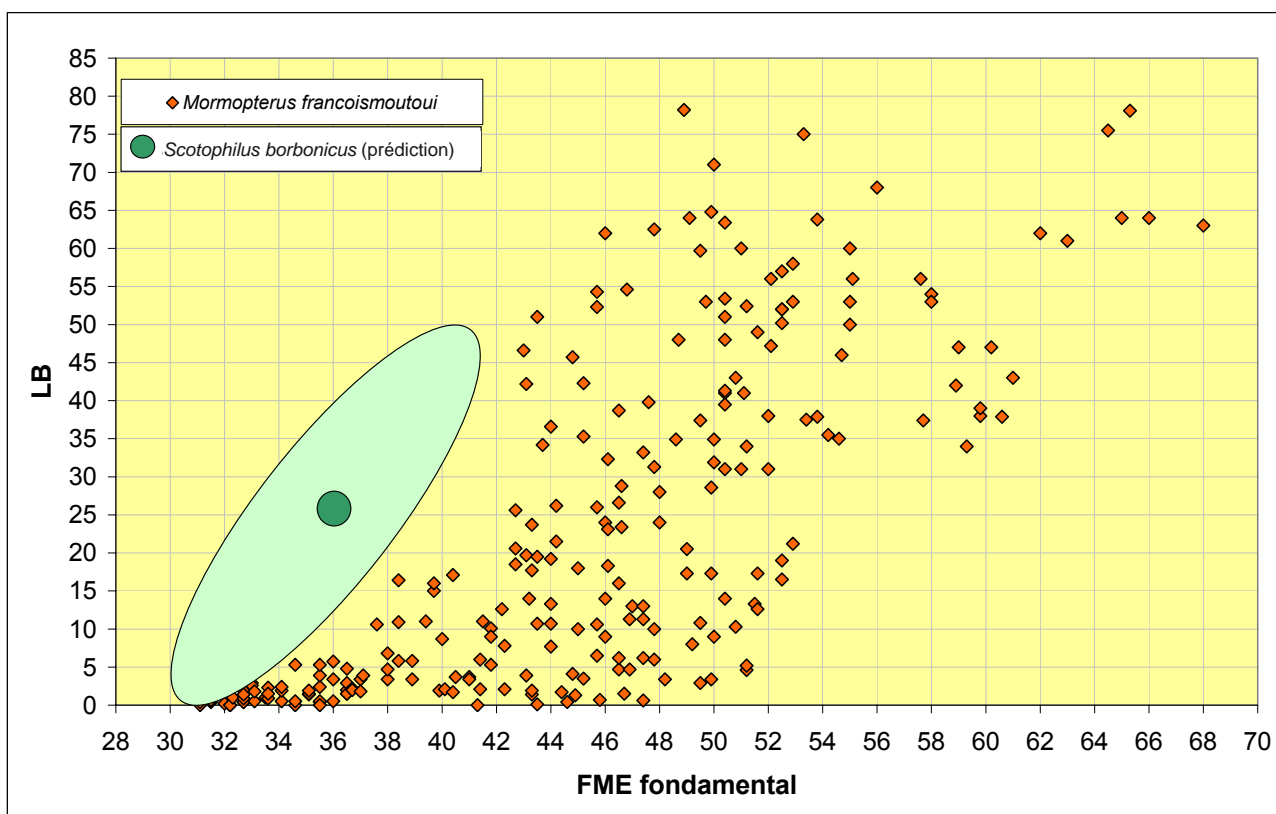


Fig. 14: Ellipse potentielle des signaux de *S. borbonicus* dans le diagramme de distribution des signaux de *M. francoismoutoui*.

l'ellipse prédictive ; elles pourraient ainsi correspondre à *Scotophilus borbonicus*. Seule la capture d'un individu auteur de ces signaux confirmerait cette hypothèse.

Boryptera alba

Cette chauve-souris fait l'objet de deux citations dans les récits naturalistes de BORY DE SAINT-VINCENT (1804). Les deux observations, en des lieux différents, concernent des **petites chauves-souris toutes blanches sous des feuilles de latanier**. Ces quelques mots contiennent tout le mystère et une part de sa clé.

PROBST (2002) résume et commente ces notes aussi brèves que frappantes ; il précise notamment que la rigueur et l'honnêteté de l'auteur ont été vérifiées par de nombreux naturalistes actuels à travers l'exactitude et la précision de ses descriptions.

Le fait que les chauves-souris soient toutes blanches écarte la confusion avec le Taphien (par ailleurs correctement décrit par Bory de Saint-Vincent) dont seul le ventre est immaculé. L'observation de groupes

élimine la possibilité d'individus albinos d'une espèce connue : ce phénomène est suffisamment rare (LEBLANC & TAUPIN, 2004) pour rendre hautement improbable un rassemblement de tels mutants.

En acceptant l'observation de Bory de Saint-Vincent sur la base de son intégrité de naturaliste, il faut admettre l'existence d'une espèce nouvelle pour la faune mondiale. En effet, très peu de chiroptères sont connus à l'heure actuelle pour avoir un pelage entièrement blanc, et leur localisation géographique est circonscrite à l'Amérique tropicale : trois espèces du genre *Diclidurus* (Emballonuridae) et *Ectophylla alba* (Phyllostomidae, famille limitée au Nouveau Monde).

L'apparition au sein d'une population d'un individu leucique ou albinos constitue souvent un handicap pour l'individu concerné : le mutant est repéré plus facilement par les prédateurs, empêchant la mutation de se fixer. Mais pour un chiroptère nocturne, le risque n'est présent qu'au moment du repos dans le gîte diurne ; si ce dernier est dans le feuillage baigné de soleil, la couleur blanche devient un avantage, créant un effacement de



Fig. 15: Feuille de latanier rouge *Latania lontaroides*, arbre endémique de La Réunion, et décor des observations de chauves-souris toutes blanches par Bory de Saint-Vincent en 1804.

la silhouette grâce à la capacité du blanc à réfléchir la couleur ambiante : le pelage de l'animal devient ton sur ton pour un prédateur à vision monochromatique.

L'observation de Bory de Saint-Vincent coïncide avec une telle valeur adaptative : les deux notes proviennent d'individus situés sous les feuilles du Latanier rouge *Latania lontaroides* (Fig. 15), palmier endémique autrefois répandu sur l'île à basse altitude et aujourd'hui menacé d'extinction avec un effectif réduit à quelques dizaines de pieds. La chauve-souris blanche de Bory (nommée *Boryptera alba* par J.-M. Probst) serait donc le résultat d'une telle évolution, cas peut-être unique dans cette partie du monde.

Reste que l'habitat originel décrit comme zones de gîtes diurnes a été anéanti dans les zones basses de l'île durant les deux derniers siècles. Une spécialisation trop étroite peut être fatale à une espèce face aux dégradations de son habitat ; mais dans ce cas la perturbation concernant l'arbre-gîte a certainement été compensée par l'introduction progressive d'autres essences de structure proche, pouvant aussi bien être sélectionnées comme gîtes de substitution.

Il ressort de cette analyse qu'il serait réducteur de sous-estimer les observations de Bory de Saint-Vincent et qu'il est opportun de continuer à étudier la faune chiroptérologique de l'île, une surprise étant toujours possible. A cet égard on ne peut s'empêcher de rapprocher cette hypothèse des signaux très atypiques recueillis à Bernica le 18 avril 2009 par Stéphane Roué : leur structure particulière pourrait relever de la famille des Emballonuridés, qui a déjà engendré des espèces

blanches en Amérique centrale et qui a des représentants (dont *T. mauritanus*) dans cette partie du monde. L'esprit d'ouverture doit donc être associé à toute démarche scientifique dans les recherches à venir sur l'île de La Réunion.

6. Composition spécifique selon les sites

La Figure 16 montre la répartition des espèces ou types acoustiques contactés durant la mission.

Le site de Bernica est le seul à afficher la diversité maximale (quatre taxons). Le Taphien semble absent du sud-est de l'île selon nos résultats ; cependant la faiblesse du temps d'écoute global doit inciter à la prudence.

Dans le Tableau 5, les sites testés ont été regroupés par types paysagers et ordonnés selon un gradient croissant d'altitude.

Il semble que ce soient les ravines et rivières de basse altitude qui cumulent la plus grande diversité. *M. francoismoutoui* confirme son caractère ubiquiste, quels que soient l'altitude et le milieu ; *T. mauritanus* se rencontre aussi en altitude, mais les deux contacts de la Plaine des Cafres et des Makes correspondent chacun à la séquence isolée d'un individu en transit, alors que sur tous les autres sites plusieurs individus chassaient activement (la note sur Cilaos concerne les éclairages du bourg : l'espèce n'a pas été contactée en forêt du Grand Matarum située juste au-dessus qui cumule pourtant 3h25 d'écoute). Le chiroptère sp1 a été contacté sur quatre sites d'une altitude inférieure à 800 m.

Tableau 5 : Liste des espèces contactées par types paysagers et sites, classés par ordre croissant d'altitude.

Types paysagers	Sites	Altitude	<i>M.</i> <i>francoismoutoui</i>	<i>T.</i> <i>mauritanus</i>	chiroptère sp1	chiroptère sp2
zones de bord de mer et ravines basses	Rivière Ste-Suzanne	<10	X	X		
	Ravine Bernica & étang St-Paul	<10	X	X	X	X
	Cap Méchant	<10	X			
	Rivière des Galets	120	X	X	X	
	Grande Chaloupe	90 à 170	X	X		
forêts semi sèches à hygrophiles de basse altitude	Mare Longue	120 à 540	X			
	Rivière Langevin	40 à 840	X			
	Bras des Merles	500	X		X	
forêts basses ; fourrés à <i>Pandanus</i> sp.	Plaine des Palmistes	750	X		X	
	Plaine des Lianes	750	X			
forêts de bois de couleurs et tamarinaies	Bébour	1400	X			
	Cilaos (Grand Matarum et bourg)	1450	X	X		
	Salazie (Bord Martin & Piton Marmite)	1400 à 1800	X			
	Bélouve	1570	X			
	Plaine des Cafres	1600		X		
	Notre-Dame de la Paix	1720	X			
forêts ou fourrés d'altitude	Les Makes	1700 à 2200	X	X		
	Volcan (Bellecombe)	2100 à 2300	X			

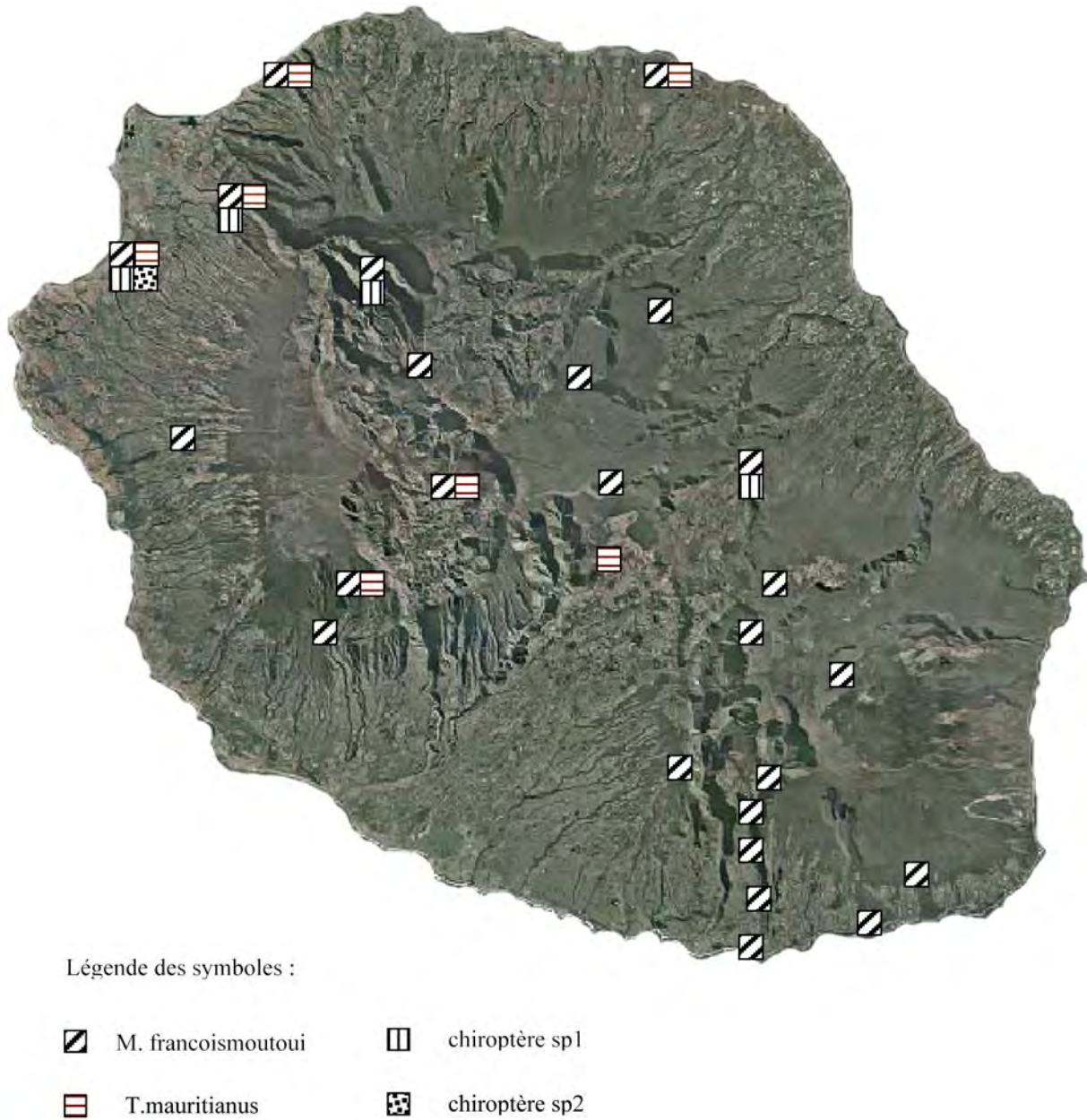


Fig. 16: Répartition des contacts acoustiques attribués à chacune des espèces ou types acoustiques différents, sur fond BDOrtho de l'IGN (avec l'aimable autorisation du PN de La Réunion).

7. Activité de chasse selon les habitats

6595 contacts ont été recueillis, toutes espèces confondues, sur les 38 heures et 15 minutes d'écoute cumulée. *M. francoismoutoui* représente 88% des contacts.

L'indice global est de 172,4 contacts par heure; cet indice moyen masque une forte disparité d'un site à l'autre (Tableau 6).

Les milieux urbains éclairés affichent des valeurs écrasantes les autres types de milieux (Fig. 17); ils sont en effet très attractifs pour certaines espèces de chiroptères insectivores dont la biologie s'adapte bien aux conditions

structurelles et écologiques de ces habitats fortement modifiés, et ceci quelle que soit la latitude (RYDELL & RACEY, 1995). Pour cette catégorie, seuls deux sites ont fait l'objet de relevés: le bourg de Cilaos (alt. 1480 m) et les environs du stade de Sainte-Suzanne (alt. 5 m); la disparité de leurs indices respectifs (552 *versus* 2160 contacts/h) pourrait être liée aux contextes: Cilaos est un îlot urbain de petite taille isolé au fond d'un cirque d'altitude moyenne (invisible sur une photo satellite nocturne), alors que Sainte-Suzanne s'inscrit dans un cordon urbain quasi continu qui suit toute la côte nord de l'île (Fig. 18). L'effet de concentration est largement en faveur du second, et la biomasse d'insectes attirés par

Tableau 6 : Indices d'activité (en nombre de contacts par heure) par types paysagers et sites classés par ordre croissant d'altitude.

Types paysagers	Sites	Altitude	Indice d'activité (N.c/h)
zones de bord de mer et ravines basses	Rivière Ste-Suzanne	<10	2160,0
	Ravine Bernica & étang St-Paul	<10	1176,9
	Cap Méchant	<10	84,0
	Rivière des Galets	120	1273,7
	Grande Chaloupe	90 à 170	140,5
forêts semi sèches à hygrophiles de basse altitude	Mare Longue	120 à 540	2,2
	Rivière Langevin	40 à 840	159,9
	Bras des Merles	500	390,0
forêts basses ou fourrés à <i>Pandanus</i> sp.	Plaine des Palmistes	750	47,2
	Plaine des Lianes	750	6,3
forêts de bois de couleurs et tamarinaies	Bébour	1400	28,4
	Cilaos (Grand Matarum et bourg)	1450	100,4
	Salazie (Bord Martin ; Piton Marmite)	1400 à 1800	89,9
	Bélouve	1570	121,2
	Plaine des Cafres	1600	2,0
	Notre-Dame de la Paix	1720	79,5
forêts ou fourrés d'altitude	Les Makes	1700 à 2200	163,4
	Volcan (Bellecombe)	2100 à 2300	7,7

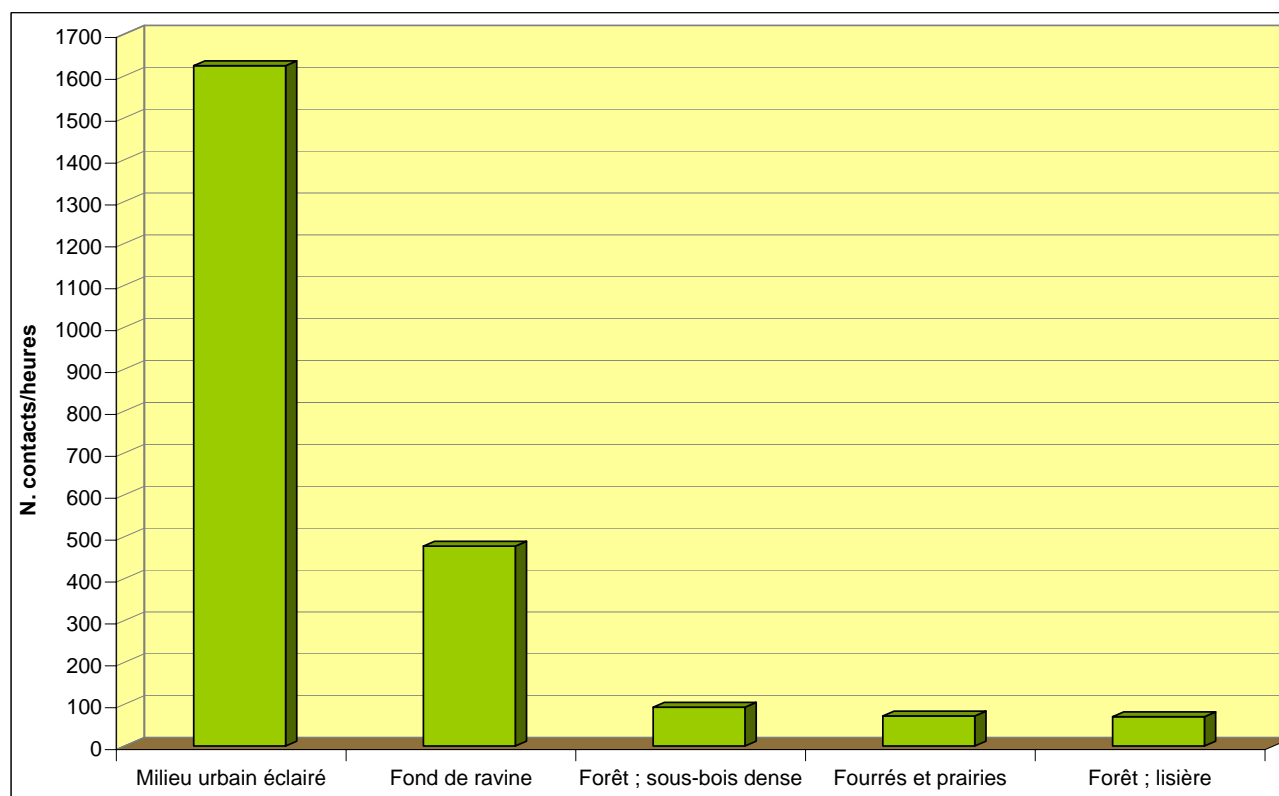


Fig. 17 : Intensité de l'activité toutes espèces confondues par grands types de milieux.

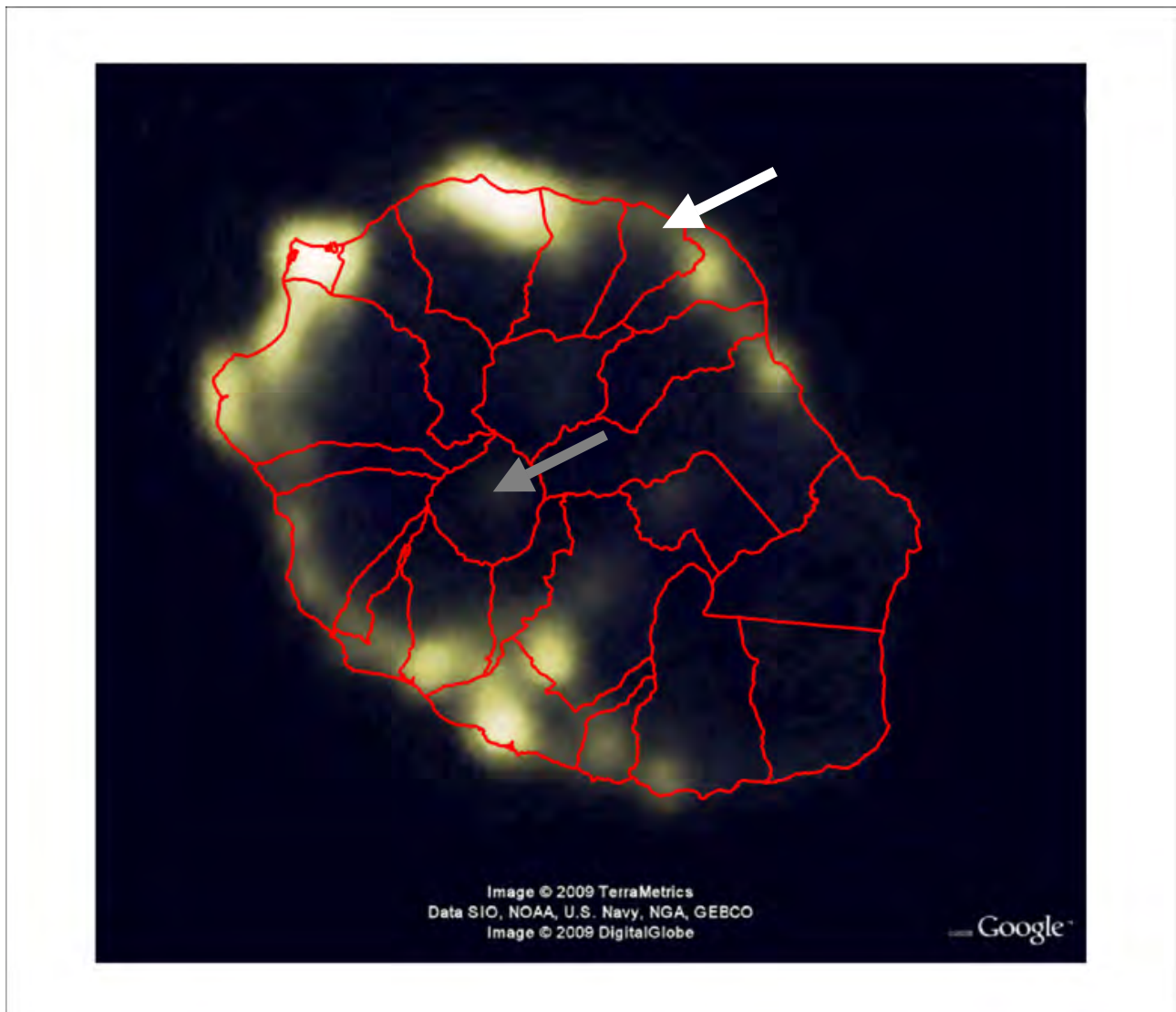


Fig. 18: Situation géographique des stations d'écoute en bourg éclairé (flèche blanche en haut: Sainte-Suzanne; flèche grise au centre: Cilaos), sur photo satellite nocturne de La Réunion (avec le contour des communes) montrant les zones d'urbanisation éclairées.

les lampadaires est sans doute en relation avec l'intensité lumineuse globale.

Pour les seuls habitats forestiers, l'indice d'activité global est de 86,8 contacts/h; ce niveau d'activité est conforme aux valeurs relevées dans les forêts tempérées de métropole (suivant une méthodologie identique), avec des indices moyens variant de 15 à 120 contacts/h selon les contextes écologiques et altitudinaux (BARATAUD 2002b, 2006; BARATAUD *et al.*, 2013a). Il est par contre bien plus faible que dans les forêts de Guadeloupe: 262 c/h (BARATAUD & GIOSA, 2011) ou de Martinique: 180 c/h (BARATAUD *et al.*, 2011); ces deux îles, plus petites que La Réunion mais moins isolées, ont un cortège d'espèces plus important (respectivement treize et onze).

Une différence notable d'activité a été observée entre

les écoutes effectuées en lisière et sur les pistes forestières à ciel ouvert (69,9 contacts/h) et celles provenant du sous-bois dense (92,7 contacts/h). Ce dernier chiffre, banal dans la plupart des contextes biogéographiques, devient particulièrement étonnant si l'on considère qu'aucune des espèces de microchiroptères de l'île n'est *a priori* adaptée à circuler en vol dans un milieu encombré d'obstacles: la morphologie alaire typique des Molossidés, et encore moins celle du Taphien, ne font pas d'eux des chasseurs de sous-bois dense. Or *M. francoismoutoui* s'est avéré chasser dans ce type de milieux de façon régulière avec un niveau d'activité dépassant le cadre de l'anecdote.

Aussi l'effort d'écoute dans les stations forestières à sous-bois dense a été accru (46% du temps total d'inventaire), car il s'est avéré intéressant d'approfondir

l'étude du comportement forestier du Molosse de La Réunion.

L'hétérogénéité entre sites forestiers est grande (Fig. 19); le gradient affiché par l'ordre de présentation des sites semble indépendant de l'altitude.

La différence entre les sites de Bébour (sentier du Piton de Bébour; 24,9 contacts/h) et Bélouve (sentier de l'Ecole Normale; 121,2 contacts/h) est difficile à expliquer: ils ne sont distants que de 6 km et assez comparables en nature et structure de peuplements. La hauteur de la canopée et l'hygromorphie du sol, globalement plus élevées à Bélouve, pourraient respectivement faciliter la circulation en sous-bois des molosses et générer une plus grande abondance de proies (diptères notamment).

L'écoute en forêt de Bon Accueil est peut-être moins significative que sur les autres sites à cause de l'heure plus tardive (21h50 à 22h15, contre 19h à 21h en moyenne): tous nos résultats en Europe et aux Antilles indiquent une baisse drastique de l'activité au-delà des 2h30 à 3h qui suivent les premiers contacts crépusculaires.

Le site de Mafate (Bras des Merles en aval de l'îlet Cerneau) affiche un niveau d'activité record (355 contacts/h), avec au moins deux explications possibles: le point d'écoute était situé à proximité du ruisseau (ressources alimentaires supérieures?) et le vallon est en connexion avec la rivière des Galets qui rejoint la zone à forte densité de peuplement humain (et donc de lumières artificielles). Ce dernier paramètre est valable également

pour l'autre forêt semi-sèche du site de Grande Chaloupe (207,5 contacts/h).

Il est frappant de constater que la forêt de Mare Longue, un des fleurons forestiers de l'île par son niveau de naturalité, soit le parent pauvre de ces résultats (1,3 contacts/h, malgré 3h10 d'écoute cumulée, sur deux sites, à l'horaire optimal). Or ce site est situé dans une partie de l'île très peu urbanisée, et ce contexte global à naturalité plus forte pourrait induire une absence d'influence des éclairages nocturnes sur les populations de chiroptères, et notamment de Molosse de La Réunion. Globalement il semble que l'activité des sites, quel que soit le type d'habitat, décroît du nord-ouest vers le sud-est, suivant en cela les variations de densité de population humaine et d'intensité des éclairages artificiels (Fig. 20).

La pluviosité, plus forte sur le versant est/sud-est (côte au vent), pourrait être également un facteur influençant l'activité. Mais nous manquons de relevés fiables visant à comparer, pour chaque couple «habitat-niveau altitudinal» le versant est et le versant ouest; cette comparaison, fort intéressante, s'avérerait cependant délicate à mettre en place à cause des multiples paramètres créant un différentiel entre les deux versants (dégradation des milieux par l'homme, effet de foehn, effet de ravine, etc.) (BLANCHART, 2000).

L'altitude ne semble pas avoir une influence évidente sur l'activité: certes les sites au niveau de la mer affichent une valeur record (Tableau 7), mais cette valeur retombe

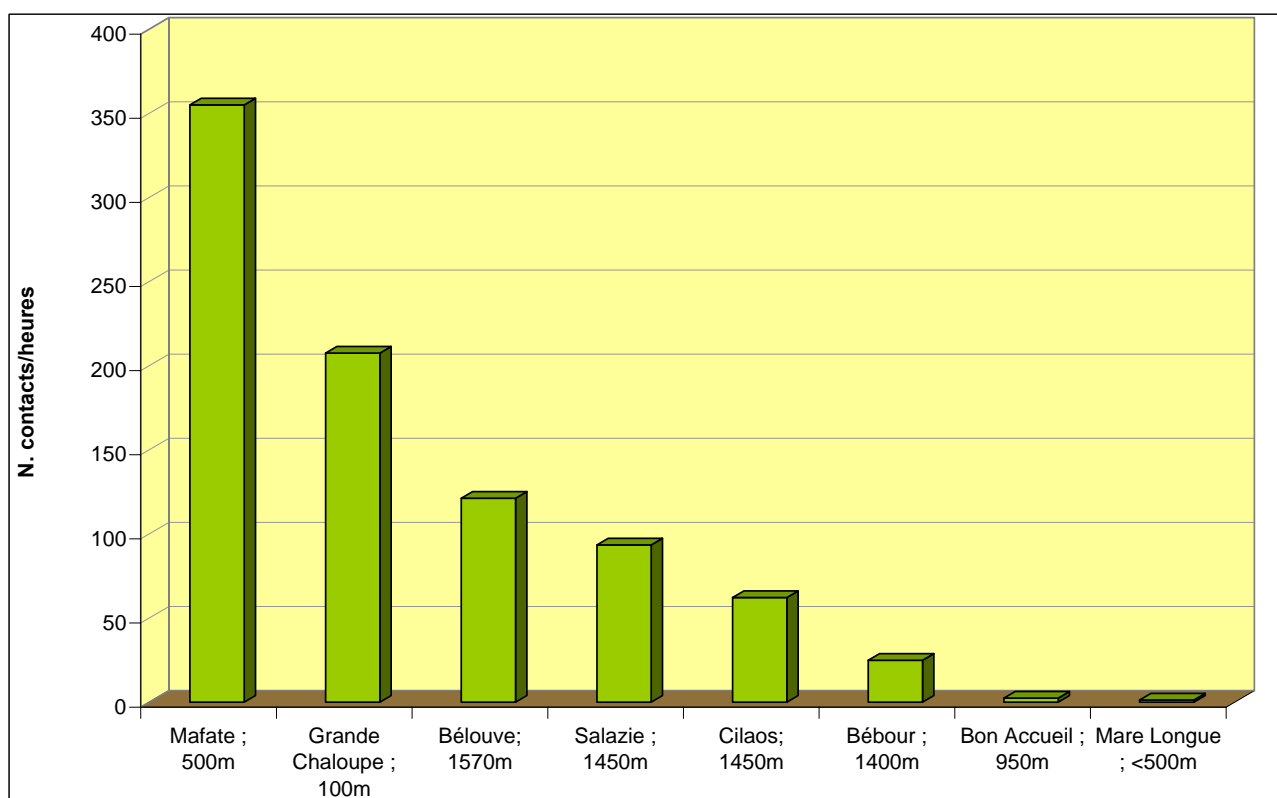


Fig. 19: Activité des chiroptères dans les sites forestiers à sous-bois dense.

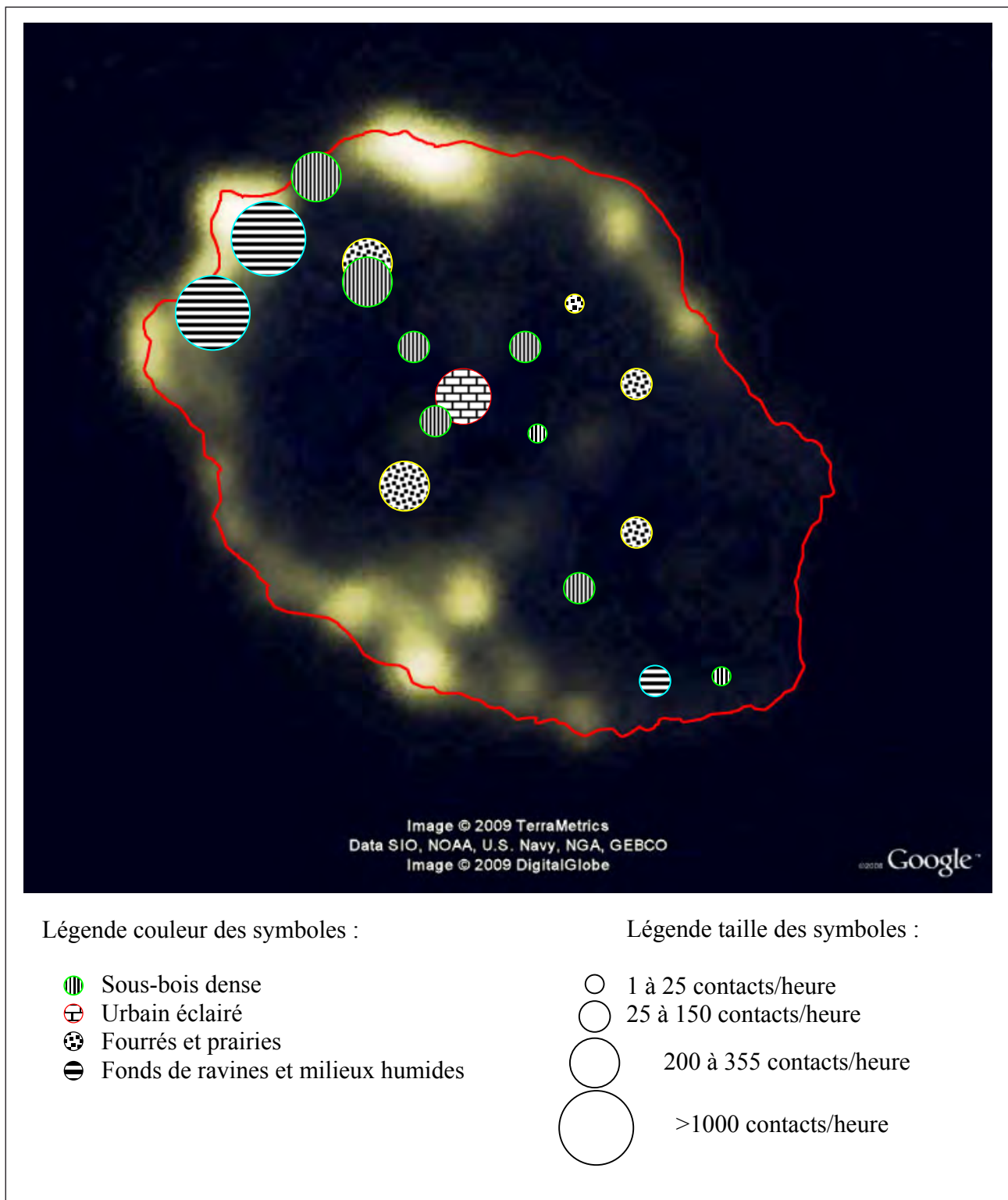


Fig. 20: Activité des chiroptères (toutes espèces confondues) sur leurs terrains de chasse, sur fond de carte de l'île montrant les zones d'urbanisation (densité en fonction de l'intensité de l'éclairage nocturne). Quel que soit l'habitat, les sites à forte activité de chasse sont plus ou moins directement connectés aux zones urbanisées éclairées la nuit.

au niveau le plus bas pour la tranche immédiatement supérieure (10 à 100 m). Ceci peut être dû à un effet site (bas de rivière Langevin, et bas du sentier des Anglais à Grande Chaloupe) ou à un biais lié à la faiblesse du temps d'échantillonnage pour cette tranche (45 min). Les indices restent élevés jusqu'à 2000 m et moyens sur le volcan à plus de 2000 m. Une étude dans les Alpes françaises du sud a montré un niveau d'activité moyen de 63,4 contacts/h entre 1800 et 2150 m d'altitude (BARATAUD, 2012).

Tableau 7: Activité des chiroptères toutes espèces confondues (en nombre de contacts/heure), en fonction de l'altitude

Altitude	Temps d'écoute (tranches 5 min)	N. contacts	Indice d'activité (N. contacts/h)
< 10	22	2467	1345,6
10 à 100	9	26	34,7
100 à 500	115	1963	204,8
500 à 1000	97	633	78,3
1000 à 1500	87	549	75,7
1500 à 2000	96	805	100,6
2000 à 2350	33	152	55,3

Chaque espèce est dotée d'un sonar dont les caractéristiques sont adaptées à son comportement de vol et son habitat préférentiel. Ainsi une espèce au vol rapide en milieu aérien utilisera des signaux QFC longs lui permettant de sonder loin devant elle, alors qu'une espèce spécialiste du sous-bois utilisera en permanence des signaux FM abrupte. Les intensités phonatoires sont ainsi fort diverses et constituent souvent un caractère spécifique peu soumis à variation. Il est donc fallacieux de comparer l'activité d'espèces montrant une telle disparité dans l'intensité du sonar, la probabilité de contacter les unes et les autres n'étant pas identique.

Le Molosse de La Réunion affiche une valeur bien supérieure aux deux autres espèces contactées (Tab. 8), bien que son intensité d'émission soit parmi les moins

fortes sur l'île; cela confirme son caractère dominant, aussi bien en termes d'effectifs que de distribution. Le Taphien, bien que perceptible à une distance au moins deux fois supérieure, ne totalise que 11,3% des contacts, avec une présence sur moins de 50% des sites. Le chiroptère sp1 semble minoritaire; sa présence sur quatre sites permet cependant d'envisager l'existence d'une population installée; des effectifs supposés faibles et un comportement de chasse individuel pourraient engendrer une fragilité forte de ses populations face à celles de *M. francoismoutoui*, qui chasse en groupe très peuplé.

CONCLUSION

Cette mission a permis de cerner le répertoire acoustique de deux espèces de microchiroptères de La Réunion, de découvrir deux autres répertoires différents appartenant à des espèces non connues et de dresser la liste des critères permettant une diagnose de ces quatre types acoustiques. Nos travaux ont également permis de tester l'application d'un protocole d'évaluation des habitats, en fournissant des premiers résultats prometteurs.

Tous nos résultats (caractéristiques du sonar des espèces, activité comparée entre habitats et secteurs géographiques) soulèvent des questions qui impliquent un approfondissement de recherche dans les années à venir. Les pistes les plus importantes nous semblent être les suivantes :

- *Chiroptera* spp.: poursuivre les écoutes et enregistrements sur les sites déjà référencés et sur l'ensemble de l'île pour préciser la répartition des espèces; augmenter l'effort de capture avec du matériel adapté aux hauteurs de vol pratiquées; ces deux méthodes sont complémentaires: la précision sur la variabilité acoustique apportée par de nouvelles prospections au détecteur et la découverte de nouvelles stations viendraient conforter et préciser nos premières descriptions et hypothèses, la capture est indispensable à la validation d'éventuelles espèces nouvelles;
- *M. francoismoutoui*: étude du régime alimentaire dans différentes zones (en comparant les individus chassant en milieu urbain et ceux chassant en zones forestières d'altitude); compléter les relevés biométriques et

Tableau 8: Activité des différentes espèces de chiroptères, selon l'intensité de leurs émissions sonar

Intensité d'émission	Espèces	N. contacts	Indice d'activité	N. sites
moyenne (10 à 50 m)	Chiroptera sp1	45	1,2	4
	<i>M. francoismoutoui</i>	5802	152,4	18
forte (100 m)	<i>T. mauritanus</i>	748	19,6	8
Total		6595	172,4	19

effectuer des prélèvements pour analyses génétiques, afin d'évaluer la variabilité et son éventuelle corrélation avec des zones géographiques ou des populations aux comportements différenciés; multiplier les points d'écoute dans différents habitats en comparant les deux versants (au vent *versus* sous le vent), les zones plus ou moins proches de l'urbanisation, etc.; affinage d'une méthodologie de comptage des individus dans plusieurs gîtes (grotte des Trois Bassins, église de Grand Ilet, kiosque de Cap Méchant,...), et élaboration d'un protocole de suivi à long terme des populations par comptages réguliers;

- *T. mauritanus*: étude du régime alimentaire (évaluation de la compétition avec *Mormopterus*); suivi de quelques gîtes avec comptages saisonniers des individus sur une période pluriannuelle pour évaluer la tendance des populations;
- étude comparée des habitats: étendre les stations d'écoute au détecteur d'ultrasons à l'ensemble des habitats de l'île, en atteignant une valeur significative de temps d'écoute par item; répéter éventuellement ce sondage tous les cinq à dix ans pour évaluer d'éventuels changements, notamment en relation avec des épisodes cycloniques forts, pour évaluer l'impact de telles perturbations sur les chiroptères et/ou leurs proies;
- des actions de conservation doivent être engagées en communiquant auprès des élus municipaux pour: 1) convertir progressivement les éclairages de type lampe à vapeur de mercure (blanc) en lampe à sodium basse pression (orange) attirant moins les insectes; 2) limiter progressivement les éclairages en intensité, en nombre, en surface et en temps (deux premières heures et dernière heure de la nuit). Il est important, pour que les principales niches écologiques soient rétablies, que la gestion forestière soit favorable à la préservation et la restauration des forêts naturelles avec des essences strictement indigènes, en particulier dans les étages de végétation les plus touchés par la présence humaine. Il y aurait par exemple urgence à favoriser la plantation de Lataniers endémiques en formation dispersée ou compacte, partout où cela est possible.

L'effort de recherche (fondamentale comme appliquée) est donc conséquent. Beaucoup des actions préconisées s'inscrivent sur le moyen à long terme, et une absence de suivi des actions initiées serait dommageable à leur prolongement efficace. La constitution d'une équipe sur l'île de La Réunion spécialisée dans l'étude des chiroptères viendrait coordonner et motiver les ressources humaines disponibles.

REMERCIEMENTS

Cette mission a été commandée et financée par le Parc National de la Réunion (PNRun), sous l'impulsion de son responsable du service scientifique Benoît Lequette. Elle a reçu un soutien logistique (mise à disposition

de matériel de détection ultrasonore, d'un véhicule, de matériel de camping) et humain important de la Brigade Nature de l'Océan Indien (BNOI), sous l'impulsion de son chef Philippe Mongin et de son agent Eric Buffard, habilité à la capture des chiroptères.

Pas moins de 30 personnes ont contribué, de façon ponctuelle à permanente, à faire de cette mission un succès tant sur le plan scientifique qu'humain. Nous tenons à remercier chaleureusement:

Au PNRun:

- Benoît Lequette, responsable du service scientifique;
- Jean-Michel Probst, conseiller en écologie secteur ouest, qui nous a enrichi de ses connaissances encyclopédiques sur l'île, sa faune et sa flore; présence sur le terrain: 18-20, 24-27, 30 mars-1^{er} avril;
- Jean-Noël Loireau, garde moniteur secteur sud; ses connaissances en bioacoustique acquises en métropole ont été un atout durant la mission; présence sur le terrain: 18, 20-24, 26, 29-31 mars;
- Jean-Cyril Notter, géomaticien, qui a résolu dans la bonne humeur nos problèmes de cartographies sur GPS;
- Marc Salamolard, responsable faune; présence sur le terrain: 17 mars; 2 avril à la restitution;
- Jean-Marie Pause, conseiller en écologie secteur est; présence sur le terrain: 26 mars; 2 avril à la restitution;
- Vincent Turquet, conseiller en écologie secteur sud; présence sur le terrain: 22 mars;
- Hermann Thomas, conseiller en écologie secteur nord; présence sur le terrain: 30 et 31 mars;
- Sébastien Rives, garde moniteur secteur ouest; présence sur le terrain: 18 mars;
- Caroline Robert, médiatrice secteur nord; présence sur le terrain: 17, 30 et 31 mars;
- Rodolphe Blin, médiateur secteur nord; présence sur le terrain: 17 et 29 mars;
- Gabriel de Guigne, médiateur secteur nord; présence sur le terrain: 30 et 31 mars;
- Jean-François Begue, médiateur secteur est; présence sur le terrain: 26 mars;
- François Virassami, médiateur secteur est; présence sur le terrain: 26 mars;
- David Fontaine, médiateur secteur est; présence sur le terrain: 26 mars;

A la BNOI:

- Philippe Mongin, chef de la brigade, pour son accueil et sa motivation;
- Eric Buffard, agent, dont les compétences n'ont d'égales que l'efficacité; présence sur le terrain: 17-20, 23, 25, 29 mars-1^{er} avril;
- Stephan Bautista, agent; présence sur le terrain: 26 et 27 mars;
- Emmanuel Fourgeaud, agent; présence sur le terrain: 21 et 22 mars;
- Jean-François Cornuaille, technicien; présence sur le terrain: 24 mars;

Enfin, l'île est riche de ressources humaines dans les domaines scientifiques et naturalistes; nous leur devons une aide précieuse et des moments de convivialité appréciés:

- Lydie Héré, étudiante en Master 2 à l'université de La Réunion, qui effectue son stage M2 au PNRun sur le thème des chiroptères; présence: tous les jours sur le terrain (sauf 1^{er} avril);
- Stéphane Roué, chiroptérologue confirmé; présence sur le terrain: 17, 21, 22, 25-29 mars, 1^{er} avril; le 2 avril à la restitution;
- Thomas Duval, vétérinaire et naturaliste, président de l'association «Nature Océan Indien»; présence sur le terrain: 17-19, 21-23, 25 mars;
- Amélie Desvars, dont le travail de thèse de vétérinaire nous a permis de recueillir des données biométriques sur des individus issus de capture au filet sur les lieux d'écoute; présence sur le terrain: 17-19 mars;
- Jean-Maurice Tamon, botaniste spécialiste des fougères et orchidées, qui nous a accueillis très amicalement chez lui; présence sur le terrain: 26 mars;
- André Fleurence, ornithologue à la SEOR; présence sur le terrain: 28 mars; le 2 avril à la restitution;
- Sarah Caceres, ingénieur à l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage; présence sur le terrain les 18 et 19 mars;
- Max Félicité, botaniste et arpenteur des reliefs de l'île; présence sur le terrain: 30 et 31 mars;

RESUME

Quatre espèces de microchiroptères ont historiquement été mentionnées sur l'île de La Réunion (Mascareignes, Océan Indien). Deux d'entre elles (*Mormopterus francoismoutoui*, Molossidæ, et *Taphozous mauritanus*, Emballonuridæ) sont actuellement bien présentes, mais les deux autres espèces (*Scotophilus borbonicus*, Vespertilionidæ, et la «chauve-souris blanche de Bory», famille inconnue) n'ont pas été revues depuis leurs premières mentions au tout début du XIX^e siècle.

Les émissions sonar de *M. francoismoutoui* et *T. mauritanus* sont décrites et interprétées en termes d'écologie acoustique: leur identification au détecteur d'ultrasons est aisée, et les caractéristiques de leurs sonars révèlent une plasticité inédite pour la première, et une spécialisation alimentaire possible pour la seconde.

Lors des enregistrements de terrain, deux types acoustiques différents de ceux de *M. francoismoutoui* et *T. mauritanus* ont été identifiés; les caractéristiques de l'un d'eux sont très proches de celles d'espèce malgaches et africaines du genre *Scotophilus* et pourraient appartenir à *S. borbonicus*.

La densité d'utilisation de plusieurs habitats de chasse est étudiée; elle donne des indications sur les niches écologiques respectives des deux espèces les plus communes.

BIBLIOGRAPHIE

- AGUIRRE, L.F. (Ed.) 2007. *Historia natural, Distribution y conservación de los Murciélagos de Bolivia*. Editorial: Centro de Ecología y Difusión Simon I. Patino. Santa Cruz, Bolivia. 416 pp.
- ARCHAUX, F. 2008. Méthode de suivi au détecteur des chiroptères en forêt: combien de visites et quelle durée d'écoute pour évaluer la diversité spécifique? ONF-CEMAGREF. Rapport 8 pp.
- ARLETTAZ, R. 1996. Feeding behaviour and foraging strategy of free-living mouse-eared bats, *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Animal Behaviour* 51: 1-11.
- ARLETTAZ, R., S. GODAT & H. MEYER. 2000. Competition for food by expanding pipistrelle bat populations (*Pipistrellus pipistrellus*) might contribute to the decline of lesser horseshoe bats (*Rhinolophus hipposideros*). *Biological Conservation* 93: 55-60.
- BAAGØE, H.J. 1987. The Scandinavian bat fauna: adaptive wing morphology and free flight in the field. In: FENTON, M.B., P. RACEY & J.M.V. RAYNER (ed.). *Recent advances in the study of bats*. Cambridge University Press: 57-74.
- BARATAUD, M. 1996. Ballades dans l'in audible; identification acoustique des chiroptères de France. Sittelle, Mens. 2 CD + livret 47 pp.
- BARATAUD, M. 2002a. Méthode d'identification acoustique des chiroptères de France. Sittelle, Mens. CD + livret 14 pp.
- BARATAUD, M. 2002b. Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères en vallée d'Asco (Corse) et bioévaluation des peuplements forestiers à Pin laricio. Rapport final. 20 pp. + annexe. http://ecologieacoustique.fr/?attachment_id=46
- BARATAUD, M. 2006. Inventaire des chiroptères sur leurs terrains de chasse au sein du PNR Oise-Pays de France. Rapport 13 pp. http://ecologieacoustique.fr/?attachment_id=659
- BARATAUD, M. 2010. Bioévaluation des peuplements de mélèze commun (*Larix decidua*) dans le Parc National du Mercantour, par l'étude des chiroptères en activité de chasse. Rapport d'étude. 41 pp.
- BARATAUD, M. 2011. Adaptation du sonar de *B. barbastellus* à la capture de papillons tympanés: un cas de mimétisme acoustique trompeur? *Le Vespère* 2: 95-105.
- BARATAUD, M. 2012. *Ecologie acoustique des chiroptères d'Europe. Identification des espèces, études de leurs habitats et comportements de chasse*. Biotope, Mèze; Muséum national d'histoire naturelle, Paris (collection Inventaires et biodiversité), 344 p.
- BARATAUD, M., D. DEMONTOUX, P. FAVRE, S. GIOSA & J. GRANDADAM. 2013a. Bioévaluation des peuplements de mélèze commun (*Larix decidua*) dans le Parc National du Mercantour, par l'étude des chiroptères en activité de chasse. *Le Rhinolophe* 19: 59-86.
- BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2011. Etude acoustique des chiroptères de Guadeloupe: répartition et utilisation de l'habitat. Rapport 28 pp.
- BARATAUD, M., S. GIOSA, G. ISSARTEL & J. JEMIN. 2011. Bioévaluation des forêts de Martinique par l'étude de l'activité des guildes de chiroptères; synthèse 2008-2011. Rapport d'étude. 31 pp.
- BARATAUD, M., S. GIOSA, F. LEBLANC, V. RUFRAÏ, T. DISCA, L. TILLON, M. DELAVAL, A. HAQUART & M. DEWYNTER. 2013b. Identification et écologie acoustique des chiroptères de Guyane Française. *Le Rhinolophe* 19: 103-145.

- BARATAUD, M., F. LEBLANC & S. GIOSA. 2007. Etude acoustique des chiroptères de Guadeloupe; mission de recherche, 21 février – 14 mars 2007. Rapport 16 pp. + annexes 55 pp.
- BARCLAY, R.M.R., M.B. FENTON, M.D. TUTTLE & M.J. RYAN. 1981. Echolocation calls produced by *Trachops cirrhosus* (Chiroptera; Phyllostomatidae) while hunting for frogs. *Canadian Journal of Zoology* 59: 750-753.
- BENNETT, D. & J. RUSS. 2001. *The bats of Madagascar*. A field guide with descriptions of echolocation calls. Viper Press, U.K. 96 pp.
- BLANCHART, F. 2000. *Guide des milieux naturels La Réunion-Maurice Rodrigues*. Ulmer. 384 pp.
- BLOOD, D.R. & D.A. Mc FARLANE. 1988. A new method for calculating the wing area of bats. *Mammalia* 52 (4): 600-603.
- BORY DE SAINT-VINCENT, J.B. 1804. Voyage dans les quatre principales îles des mers australes d'Afrique fait par ordre du gouvernement pendant les années neuf et dix de la république (1801-1802). Buisson, Paris, T. I, II & III.
- DENZINGER, A., E. K. V. KALKO & G. JONES. 2004. Ecological and evolutionary aspects of echolocation in bats. Pp. 331-339. In: THOMAS, J. A., C. F. MOSS & M. VATER (ed.). *Echolocation in bats and dolphins*. University of Chicago Press, Chicago, 631 pp.
- FULLARD, J.H. 1987. Sensory ecology and neuroethology of bats and moths: interactions on a global perspective. In: FENTON, M.B., P. RACEY & J.M.V. RAYNER (ed.). *Recent advances in the study of bats*. Cambridge University Press: 244-272.
- GEOFFROY-SAINT-HILAIRE, E. 1803. Mémoire sur le genre et les espèces de Vespertilion, l'un des genres de la famille des chauves-souris. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle* 8: 201.
- GOODMAN, S.M., S. G. CARDIFF, J. RANIVO, A.L. RUSSELL & A.D. YODER. 2006. A new species of *Emballonura* (Emballonuridae: Chiroptera) from the dry regions of Madagascar. *American Museum Novitates* 3538: 1-24.
- GOODMAN, S.M., B. JANSEN VAN VUUREN, F. RATRIMOMANARIVO, J.-M. PROBST & R.C.K. BOWIE. 2008. Specific status of populations in the Mascarene islands referred to *Mormopterus acetabulosus* (Chiroptera: Molossidae), with description of a new species. *Journal of Mammalogy*, 89(5): 1316-1327.
- GOODMAN, S.M., R.K.B. JENKINS & F.H. RATRIMOMANARIVO. 2005. A review of the genus *Scotophilus* (Mammalia, Chiroptera, Vespertilionidae) on Madagascar, with the description of a new species. *Zoosystema* 27 (4): 867-882.
- ISSARTEL, G. 2004. Contribution à une meilleure connaissance des chiroptères de l'île de La Réunion. Rapport DIREN – SFEPM. 16 pp.
- JACOBS, D.S. & R.M.R. BARCLAY. 2009. Niche differentiation of two sympatric sibling bat species, *Scotophilus dinganii* and *Scotophilus mhlangani*. *Journal of Mammalogy* 90(4): 879-887.
- JACOBS, D.S., N.E. GEETA, M.C. SCHOEMAN & C.A. MATTHEE. 2006. Cryptic species in an insectivorous bat, *Scotophilus dinganii*. *Journal of Mammalogy* 87(1): 161-170.
- JACOBS, D.S., E.J. KELLY, M. MASON & S. STOFFBERG. 2007. Thermoregulation in two free-ranging subtropical insectivorous bats species: *Scotophilus* species (Vespertilionidae). *Canadian Journal of Zoology* 85: 883-890.
- KOFOKY, A.F., F. RANDRIANANDRIANINA, J. RUSS, I. RAHARINANTENAINA, S.G. CARDIFF, R.K.B. JENKINS & P.A. RACEY. 2009. Forest bats of Madagascar: results of acoustic surveys. *Acta Chiropterologica* 11(2): 375-392.
- LEBLANC, F. & F. TAUPIN. 2004. Découverte d'un jeune grand murin (*Myotis myotis*) albinos en Corrèze (19) (France): essai de synthèse sur les cas d'albinisme des chiroptères en Europe. *Le Rhinolophe* 17: 23-27.
- LEBOULENGER, F., F. LEUGE & D. MASSON. 1990. Existe-t-il une bonne méthode pour mesurer les doigts des chauves-souris? *Le Rhinolophe* 7: 11-18.
- MACIAS, S., E.C. MORA & A. GARCIA. 2006. Acoustic identification of mormoopid bats: a survey during the evening exodus. *Journal of Mammalogy* 87(2): 324-330.
- MORA, E.C., C. IBANEZ, S. MACIAS, J. JUSTE, I. LOPEZ & L. TORRES. 2011. Plasticity in the echolocation inventory of *Mormopterus minutus* (Chiroptera, Molossidae). *Acta Chiropterologica* 13(1): 179-187.
- MOUTOU, F. 1982. Note sur les chiroptères de l'île de La Réunion. *Mammalia* 46 (1): 35-51.
- NEUWEILER, G. 1989. Foraging ecology and audition in echolocating bats. *Trends in Ecology & Evolution* 4: 160-166.
- NORBERG, U.M. 1981. Flight, morphology in the ecological niche of some birds and bats. In: DAY, M.H. (ed.). *Vertebrate Locomotion*. London Academic Press. Symposia of the Zoological Society of London 48: 173-197.
- PAVEY, C.R. & C.J. BURWELL. 1998. Bat predation on eared moths: a test of the allotonic frequency hypothesis. *Oikos* 81: 143-151.
- PETTERSON, R.L., J.L. EGER & L. MITCHELL. 1995. *Faune de Madagascar*, vol. 84. Chiroptères. Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. 207 pp.
- PROBST, J.M. 2002. *Récits anciens de naturalistes à l'île Bourbon*. Le 1^{er} guide des espèces disparues de La Réunion (Reptiles, Oiseaux, Mammifères). Association Nature et Patrimoine. 112 pp.
- ROEDER, K.D. 1967. *Nerve cells and insect behaviour*. 2nd ed. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- RYDELL, J. & P.A. RACEY. 1995. Street lamps and the feeding ecology of insectivorous bats. *Symposium Zoological Society London* 67: 291-307.
- SCHNITZLER, H.U. & E.K.V. KALKO. 1998. How bats search for food. In: KUNZ T.H. & RACEY P.A. (ed.), *Bats: phylogeny, morphology, and conservation biology*. Smithsonian Institution Press, Washington: 183-196.
- SCHOEMAN, M.C. & D.S. JACOBS. 2003. Support for the allotonic frequency hypothesis in an insectivorous bat community. *Oecologia* 134: 154-162.
- SILES, L., D. PEÑARANDA, J. C. PEREZ-ZUBIETA & K. BARBOZA. 2005. Los murcielagos de la ciudad de Cochabamba. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*. 18: 51-64.
- SIMMONS, J.A. 1973. The resolution of target range by echolocating bats. *Journal of the Acoustical Society of America* 54: 157-173.
- TAYLOR, P.J. 1999. Echolocation calls of twenty southern African bat species. *South African Journal of Zoology* 34(3): 114-124.
- TAYLOR, P.J., C. GEISELMAN, P. KABOCHI, B. AGWANDA & S. TURNER. 2005. Intraspecific variation in the calls of some African bats (Order Chiroptera). *Durban Museum Novitates* 30: 24-37.
- TRUJILLO, R.G. 2005. Phylogenetics of the genus *Scotophilus* (Chiroptera: Vespertilionidae): perspectives from

paternally and maternally inherited genomes with emphasis on African species. PhD. Thesis Texas A&M University. 106 pp.

VAUGHAN, T.A. 1970. Flight patterns and aerodynamics. *In*: WINSATT, W.A. (ed.). *Biology of bats*. Academic Press, New-York : 1 : 195-216.

WATERS, D.A. 2004. The interactions between echolocating bats and their insect prey. *In*: BARATAUD, M. & coll. 5th European Bat Detector Workshop. Tronçais, August 2002. *Le Rhinolophe* 17 : 79-86.

WATERS, D.A. & G. JONES. 1995. Echolocation call structure and intensity in five species of insectivorous bats. *The Journal of Experimental Biology* 198 : 475-489.

Manuscrit soumis le 10 mai 2011

Accepté le 16 janvier 2012

***Eptesicus guadeloupensis* : une espèce insulaire endémique en danger ?**

Michel Barataud & Sylvie Giosa

Colombeix, F-23400 Saint-Amand-Jartoudeix, France; courriel: michel.barataud1@orange.fr;

sylvie.giosa@laposte.net

Abstract: *Eptesicus guadeloupensis* : a threatened insular species? The endemic Guadeloupean Big Brown Bat *Eptesicus guadeloupensis* was first described in 1974. Since then, it has only been recorded 11 times in 5 sites on Basse-Terre Island, despite numerous attempts to net it and several surveys using bat detectors.

In January and February 2011, 181 sites located in areas identified as most suitable to this species were surveyed using bat detectors, for a total of 43 cumulated hours. During this survey, a total of 11.184 acoustic contacts belonging to 11 different species were collected. The Guadeloupean Big Brown Bat accounted for 0.1% of these calls only, in just 3 (1.7%) of the surveyed sites. These very small figures can be explained by several hypotheses. They suggest that the species could be critically endangered and call for urgent and ambitious research and conservation efforts.

Keywords: acoustic inventories, endemic insular, *E. guadeloupensis*, West Indies.

INTRODUCTION

L'archipel de la Guadeloupe (1705 km²) est situé dans l'arc des Petites Antilles; ses deux îles principales (Basse-Terre et Grande-Terre) forment un ensemble simplement séparé par un étroit canal marin (Rivière Salée). Avec son relief volcanique accentué (culminant à 1467 m à la Soufrière, encore actif), Basse-Terre est moins que Grande-Terre sous pression d'une forte densité de population humaine (450 000 habitants environ sur l'archipel) avec des habitats naturels mieux préservés au-dessus de 300 mètres d'altitude.

La faune chiroptérologique de l'archipel a fait l'objet de nombreux inventaires chiroptérologiques, notamment depuis le milieu des années 1970, grâce à quelques interventions extérieures (BAKER *et al.*, 1978; MASSON *et al.*, 1992; KIRSCH *et al.*, 2000; BARATAUD *et al.*, 2007), mais aussi grâce à un groupe d'observateurs locaux très actifs (IBÉNÉ *et al.*, 2006, 2009), réunis sous l'égide de L'ASFA (L'Association pour la Sauvegarde de la Faune des Antilles).

Parmi les treize espèces recensées sur l'archipel, la Sérotine de la Guadeloupe est une espèce endémique de Basse-Terre, décrite en 1974 (GENOWAYS & BAKER, 1975), et ayant fait l'objet seulement de 11 mentions sur 5 sites, ceci malgré de nombreuses opérations d'inventaires par capture au filet.

La méthode d'inventaire au détecteur d'ultrasons développée en Europe (BARATAUD, 1996, 2002, 2012) et appliquée depuis 2006 en Guyane et aux Antilles françaises (BARATAUD *et al.*, 2007, 2012, 2013b) s'avère particulièrement performante dans la mise en

évidence de ce type d'espèces. Une nouvelle mission a donc été programmée en 2011 à la demande de L'ASFA grâce à des fonds de la DEAL Guadeloupe, l'objectif principal étant de préciser la répartition de la Sérotine de la Guadeloupe *Eptesicus guadeloupensis*. La méthode utilisée permettant de mesurer l'activité de chasse des chiroptères, l'appréciation d'une éventuelle variation de pression d'utilisation de l'habitat de chasse entre différents types de milieux et zones géographiques était également envisagée.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

La zone d'étude sélectionnée comprend les secteurs de Basse-Terre et Grande-Terre qui contiennent des surfaces significatives d'habitats jugés propices à *E. guadeloupensis* (d'après les informations fournies par les cinq sites historiques de capture et de détection: forêts marécageuse, mésophile et ombrophile); chaque secteur contient un nombre variable de stations éloignées de quelques dizaines à quelques centaines de mètres. Des stations d'écoute (n = 197) prévisionnelles ont été sélectionnées au préalable sur cartographie grâce au croisement de deux paramètres: l'accessibilité en voiture (par gain de temps afin de réaliser un maximum de points d'écoute durant les 16 soirées d'étude); le type d'habitat (lisières et couloirs forestiers des forêts marécageuse, mésophile et ombrophile).

Les relevés ont eu lieu du 27 janvier au 10 février 2011. Certaines stations n'ont pu être couvertes pour des raisons diverses: disparition de l'habitat forestier

(défrichage pour mise en culture), accessibilité difficile ou impossible sur le terrain (piste coupée ou en mauvais état), météo défavorable (fortes pluies). Au total ce sont 181 stations (cumulant 42 h 40' d'écoute) qui ont été inventoriées (Fig. 3), couvrant les zones jugées les plus favorables et les sites de présence historique de l'espèce. A ces écoutes sur points fixes, s'ajoutent 10 heures de transect lors des déplacements nocturnes en voiture dans des habitats variés (ouverts, forestiers, urbanisés); les espèces rencontrées (uniquement *Molossus molossus* et *Tadarida brasiliensis*) le long de ces parcours motorisés n'ont pas fait l'objet d'une comptabilité de leurs contacts acoustiques, l'objectif prioritaire étant de localiser *E. guadeloupensis*.

La durée moyenne d'écoute sur les 181 stations a été de $14,1 \pm 10$ minutes. L'objectif prioritaire étant de couvrir le plus de stations possible, une durée de 10 minutes a été consacrée à 51,9% des stations; 38,1% des stations ont cumulé de 15 à 30 minutes. Nos résultats obtenus en Martinique (avec un cortège de 11 espèces) montrent qu'en 10 minutes on atteint un nombre d'espèces qui est en moyenne respectivement de 80 et 67% de celui obtenu avec des durées de 20 et 45 minutes; les espèces contactées durant les dix premières minutes sont dans la grande majorité des cas les mieux détectables par leur intensité d'émission et leur abondance d'activité: *M. molossus*, *T. brasiliensis*, *Brachyphylla cavernarum*, *Myotis martiniquensis* (BARATAUD *et al.*, 2012); ainsi une espèce dont l'intensité d'émission est moyenne à forte est aisément détectable avec des durées d'écoute de dix minutes à moins d'être particulièrement rare. Six stations sur des sites où *E. guadeloupensis* avait déjà été contactée entre 1974 et 2007 ont fait l'objet de temps d'écoute de 35 à 110 minutes. Les stations d'écoute étaient dans 95% des cas groupées par sites, un site correspondant à un ensemble homogène sur le plan de l'habitat et/ou de la topographie. Ainsi chaque site cumulait un temps d'écoute moyen de 64 ± 66 minutes.

Les observateurs étaient équipés de détecteurs hétérodyne + expansion de temps (D1000X et D980, PETERSSON ELEKTRONIK AB) et d'enregistreurs, certaines séquences étant stockées pour des analyses ultérieures. Les coordonnées des stations étaient relevées grâce à un GPS (Pocket PC Asus Mypal A632) à fond cartographique IGN, les cartes étant mises à disposition par le Parc National de la Guadeloupe (convention PN & L'ASFA du 6 janvier 2011). Les relevés commençaient dès le crépuscule (18h30 environ), et s'étendaient au maximum sur les six premières heures de la nuit. Chaque station d'écoute était décrite selon ses coordonnées géographiques, la nature et la structure de l'habitat selon une typologie simplifiée (Tableau 1).

Les contacts acoustiques étaient reportés sur des fiches, où ils étaient ventilés par espèce, tranche horaire, type d'habitat et n° de station; ils sont exprimés en nombre de contacts par heure. Un contact correspond à l'occurrence de signaux sonar d'un individu de chiroptère pour chaque tranche de cinq secondes.

Les séquences présentant un risque de confusion entre *E. guadeloupensis* et *T. brasiliensis* ont fait l'objet d'enregistrements pour analyse ultérieure sur logiciel (BatSound, PETERSSON ELEKTRONIK AB). Les critères d'identification acoustique sont tirés des travaux de BARATAUD *et al.* (2007).

L'intensité des émissions sonar est différente selon les espèces, ce qui empêche la comparaison de leurs indices d'activité respectifs. Afin de pondérer cette disparité, nous avons calculé un coefficient de détectabilité, corrélé à la distance de perception de chaque espèce (Tableau 2) pour un observateur équipé d'un détecteur (type Pettersson D980 ou D1000X). Chez beaucoup d'espèces, l'énergie attribuée à un signal est variable selon le degré d'ouverture du milieu de vol; elles peuvent modifier ainsi leur intensité à la source, leur fréquence et leur structure en conséquence. Les valeurs et la hiérarchie présentées sont applicables au milieu forestier concerné par cette étude. *Molossus molossus* a été choisi comme espèce «étalon» (coefficient = 1) en raison de sa grande ubiquité et de sa forte abondance d'activité, qui en font une excellente référence comparative dans les Antilles. Ce coefficient est appliqué aux indices spécifiques lorsque des espèces ou des groupes d'espèces doivent être comparés.

RÉSULTATS

Composition spécifique et abondance d'activité

Onze espèces – sur les treize de l'île – ont été contactées au détecteur durant cette session.

Les deux espèces manquantes, *Natalus stramineus* et *Chiroderma improvisum*, se caractérisent par des émissions à intensité très faible et à fréquence très élevée; or nos écoutes ciblaient les fréquences basses à moyennes (25-30 kHz) pour répondre à l'objectif prioritaire de mise en évidence de la Sérotine. Par ailleurs le Chiroderme, avec seulement quatre individus capturés depuis 1974 sur quatre sites de Basse-Terre (BAKER & GENOWAYS, 1976; KIRSCH *et al.*, 2000; IBÉNE *et al.*, 2009; Issartel, comm. pers.), semble extrêmement rare en Guadeloupe.

Les onze espèces de chiroptères inventoriés ne sont pas détectables acoustiquement de manière équivalente et peuvent se classer dans un ordre croissant d'intensité, de *N. stramineus* audible à 2-3 mètres jusqu'à *T. brasiliensis* audible à 100 mètres environ (Tableau 3).

Les émissions sonar d'*E. guadeloupensis* (Fig. 1) font théoriquement de cette espèce une des mieux détectables. Ses signaux ont une portée de 30 à 50 m selon les circonstances de vol, ce qui la classe près de *M. molossus* et *T. brasiliensis* au sommet de la gamme d'intensité.

Si les treize espèces de Guadeloupe présentaient théoriquement des caractéristiques de répartition et de démographie équivalentes, on obtiendrait un indice d'activité positivement corrélé à la détectabilité. Ainsi toute rupture dans cette tendance est révélatrice d'une

Tableau 1 : Typologie descriptive des stations d'écoute, avec définition des différents éléments.

Champ	Contenu	Définition
Etage végétation	Forêt altimontaine	selon cartographie des habitats de Guadeloupe (ROUSTEAU, 2001)
	Forêt ombrophile	
	Mangrove captive	
	Forêt de fond de vallée	
	Forêt sempervirente saisonnière	
	Forêt marécageuse	
	Forêt semi-décidue	
	Milieus périurbains	
Ecotone	sous-bois	sous canopée, hors route, piste et sentier
	couloir	route, piste, chemin forestier formant couloir à ciel ouvert
	tunnel	route, piste, chemin forestier formant tunnel sous canopée
	trouée	trouée dans canopée d'environ 500 m ² maximum
	clairsemé	forêt clairsemée type parc
	clairière	zone arbustive (< 5 m hauteur) de plus de 500 m ²
	lisière urbain	lisière arborée haute sur milieu urbain
	lisière eau	voir champ « eau » pour précisions
	lisière clairière	lisière arborée haute sur espace clairière
	lisière banane	lisière arborée haute sur bananeraie
	lisière canne	lisière arborée haute sur champ de canne à sucre
	lisière prairie	lisière arborée haute sur prairie : zone herbacée haute
	lisière pâture	lisière arborée haute sur zone herbacée avec déjections d'herbivores fraîches
Eau	ruisseau	cours d'eau < 3 m à moins de 30 m
	rivière	cours d'eau > 3 m à moins de 30 m
	plan d'eau	eau douce stagnante, surface > 5 m ² , à moins de 30 m
	mer	rivage marin
	lagune	eau stagnante salée ou saumâtre, surface > 5 m ² , à moins de 30 m
Lampadaires	oui	présence d'un point d'éclairage artificiel à moins de 30 m

Tableau 2 : Liste des espèces de chiroptères des Antilles françaises, classées par ordre croissant d'intensité d'émissions sonar, avec leur distance de détection (en mètres) et le coefficient de détectabilité qui en découle. Valeurs valables en contexte forestier.

Intensité d'émission	Espèces	distance détection (m)	coefficient détectabilité
très faible	<i>Natalus stamineus</i>	2	30,0
	<i>Ardops nichollsi</i>	3	20,0
faible	<i>Chiroderma improvisum</i>	4	15,0
	<i>Sturnira lilium</i> ssp. <i>zygomaticus</i>	4	15,0
	<i>Sturnira thomasi</i>	5	12,0
	<i>Artibeus jamaicensis</i> ssp. <i>jamaicensis</i>	5	12,0
	<i>Monophyllus plethodon</i> ssp. <i>luciae</i>	10	6,0
moyenne	<i>Myotis dominicensis</i>	15	4,0
	<i>Myotis martiniquensis</i>	15	4,0
	<i>Pteronotus davyi</i> ssp. <i>davyi</i>	15	4,0
	<i>Noctilio leporinus</i> ssp. <i>mastivus</i>	25	2,4
forte	<i>Brachyphylla cavernarum</i> ssp. <i>cavernarum</i>	40	1,5
	<i>Eptesicus guadeloupensis</i>	50	1,2
	<i>Molossus molossus</i> ssp. <i>molossus</i>	60	1,0
très forte	<i>Tadarida brasiliensis</i> ssp. <i>antillarum</i>	100	0,6

distribution morcelée (spécialisation liée à l'habitat ou à la biogéographie par exemple) et/ou d'une faiblesse particulière des effectifs. Quelques espèces perturbent la tendance générale (indice d'activité augmentant avec l'intensité d'émission) globalement vérifiée dans nos résultats; parmi celles-ci, la Sérotine est l'espèce qui

affiche les valeurs les plus faibles, en contradiction totale avec les valeurs attendues.

Après application du coefficient de détectabilité à son activité brute, chaque espèce obtient la même probabilité de détection que celle de *M. molossus*. Les indices pondérés peuvent ainsi être comparés directement. La

Tableau 3 : Valeurs descriptives de l'activité et de la répartition des espèces de chiroptères contactées en Guadeloupe.

Intensité d'émission	Espèce	N. contacts	Indice brut d'activité (n. contacts / heure)	N. stations	% stations	N. secteurs	% secteurs
faible (< 10 m)	<i>Ardops nichollsi</i>	23	0,5	6	3,3 %	3	25,0%
	<i>Sturnira thomasi</i>	22	0,5	3	1,7 %	3	25,0%
	<i>Artibeus jamaicensis</i>	93	2,2	25	13,8 %	10	83,3 %
	<i>Monophyllus plethodon</i>	58	1,4	19	10,5 %	10	83,3 %
moyenne (10 à 50 m)	<i>Myotis dominicensis</i>	251	5,9	30	16,6 %	10	83,3 %
	<i>Pteronotus davyi</i>	204	4,8	16	8,8 %	4	33,3 %
	<i>Noctilio leporinus</i>	30	0,7	10	5,5 %	4	33,3 %
	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	1386	32,5	120	66,3 %	12	100,0 %
	<i>Eptesicus guadeloupensis</i>	11	0,3	3	1,7 %	2	16,7 %
	<i>Molossus molossus</i>	7940	186,1	84	46,4 %	12	100,0 %
forte (50 à 100 m)	<i>Tadarida brasiliensis</i>	1166	27,3	51	28,2 %	11	91,7 %
Total		11184	261,8	181		12	

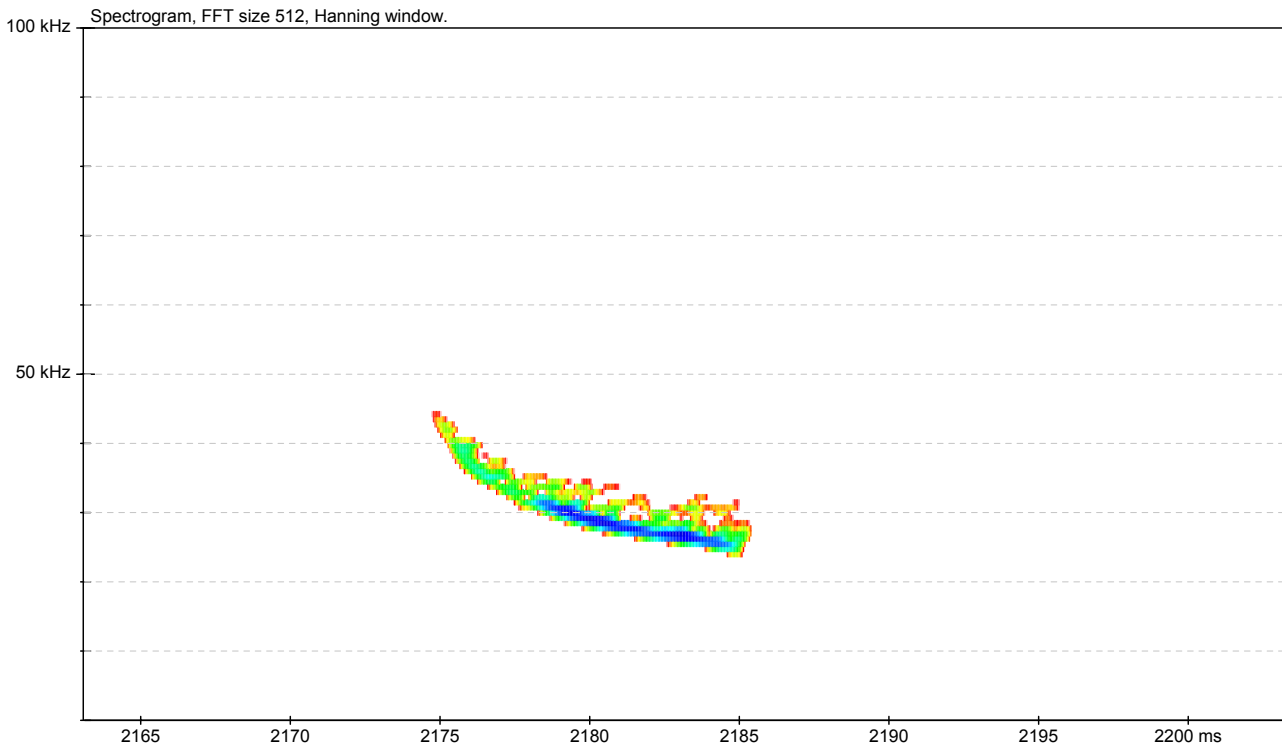


Fig. 1: Spectrogramme d'un signal d'*Eptesicus guadeloupensis*; la structure est de type Fréquence Modulée aplanie, avec une fréquence du maximum d'énergie de 25 à 30 kHz.

hiérarchie confirme la prédominance de *M. molossus* dans nos relevés (Fig. 2). *T. brasiliensis* n'arrive qu'en cinquième position. *E. guadeloupensis*, avec 0,3 contacts/heure, est classée dernière; elle est 620 fois moins active que *M. molossus*, et loin derrière des espèces rares et/ou localisées comme *S. thomasi* (6,2 c/h) ou *N. leporinus* (1,7 c/h).

Détail des observations d'*Eptesicus guadeloupensis* :

Le Tableau 4 dresse la liste des secteurs prospectés dans l'ordre chronologique. Lors des prospections sur les secteurs de Capesterre, Petit-Bourg, Goyave et Lamentin, nous avons accentué la pression d'écoute sur les anciens sites de présence de l'espèce (Fig. 3; Tableau 5), des soirées partielles à complètes ayant même été consacrées aux sites de Sofaïa et Viard, ce dernier étant le seul à avoir fait l'objet de deux visites les 3 et 9 février.

Ce n'est que le 8 février qu'un contact de Sérotine fut perçu sur le secteur de la Traversée (nouveau site pour l'espèce). Le lendemain, un retour sur le secteur de Petit-Bourg a permis de contacter un individu en chasse sur le même site où l'espèce avait été contactée lors de notre mission de 2007.

Site de Bras David: la nature des séquences et la structure des signaux indiquent une activité de chasse passive (rythme lent, mais irrégulier) en milieu ouvert,

Tableau 4: Calendrier des prospections réalisées en 2011 dans les différents secteurs

Date	Secteur	Présence <i>E. guadeloupensis</i>
26 janvier	Deshaies	
27 janvier	Pointe Noire	
28 janvier	Traversée	
29 janvier	Bouillante	
30 janvier	Port-Louis	
31 janvier	Pointe Noire	
1 ^{er} février	St-Claude_3Rivières	
2 février	Capesterre	
3 février	Petit-Bourg	
4 février	Vieux-Habitants	
5 février	Goyave	
6 février	Les Abymes	
7 février	Lamentin (Sofaïa)	
8 février	Traversée	X
9 février	Petit-Bourg	X
10 février	Lamentin	

le long d'un parcours de grande amplitude. La station d'écoute est située en forêt ombrophile sur un promontoire qui domine la rivière de plus de 50 m. Il est probable que l'animal suivait la vallée au-dessus de la canopée le long de son parcours de chasse.

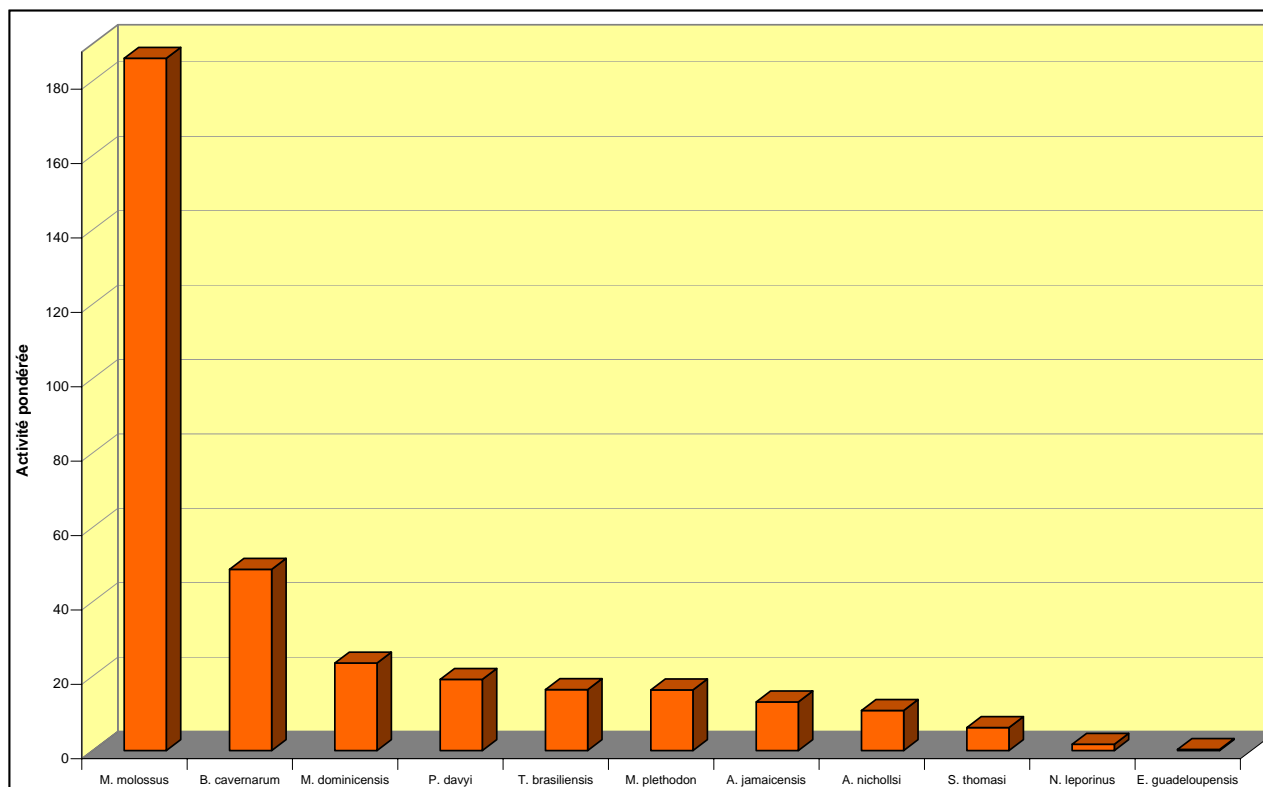


Fig. 2: Indices d'activité pondérée (n. contacts/heure x coefficient de détectabilité) des espèces de chiroptères contactés.

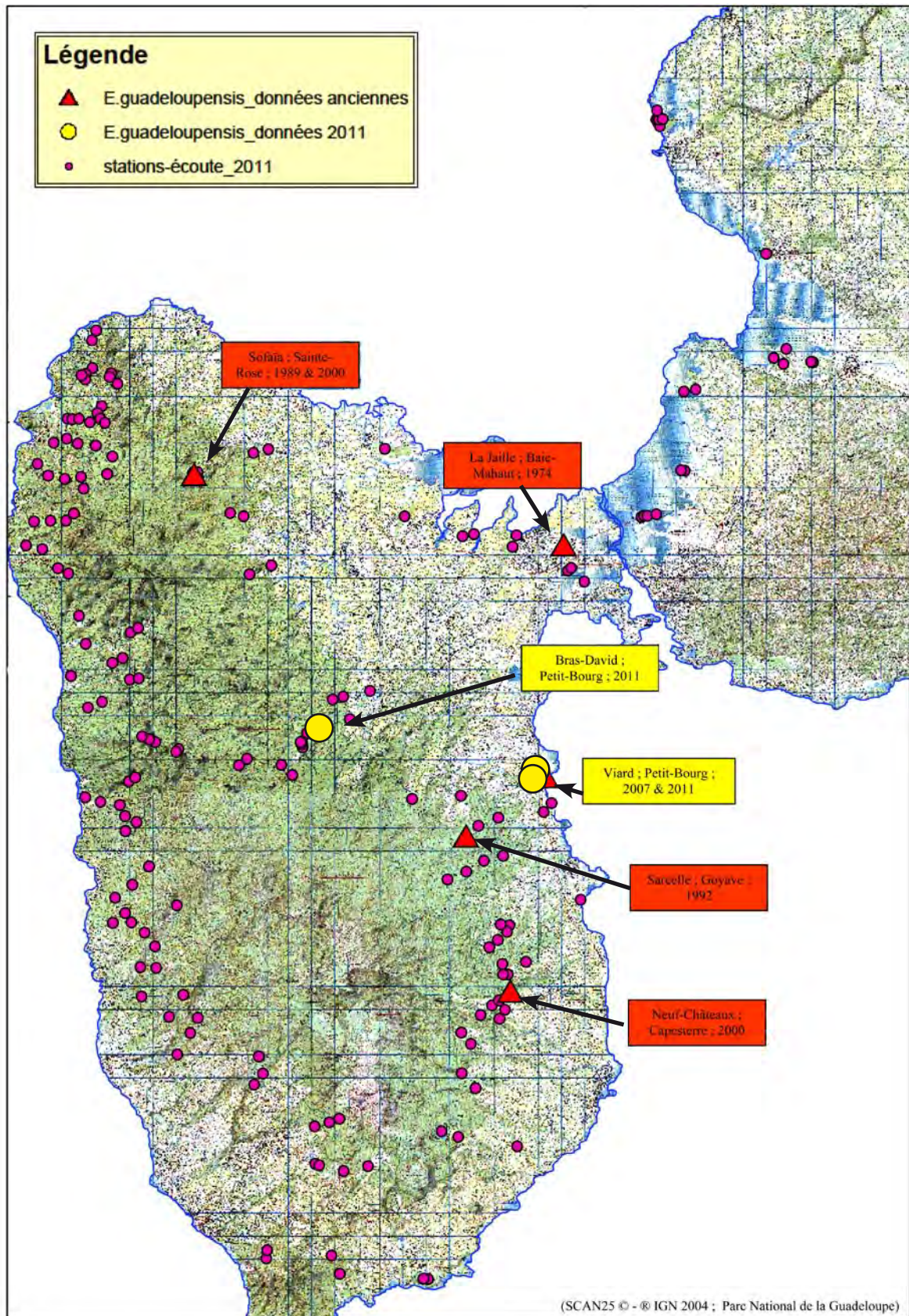


Fig. 3: Cartographie des secteurs et stations de prospections, avec mentions des données anciennes (1974 à 2007 [△]) et données de la mission 2011 [○]; la donnée 2011 de Viard (Petit-Bourg; littoral est de Basse-Terre) masque la donnée acoustique de la mission 2007.

Tableau 5 : Liste des anciens (1974-2007) sites de capture ou de détection acoustique d'*E. guadeloupensis*, avec informations sur la pression d'écoute et les résultats d'observation lors de la mission 2011.

Anciens sites de présence	N. stations d'écoute en 2011	Temps d'écoute 2011	N. contacts 2011
La Jaille	3	0 h 40'	0
Sofaïa	4	1 h 55'	0
Sarcelle	7	1 h 10'	0
Neuf Châteaux	9	2 h 15'	0
Viard	4	2 h 50'	9
Total	27	8 h 50'	9

Site de Viard : ce site, à l'embouchure d'une petite rivière encadrée par une parcelle relictuelle (6 ha environ) de forêt marécageuse, avait déjà mis en évidence la présence en chasse de la Sérotine le 28 février 2007, ce qui avait permis d'enregistrer et décrire pour la première fois les émissions sonar de cette espèce (BARATAUD *et al.*, 2007). Après une première visite infructueuse le 3 février 2011, nous revenons sur le site le 9 février 2011. Deux contacts (chasse passive) lointains de Sérotine sont perçus presque simultanément à 20h05 sur la station en forêt marécageuse, puis plus tard sur la station proche en forêt clairsemée littorale, un individu en chasse active (rythme rapide, séquences de capture de proie) est contacté à deux reprises.

COMMENTAIRES

Le récapitulatif des données de Sérotine de la Guadeloupe depuis 1974 semble nuancer l'inquiétude qui pèse sur son statut au terme de cette mission 2011 : la mission 2000 avait elle aussi identifié deux sites, et l'espèce est toujours présente sur le site de Viard après quatre années : il pourrait apparaître ainsi une certaine constance dans les résultats des différentes missions. Cette conclusion rapide s'évapore avec la comparaison des objectifs et des méthodologies entre missions : le protocole de 2011 représente un effort de prospection sans précédent, car ciblé sur cette espèce sur une vaste zone faisant l'objet d'une très forte pression d'observation, avec une méthode nettement plus efficace que la capture au filet pour ce type de recherche. Aussi la faiblesse des données recueillies peut raisonnablement être interprétée comme le reflet d'une rareté de l'espèce, au moins lors de la période d'inventaire concernée. De plus les séances de capture effectuées en 2006, 2007 et 2008 en Guadeloupe par L'ASFA et le groupe chiroptères de la Guadeloupe (notamment sur Sofaïa, un des sites historiques, qui a fait l'objet de trois soirées de captures et deux soirées d'écoute) n'ont jamais permis de confirmer la présence de la Sérotine.

Cette apparente situation de rareté est-elle liée à un défaut de méthodologie de prospection ?

Des conditions extérieures négatives ont-elles généré une baisse drastique des effectifs ? *E. guadeloupensis* est-elle de manière originelle une espèce en situation de maintien précaire en Guadeloupe ?

Ces questions amènent à envisager plusieurs hypothèses, aucune d'entre elles n'excluant l'autre...

Causes méthodologiques

Biais potentiels liés à la méthode

Les points d'écoute au détecteur sont aptes à mettre en évidence la présence d'une espèce facilement détectable comme la Sérotine ; le sonar d'*E. guadeloupensis* est très proche en intensité, fréquence, structure et rythme de celui d'autres espèces du genre (*E. serotinus* en Europe, *E. chiriquinus* en Guyane) que nous contactons aisément lors de nos recherches dans les zones concernées (BARATAUD & GIOSA, 2010; BARATAUD *et al.*, 2013b); ce genre est par contre connu pour être sous-estimé dans les résultats de capture au filet (sa hauteur de vol habituelle le situant au-dessus de la strate concernée par les filets classiquement disposés). Des points d'écoute de 45 minutes effectués en Martinique (BARATAUD *et al.*, 2012) montrent que les trois espèces les plus abondantes en activité, *Myotis martiniquensis*, *M. molossus* et *P. davyi*, sont contactées dans les dix premières minutes sur 74% des stations (n = 215), alors même que leurs intensités d'émissions sont disparates (Tableau 2). Ainsi une espèce à intensité d'émission forte comme *E. guadeloupensis* devrait être aisément détectable si son abondance d'activité était suffisante. Il est possible que les stations visitées plus tardivement dans la nuit n'aient pas la même significativité que celles visitées en première partie de soirée, car certaines espèces insectivores (cas de *M. molossus* par exemple) ont un maximum d'activité dans les deux premières heures après le crépuscule (BARATAUD & GIOSA, 2011). Cependant, GANNON *et al.* (2005, p. 122) notent qu'*Eptesicus fuscus* [jugée très proche d'*E. guadeloupensis* par GENOWAYS & BAKER (1975)] à Cuba quitte son gîte diurne vers le crépuscule pour ne rentrer que quelques minutes avant l'aube, la chasse se déroulant toute la nuit en étant juste ponctuée de courtes pauses dans des gîtes nocturnes. Enfin, la proportion de stations visitées tard en soirée est minoritaire dans notre étude.

Biais potentiels liés à la saison

Nos relevés ont été réalisés entre le 27 janvier et le 10 février, alors que la saison sèche tardait à s'installer ; les jours sans averses (parfois successives durant plusieurs heures) ont été rares, et les températures plutôt fraîches, ce qui est peu commun à cette période.

Plusieurs mentions précédentes de l'espèce ont eu lieu en saison sèche : un 14 avril à Neuf Châteaux et

un 6 mai à Sofaïa (KIRSCH *et al.*, 2000); un 28 février à Viard avec un carême déjà installé (BARATAUD *et al.*, 2007). D'autres proviennent du début de la saison humide (période possible de dépendance des juvéniles): un 29 juillet à La Jaille où de nombreux individus volaient autour des filets (GENOWAYS & BAKER, 1975); au mois d'août à Sofaïa (MASSON *et al.*, 1990) et un 17 juillet à Sarcelle (MASSON *et al.*, 1992).

Il est possible que le niveau d'activité de cette espèce présente des variations au cours de l'année, la fin de saison des pluies occasionnant des périodes d'hypothermie plus ou moins longues [comportement noté à Cuba chez *E. fuscus* (GANNON *et al.*, 2005; p. 124)], ou un «nomadisme» accentué avec une extension du domaine vital, chaque secteur de chasse étant visité de manière aléatoire et fugace (en lien avec la rareté et la dispersion des proies recherchées). Un régime alimentaire spécialisé sur les coléoptères est probable: MASSON *et al.* (1990) ont trouvé des restes de coléoptères (associés à des restes de termites) dans les fèces de deux individus de Sofaïa, et *E. fuscus*, phylogénétiquement proche, consomme majoritairement cet ordre d'insectes (GANNON *et al.*, 2005; KURTA & BAKER, 1990); or le pic des émergences des coléoptères en Guadeloupe est à partir d'avril-mai (CHALUMEAU & TOUROULT, 2005), ce qui correspond à la période probable de gestation de la Sérotine [les naissances ne débutent que mi-juin chez *E. fuscus* à Cuba (GANNON *et al.*, 2005)].

Cette hypothèse de baisse d'activité saisonnière est donc à considérer comme possible.

Causes d'origine anthropique

Modification de l'habitat

Les forêts mésophiles et marécageuses sont des milieux très perturbés en Guadeloupe: des centaines d'hectares sont déboisés chaque année pour faire place principalement à des aménagements urbains ou périurbains et des plantations (bananes, canne à sucre). La forêt marécageuse est un milieu particulièrement menacé: à La Jaille par exemple, il ne reste que 200 ha sur les 800 ha présents en 1974 au moment de la découverte de l'espèce; à Sarcelle la forêt mésophile a reculé de plusieurs kilomètres ces dernières décennies. Dans l'hypothèse où la Sérotine de Guadeloupe serait strictement spécialisée sur ces habitats, leur régression rapide et drastique mettrait cette espèce en danger et pourrait expliquer la rareté de son occurrence dans nos résultats. Certes la plasticité écologique d'*E. fuscus* [de laquelle dériverait *E. guadeloupensis* (GENOWAYS & BAKER, 1975)] est reconnue; mais les caractéristiques liées à un endémisme insulaire (faible variabilité génétique) empêchent toute comparaison sur ce point précis. Les rares mentions d'*E. guadeloupensis* en forêt ombrophile (Sofaïa, Bras David) pourraient constituer un espoir, ce milieu étant encore bien présent sur Basse-

terre; mais suffit-il à l'espèce sur la totalité de son cycle biologique annuel?

Contamination de la chaîne alimentaire

La culture de la banane aux Antilles est source d'une pollution intense des réseaux biologiques et aquifères (MONTI, 2008). Les concentrations de chlordécone et autres organochlorés dans les chaînes alimentaires sont particulièrement dommageables aux espèces en position supérieure comme les prédateurs: des analyses ont montré des niveaux critiques de contamination pour *N. leporinus* en Guadeloupe (analyses AFSSA; L'ASFA, comm. pers.), *T. brasiliensis* au Texas (BENNETT & THIES, 2007) et *E. fuscus* au Colorado (O'SHEA *et al.*, 2001). Ce facteur, cumulé à d'autres comme la destruction de certains habitats forestiers, serait de nature à amener une espèce par ailleurs fragile au bord de l'extinction.

Modification récente de la pression de prédation

L'introduction récente de prédateurs étrangers à l'écosystème guadeloupéen (rat surmulot, mangouste, raton laveur) est souvent incriminée dans les déséquilibres constatés des populations faunistiques. Le troglodyte familial, plutôt anthropophile, mais dont la sous-espèce (*Taedon guadeloupensis*) endémique de Guadeloupe n'était connue que sous forme de petites colonies en forêt d'altitude sur Basse-Terre, n'a plus été revu depuis 1972; le rat et la mangouste sont suspectés d'en être la cause (Ibéné, comm. pers.). On peut supposer que de petites populations de Sérotine gîtant dans les arbres creux pourraient être actuellement confrontées à un processus équivalent.

Modification récente de la pression de compétition

Au sein d'un écosystème non perturbé, les relations de compétition interspécifique entre membres d'une guilda écologique (chiroptères insectivores en l'occurrence) restent globalement stables entre espèces centrales (adaptables, ubiquistes, euryèces) et espèces périphériques (sténoèces), mais les secondes sont les plus fragiles en cas de perturbation (DAJOZ, 2000; HANSKI, 1982). Des bouleversements extérieurs peuvent engendrer une extension des populations d'une espèce centrale, dont les qualités d'adaptation vont la conduire à investir les niches écologiques périphériques aux dépens des espèces spécialisées. La dominance de l'activité d'une espèce au sein d'une guilda de chiroptères se vérifie toujours dans nos études acoustiques menées en zones géographiques perturbées par une forte pression anthropique, et s'estompe considérablement dans les zones préservées comme en Roumanie (Barataud & Giosa, non publié), en Pologne (BAS & BAS, 2011) ou en Guyane (BARATAUD *et al.*, 2013b). *M. molossus* incarne ce phénomène en Guadeloupe (Fig. 2).

L'espèce dominante est toujours insectivore, avec un comportement de chasseur en poursuite le long de lisières et un régime alimentaire sans spécialisation particulière

(autre qu'une adéquation avec la taille du prédateur et son comportement de chasse). Une telle plasticité écologique amène toujours ces espèces à profiter activement des insectes attirés par les lampadaires; cette ressource alimentaire concentrée et vulnérable favorise la démographie de ces prédateurs, soupçonnés alors d'exercer une compétition forte vis-à-vis d'espèces moins adaptables (ARLETTAZ *et al.*, 2000). Ces espèces dominantes bénéficient par ailleurs des habitations humaines qui leur fournissent de nombreux gîtes.

L'ubiquité et l'abondance de *M. molossus* en Guadeloupe pourraient ainsi résulter d'un déséquilibre au sein de la guildes des chiroptères insectivores (*B. cavernarum* – favorisée par les cultures fruitières – jouant peut-être un rôle similaire au sein de la guildes des omnivores à tendance frugivore), ce déséquilibre étant une conséquence indirecte des activités humaines. Selon cette hypothèse, une espèce moins adaptable comme *E. guadeloupensis* souffrirait d'une compétition d'ampleur croissante et d'apparition récente avec *M. molossus*. Ce schéma hypothétique est proche de celui que nous avons avancé pour expliquer la situation sur l'île de la Réunion (BARATAUD & GIOSA, 2012) entre *Mormopterus francoismoutoui* (Molossidé dont l'écologie semble proche de celle de *M. molossus*) et *Scotophilus borbonicus* (Vespertilionidé phylogénétiquement, morphologiquement et écologiquement assez proche du genre *Eptesicus*).

Causes écologiques: facteurs intrinsèques aux populations insulaires

La vie en condition insulaire est d'autant plus difficile que l'île est petite, isolée et perturbée (MCNAB, 2009); le genre *Eptesicus* occupe plus de 40% des îles aux Bahamas et dans les Grandes Antilles (WILLIG *et al.*, 2009), contre moins de 10% aux Petites Antilles où il n'est présent de façon certaine qu'en Guadeloupe et à la Dominique (GENOWAYS *et al.*, 2001). Les Petites Antilles sont loin d'offrir des conditions optimales pour une survie à long terme des populations, les cyclones et le volcanisme amenant parfois certaines espèces à un seuil critique (PEDERSEN *et al.*, 2009); le taux d'extinction en Guadeloupe a touché au moins cinq espèces de chiroptères (trois Mormoopidae et deux Phyllostomidae) durant la transition Pléistocène-Holocène (LENOBLE & GROUARD, 2008).

Par contre ces écosystèmes simplifiés, avec une richesse spécifique moindre que dans leurs équivalents continentaux, limitent (sauf perturbations d'origine anthropique) les interactions contraignantes comme la prédation et la compétition. Ces raisons sont invoquées pour expliquer la tendance qu'ont les espèces insulaires endémiques à réduire leurs dépenses énergétiques (métabolisme de base plus faible que leurs équivalents continentaux), deux des voies classiquement retenues étant l'abaissement du taux de reproduction et la diminution de taille corporelle (MCNAB, 2009). Sur une grande île comme Cuba, *E. fuscus* met au monde des

jumeaux dans 85% des cas (GANNON *et al.*, 2005); si la tendance générale est respectée, il est possible que le taux de fécondité d'une endémique comme *E. guadeloupensis* soit plus faible, ce qui offre un avantage énergétique, mais peut occasionner aussi une fragilité particulière dans un contexte de compétition interspécifique. La taille forte de l'espèce guadeloupéenne (au moins équivalente aux sous-espèces continentales d'*E. fuscus*, et plus élevée que la sous-espèce de Puerto Rico) est contradictoire avec son statut d'endémique sur une petite île: il est possible que cette caractéristique ait été maintenue sous la pression de contraintes comme la compétition alimentaire avec d'autres chiroptères insectivores.

Quoi qu'il en soit, même si les effets ponctuels des cyclones ne sont pas à négliger, l'influence de perturbations d'origine naturelle semble bien minoritaire à l'heure actuelle en Guadeloupe, face aux nombreux bouleversements liés aux activités humaines récentes et croissantes.



E. guadeloupensis (photo Anne et Michel Breuil)

CONCLUSION

Les résultats de cette étude sur la Sérotine de la Guadeloupe et les réflexions qui en découlent nous conduisent, parmi toutes les hypothèses formulées, à retenir principalement deux d'entre elles, aucune des deux n'excluant l'autre:

- une écologie particulière qui l'amènerait à réduire ou modifier son activité de chasse de manière saisonnière (saison des pluies), impliquant des phases d'hypothermie et/ou une extension de son domaine vital;
- un état critique de ses populations, provoqué de manière directe ou indirecte par le développement récent et croissant de certaines activités humaines (cultures assistées chimiquement; urbanisation: destruction de l'habitat naturel et éclairages

nocturnes ; introduction de prédateurs). Les mentions de l'espèce obtenues depuis 2006 la classent dans la catégorie « en danger critique d'extinction » selon les critères de l'UICN.

La vérification de ces hypothèses est importante et urgente : le sort de l'unique espèce endémique de Guadeloupe est peut-être lié à notre capacité à répondre rapidement et efficacement aux questions posées.

Un programme d'étude sur l'île voisine de la Dominique, où une espèce de Sérotine attribuée à *Eptesicus fuscus wetmorei* n'est connue seulement qu'à travers la capture de quatre individus entre 1982 et 1984 (HILL & EVANS, 1985), serait très complémentaire.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée à l'initiative de L'ASFA grâce à des crédits de la DEAL.

Il nous est très agréable de remercier ici les personnes nous ayant accompagnés sur le terrain ou ayant facilité nos travaux :

Béatrice Ibéné (présidente de L'ASFA), outre la programmation de l'étude et la transmission de nombreuses informations orales ou écrites (rapports d'études, ouvrages et articles publiés), a accompagné nos relevés lors de quatre soirées (30 janvier et 3, 6, 10 février).

Gilles Leblond a accompagné notre soirée du 5 février, et Hervé Magnin (Parc National de la Guadeloupe) le crépuscule du 4 février ; Alice (stagiaire Master 2 PN Guadeloupe) et Gaël étaient présents sur le terrain la soirée du 10 février.

Céline Lesponne, géomaticienne au PN Guadeloupe, a répondu avec diligence et gentillesse à nos nombreuses demandes d'informations cartographiques ; pour les mêmes raisons merci à Loïc Malecot, de l'ONF Guadeloupe.

Merci à Hugh Genoways pour la transmission d'articles scientifiques.

RÉSUMÉ

La Sérotine de la Guadeloupe *Eptesicus guadeloupensis* est une espèce endémique décrite en 1974. Depuis cette date, seulement 11 mentions sur 5 sites avaient été obtenues sur Basse-Terre, malgré de nombreuses sessions de captures au filet et quelques inventaires au détecteur d'ultrasons.

Un effort de prospections acoustiques a été fourni en janvier-février 2011 ; 181 stations, cumulant près de 43 h d'écoute, ont été réalisées sur les secteurs supposés être les plus favorables à l'espèce. Les résultats ont permis de recueillir 11 184 contacts de 11 espèces, mais la Sérotine ne représente que 0,1% de ces contacts, sur 1,7% des stations. Différentes hypothèses pouvant expliquer la rareté de l'espèce sont développées ; ces résultats très

faibles laissent suspecter une situation critique pour cette espèce, qui mérite des efforts de recherche et de conservation urgents et importants.

BIBLIOGRAPHIE

- ARLETTAZ, R., S. GODAT & H. MEYER. 2000. Competition for food by expanding pipistrelle bat populations (*Pipistrellus pipistrellus*) might contribute to the decline of lesser horseshoe bats (*Rhinolophus hipposideros*). *Biological Conservation* 93: 55-60.
- BAKER, R.J. & H.H. GENOWAYS. 1976. A new species of *Chiroderma* from Guadeloupe, West Indies (Chiroptera: Phyllostomatidae). *Occasional Paper Museum, Texas Tech University* 39: 1-9.
- BAKER, R.J., H.H. GENOWAYS & J.C. PATTON. 1978. Bats of Guadeloupe. *Occasional Paper Museum, Texas Tech University* 50: 1-16.
- BARATAUD, M. 1996. Ballades dans l'inaudible ; identification acoustique des chiroptères de France. Sittelle, Mens. 2 CD + livret 47 pp.
- BARATAUD, M. 2002. Méthode d'identification acoustique des chiroptères de France. Sittelle, Mens. CD + livret 14 pp.
- BARATAUD, M. 2012. *Ecologie acoustique des chiroptères d'Europe. Identification des espèces, études de leurs habitats et comportements de chasse*. Biotope, Mèze ; Muséum national d'histoire naturelle, Paris (collection Inventaires et biodiversité), 344 p.
- BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2010. Inventaire au détecteur d'ultrasons des chiroptères du Parc Naturel Régional de Millevaches en Limousin. Espèces contactées, niveaux d'activité comparés dans les habitats inventoriés, propositions pour une conservation améliorée. Rapport d'étude 41 pp. http://ecologieacoustique.fr/?attachment_id=199
- BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2011. Etude acoustique des chiroptères de Guadeloupe : répartition et utilisation de l'habitat. Rapport 28 pp.
- BARATAUD, M. & S. GIOSA. 2013. Identification et écologie acoustique des chiroptères de La Réunion. *Le Rhinolophe* 19: 147-175.
- BARATAUD, M., F. LEBLANC & S. GIOSA. 2007. Etude acoustique des chiroptères de Guadeloupe ; mission de recherche, 21 février – 14 mars 2007. Rapport 16 pp. + annexes 55 pp.
- BARATAUD, M., D. DEMONToux, P. FAVRE, S. GIOSA & J. GRANDADAM. 2013a. Bioévaluation des peuplements de mélèze commun (*Larix decidua*) dans le Parc National du Mercantour, par l'étude des chiroptères en activité de chasse. *Le Rhinolophe* 19: 59-86.
- BARATAUD, M., S. GIOSA, G. ISSARTEL & J. JEMIN. 2012. Bioévaluation des forêts de Martinique par l'étude de l'activité des guildes de chiroptères ; session mars 2012. Rapport d'étude 35 pp. http://ecologieacoustique.fr/?attachment_id=547
- BARATAUD, M., S. GIOSA, F. LEBLANC, V. RUFRAÏ, T. DISCA, L. TILLON, M. DELAVAL, A. HAQUART & M. DEWYNTER. 2013b. Identification et écologie acoustique des chiroptères de Guyane Française. *Le Rhinolophe* 19: 103-145.
- BAS, E. & E. BAS. 2011. Chiroptères et naturalité des peuplements forestiers. Les chauves-souris pour inspirer un plan de restauration des forêts. Rapport non publié.

- BENNETT, B.S. & M.L. THIES. 2007. Organochlorine Pesticide Residues in Guano of Brazilian Freetail Bats, *Tadarida brasiliensis* Saint-Hilaire, from East Texas. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 78: 191-194.
- CHALUMEAU, F. & J. TOUROULT. 2005. *Les Longicornes des Petites Antilles*. Pensoft; Sofia -Moscow.
- DAJOZ, R. 2000. *Précis d'écologie*. Dunod. 615 pp.
- GANNON, M.R., A. KURTA, A. Rodriguez-Duran & M.R. Willig. 2005. *Bats of Puerto Rico. An island focus and a Caribbean perspective*. Texas Tech University Press. 239 pp.
- GENOWAYS, H.H., & R.J. BAKER. 1975. A new species of *Eptesicus* from Guadeloupe, Lesser Antilles (Chiroptera: Vespertilionidae). *Occasional Paper Museum, Texas Tech University* 34:1-7.
- GENOWAYS, H.H., C.J. PHILLIPS, R.M. TIMM & D.A. SCHLITTER. 2001. Bats of the West Indian island of Dominica: natural history, areography, and trophic structure. *Special Publications Museum, Texas Tech University*. 43 pp.
- HANSKI, I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* 38: 210-221.
- HILL, J.E. & P.G.H. EVANS. 1985. A record of *Eptesicus fuscus* (Chiroptera: Vespertilionidae) from Dominica, West Indies. *Mammalia* 49: 133-136.
- IBÉNÉ, B., F. LEBLANC & C. PENTIER. 2006. Contribution à l'étude des chiroptères de la Guadeloupe. Rapport final. L'ASFA & DIREN. 135 pp.
- IBENE, B., B. ANGIN, M. BARATAUD, F. LEBLANC & S. GIOIA. 2009. Contribution à la connaissance des Chiroptères de la Guadeloupe. Rapport final 2007-2008. DIREN – L'ASFA – Groupe Chiroptères Guadeloupe. 142 pp.
- KIRSCH, R., G. BEUNEUX & T. STOECKLE. 2000. Complément d'inventaire des Chiroptères de Guadeloupe. Rapport de mission. SFPEM, Paris. 18 pp.
- KURTA, A. & R.H. BAKER. 1990. *Eptesicus fuscus*. *Mammalian Species*. The American Society of Mammalogists 356: 10 pp.
- LENOBLE, A. & S. GROUARD. 2008. Histoire des peuplements animaux de la Guadeloupe au Pléistocène et à l'Holocène (15 000 BC – 1500 AD). Rapport DIREN, MNHN, CNRS. 82 pp.
- MASSON, D., M. BREUIL, A. BREUIL & C. MASSON. 1990. Les Chauves-souris de Guadeloupe: inventaire, biologie, gestion. Rapport de mission d'étude. Ministère de l'Environnement (SRETIE). 43 pp.
- MASSON, D., M. BREUIL, A. BREUIL, F. LÉBOULENGER, F. LEUGE & C. MASSON. 1992. La place des chiroptères dans la dissémination par endophytosporie des plantes forestières de la Guadeloupe. Rapport intermédiaire. Ministère de l'Environnement (SRETIE), PNG, SFPEM. 27 pp.
- MCNAB, B.K. 2009. Physiological adaptation of bats and birds to island life. In: FLEMING, T.H. & P.A. RACEY (ed.). *Island bats; Evolution, ecology & conservation*. University Press of Chicago: 153-175.
- MONTI, D. 2008. Evaluation de la biocontamination en Chlordécone de crustacés et poissons de rivières du Nord-Ouest de la Basse-Terre, et synthèse à l'échelle de la Guadeloupe. Convention Direction Régionale de l'Environnement Guadeloupe. 31 pp. + annexes.
- O'SHEA, T.J., A.L. EVERETTE & L.E. ELLISON. 2001. Cyclodiene insecticide, DDE, DDT, arsenic, and mercury contamination of big brown bats (*Eptesicus fuscus*) foraging at a Colorado Superfund site. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 40(1):112-120.
- PEDERSEN, S.C., G.G. KWIECINSKI, P.A. LARSEN, M.N. MORTON, R.A. ADAMS, H.H. GENOWAYS & V.J. SWIER. 2009. Bats of Montserrat: population fluctuations and responses to hurricane and volcanoes, 1978-2005. In: FLEMING, T.H. & P.A. RACEY (ed.). *Island bats; Evolution, ecology & conservation*. University Press of Chicago: 216-264.
- ROUSTEAU, A. 2001. Carte écologique de la Guadeloupe; avec la collaboration de J. Portecop et B. Rollet. Office National des Forêts, Université des Antilles et de la Guyane, PN Guadeloupe. Rapport 36 pp. + cartes.
- WILLIG, M.R., S.J. PRESLEY, C.P. BLOCH & H.H. GENOWAYS. 2009. Macroecology of Caribbean bats: Effects of area, elevation, latitude, and hurricane-induced disturbance. In: FLEMING, T.H. & P.A. RACEY (ed.). *Island bats; Evolution, ecology & conservation*. University Press of Chicago: 216-264.

Manuscrit soumis le 10 mai 2011

Accepté le 18 octobre 2012