

Vocalisations de *Pipistrellus* spp. *sensu lato* de Madagascar : Expérience sur l'effet de confinement

Claude Fabienne Rakotondramanana^{1,2}, Steven
M. Goodman^{2,3}, Beza Ramasindrazana^{1,2,4} & M.
Corrie Schoeman⁵

¹Département de Biologie Animale, Université
d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo 101,
Madagascar

E-mail : fabiclaude@gmail.com

²Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101,
Madagascar

E-mail : ramasindrazana@gmail.com, sgoodman@
vahatra.mg

³Field Museum of Natural History, 1400 South Lake
Shore Drive, Chicago, IL, 60605, USA

E-mail : sgoodman@fieldmuseum.org

⁴Centre de Recherche et de Veille sur les maladies
émergentes dans l'Océan Indien, 2 rue Maxime Rivière,
97490 Sainte Clotilde, La Réunion, France

⁵University of KwaZulu Natal, School of Life Sciences,
Durban 4000, South Africa

E-mail : schoemanc@ukzn.ac.za

Résumé

Des séries d'échantillonnages de chauves-souris ont été entreprises afin de déterminer l'effet du confinement sur la vocalisation de *Pipistrellus* spp. de Madagascar. Cinq localités ont été visitées à savoir : Kirindy CNFEREF, Isalo, Zazafotsy, Anjozorobe et Andasibe. Les chauves-souris ont été capturées à l'aide des filets japonais pendant leur émergence du gîte ou le long des zones de transit. Chaque individu capturé a été enregistré dans deux types de cage : une cage de grande taille (cage A) et une autre de petite taille (cage B). La distance entre la chauve-souris et l'enregistreur, qui lui constitue un obstacle, a également été prise en compte. Les chauves-souris ont été relâchées individuellement dans chaque cage et le début des enregistrements a été synchronisé dès leur envol ciblant la phase de recherche. Le groupe étudié est un complexe de chauves-souris difficile à discerner en main, rassemblant des taxa proches de *Pipistrellus* si bien que les analyses se réfèrent plus aux individus qu'aux espèces elles-mêmes. Le comportement d'écholocation de *Pipistrellus* spp. s'est avéré influencé par le volume de l'espace qu'ils occupent. Les variations se manifestent au niveau de la structure des cris ainsi qu'aux paramètres bioacoustiques temporels. La fréquence d'énergie

maximale et la fréquence maximale montrent de légères variations, statistiquement non significative, entre les types de cage utilisés. Par contre, les individus de *Pipistrellus* tendent à modifier leurs ultrasons avec une structure quasi FM, plus brève dans un espace confiné et distant de moins de 5 m par rapport à un obstacle.

Mots clés : *Pipistrellus*, écholocation, cage, confinement, Madagascar

Extended Abstract

Different aspects associated with the echolocation calls of bats are important for a range of studies associated with these organisms, including census work using vocalization dictionaries, taxonomic research, and different ecological studies. In many cases, the peak frequency range in bats is species specific. However, the manner echolocation calls are recorded, particularly with respect to the size of flight cages, may have important implications for some of the standard parameters used in the analysis and characterization of different bioacoustic variables. Herein, we conduct an experiment to test potential differences in a group of Malagasy bats using two different size flight cages.

The study organisms are members of the Family Vespertilionidae, specifically those classically placed in the genus *Pipistrellus*, which are today placed in different genera, and form cryptic species complexes. On Madagascar, there are currently three recognized genera of vesper bats: *Pipistrellus*, *Neoromicia*, and *Hypsugo*. One species was formerly considered a member of the genus *Eptesicus*, *E. matroka*, but now placed in *Neoromicia*. As considerable work still remains to characterize species of vespers occurring on Madagascar and the purpose of this paper is to understand the importance of flight cage size in recorded echolocation parameters of individual bats and without their specific identification being critical, we use the collective term *Pipistrellus sensu lato* for the animals studied herein.

Vespers were captured with mist nets at different sites: central west – Kirindy CNFEREF, Isalo region (near Ranohira) and Zazafotsy, and central east – Anjozorobe and Andasibe between October 2012 and March 2013. Recordings were made at night and

generally soon after individual bats were netted. Two different flight cages were employed: large (12 x 3 x 3 m, referred to as cage A) and small (5.4 x 1.4 x 1.5 m, referred to as cage B). Each individual bat was released at one end of the cage and its vocalizations recorded in time expansion (x10) using a D-240X Pettersson bat detector. Associated wave files were stored directly on a net book computer. To eliminate the effect of fatigue, after an individual was first recorded in one of the two flight cages, it was placed in a cloth bag to rest for about 10 minutes, before it was released and recoded in the second type of flight cage (alternating between A and B).

Recorded echolocation calls were analyzed using BatSound version 4.1.4 set at 44.1 kHz. To avoid pseudo-replication, a single pulse at the beginning of the search phase per individual per flight cage was selected based on the signal to noise ratio. The following parameters were measured from the power spectrum: frequency of maximum energy or peak frequency (FmaxE, in kHz), maximum frequency (Fmax, in kHz) to +18 dB, and minimum frequency (Fmin, in kHz) to -18 dB. Further, the duration of a pulse (Dur, in ms) and the interval between two successive pulses (IPI, in ms) were measured from the composite spectrogram and oscillogram.

In total, 75 individual *Pipistrellus* s.l. bats were recorded in the two types of cage. Most of the recorded echolocation calls in flight cage type A showed a frequency-modulated signal followed by a short quasi-constant frequency (FM/QCF) component, while those from flight cage type B typically displayed a frequency modulated (FM) signal that lacked a QCF component. Comparison of the effects of confinement between the two types of cage showed no significant variation in FmaxE ($t = -2.36$, $df = 74$, $P = 0.210$) and Fmax ($t = -2.42$, $df = 74$, $P = 0.180$) parameters, while significant differences were found in Fmin ($t = 2.93$, $df = 74$, $P < 0.05$), Dur ($t = 11.42$, $df = 74$, $P < 0.001$), and IPI ($t = 9.04$, $df = 74$, $P < 0.001$). These results show that the different taxa involved have considerable plasticity in echolocation call structure associated with confinement (cluttered and non-cluttered environments). This information should be considered when interpreting the echolocation parameters of individuals recorded in flight cages and extrapolating the utility of this information for taxonomical and ecological research.

Introduction

L'étude de l'écholocation des chauves-souris est pourvue d'un aspect particulier car elle ouvre des

frontières entre plusieurs disciplines (Barclay, 1999), parfois à objectifs dissemblables tels la systématique, l'écologie ou le comportement. Par rapport à la systématique, l'écholocation présente des paramètres qui permettent de distinguer des groupes ou des espèces (O'Farrel *et al.*, 1999 ; Russ, 1999 ; Altringham, 2001 ; Obrist *et al.*, 2004 ; Preatoni *et al.*, 2005). En effet, la gamme de fréquences d'émission de cris chez les chiroptères est généralement caractéristique d'une espèce (Fenton 1990 ; Russ *et al.*, 2001 ; Ramasindrazana *et al.*, 2011, mais voir Barclay (1999) pour les limitations). Ce qui en ferait souvent un critère fiable lors de l'identification d'un taxon. De plus, combinés avec les caractères morphologiques, les paramètres bioacoustiques permettent dans certains cas de discerner des espèces cryptiques (Russo & Jones, 2000 ; Jones & Barlow, 2004 ; Ramasindrazana *et al.*, 2011).

Les chauves-souris utilisent l'écholocation pour accomplir différentes tâches liées au déplacement, aux activités de chasse et aussi à la communication interspécifique et intraspécifique. Ainsi, les signaux qu'elles émettent sont sujets à d'importantes variations intraspécifiques ou interspécifiques, voire individuelles selon les circonstances (Barclay & Brigham, 1991 ; Barclay, 1999 ; Schnitzler & Kalko, 2001 ; Tal *et al.*, 2007). Comment peut-on ainsi décider de la fiabilité d'un type d'enregistrement pour en faire une référence de base ? Effectuer des enregistrements de vocalisation des chauves-souris dans la nature n'est pas toujours faisable et présente maints désavantages telle la difficulté d'obtenir des données et des observations individuelles, ou encore, il n'est possible d'optimiser ni la qualité ni la standardisation d'un enregistrement en pleine nature (Siemers, 2004). Selon le groupe de chauves-souris étudié, l'enregistrement standardisé de leur vocalisation dans une cage peut être informatif (Parsons, 1998 ; Siemers, 2004 ; Siemers & Schnitzler, 2004). Toutefois, l'effet de confinement influence les variations de leur comportement bioacoustique (Kalko & Schnitzler, 1993 ; Sleep & Brigham, 2003) et quelle que soit la taille d'une cage, cette dernière représente un milieu artificiel pour une chauve-souris (Siemers, 2004). Les limites d'un milieu particulièrement fermé pour obtenir de bons cris de référence ne sont pas toujours clairement fixées car la taille des cages utilisées peut varier d'une étude à une autre. C'est un aspect méthodologique qui repose sur les objectifs fixés comme l'obtention de cris caractéristiques issus de la phase de recherche pour certaines espèces (Rydell

et al., 2002 ; Kofoky *et al.*, 2007 ; Ramasindrazana *et al.*, 2011), des cris liés à un évènement particulier, telle la capture d'une proie (Surlykke *et al.*, 2002), ou en réaction à un comportement social (Kazial *et al.*, 2008 ; Wright *et al.*, 2011).

En outre, deux principaux groupes de chauves-souris se distinguent par leur type d'émission de cris : les chauves-souris qui émettent des cris en fréquence modulée ou « low duty-cycle » et celles qui émettent des écholocations à fréquence constante ou « high duty-cycle » (Taylor, 2000 ; Monadjem *et al.*, 2010). Les pipistrelles appartiennent au premier groupe. Elles émettent des ondes approximativement comprises entre 20 à 70 Khz, fourchette typique des chauves-souris insectivores qui peuvent occuper aussi bien la lisière que les clairières en pleine forêt (Monadjem *et al.*, 2010). Ces ondes se répercutent sur un éventuel obstacle ou sur une cible précise (exemple une proie) et font effet de retour vers les chauves-souris pour lui représenter son environnement. Ce reflet ou « écho » s'effectue entre deux pulsations chez les « low duty-cycle ». Contrairement aux « high duty cycle » qui sont des espèces des zones plus ouvertes, les pipistrelles ne tolèrent pas un grand chevauchement entre l'émission d'une pulsation et l'effet retour (Fenton *et al.*, 1995 ; Jones, 1999 ; Kalko & Schnitzler, 1993 ; Schnitzler & Kalko, 2001). Est-ce que toutes les espèces à morphologie très similaire et partageant le même type d'habitat auront également des comportements d'écholocation identiques dans deux milieux qui diffèrent par le degré de confinement ? Elles seraient contraintes de façonner leur mode d'écholocation en fonction de la distance ou l'espace/temps entre elles et une cible ou un obstacle dans leur milieu environnant tout en y corrélant leur capacité de recherche et d'orientation (Schnitzler *et al.*, 2003). Ce qui ramène également aux trois principales phases qui constituent la séquence de cris d'une chauve-souris lorsqu'elle se rapproche d'une cible ou d'un obstacle, à savoir la phase de recherche, d'approche et finale (Schnitzler & Kalko, 2001). Chacune de ces phases est très typique et c'est la stabilité ainsi que la constance relative des pulsations émises lors de la première phase qui permettent de caractériser les différents paramètres bioacoustiques d'une chauve-souris insectivore de type « low duty cycle » dans la nature (Fenton *et al.*, 2001 ; Monadjem *et al.*, 2010).

Le groupe des pipistrelles malgaches rassemble des taxons morphologiquement similaires, représentant un bon exemple de complexes d'espèces cryptiques et difficiles à discerner en main.

A Madagascar, trois genres non apparentés y sont actuellement rassemblés : *Pipistrellus* Kaup, 1926, *Neoromicia* Roberts, 1926 et *Hypsugo* Kolenati, 1856. Une des espèces du groupe, auparavant incluse dans le genre *Eptesicus* Rafinesque, 1820, sous l'identité d'*E. matroka* est actuellement placée dans le genre *Neoromicia*. Ces différents taxons ont une distribution assez large, à différentes altitudes et allant des forêts sèches aux forêts humides (Goodman & Ranivo, 2004 ; Bates *et al.*, 2006 ; Goodman, 2011 ; Goodman *et al.*, 2012). Certaines espèces présentent même des affinités synanthropiques. Cependant, les données relatives à leurs caractères bioacoustiques sont incomplètes (Kofoky *et al.*, 2009) voire inexistantes (Goodman, 2011) ; cet enjeu constitue un point de mire pour avancer dans les différentes études reliées à leur écholocation.

Afin de standardiser l'enregistrement des cris du groupe *Pipistrellus* s.l. pour des études ultérieures, nous présentons dans ce manuscrit les résultats d'une expérience face à un effet de confinement sur les vocalisations issues de la phase de recherche.

Matériels et Méthodes

Sites d'étude, échantillonnage et spécimens associés à l'étude

Les efforts d'échantillonnage ont été axés dans le Moyen Ouest de Madagascar, dans la forêt de Kirindy CNFEREF (Morondava) et ses alentours ainsi que dans la partie orientale de Madagascar, dans la forêt d'Antsahabe (Anjozorobe) pendant les mois d'octobre 2012 à février 2013. Certaines régions des Hautes Terres centrales ont également été échantillonnées en mars 2013, à savoir : la forêt d'Andasibe (Analamazaotra), la région proche du Parc National d'Isalo (Ranohira) et Zazafotsy (Ihosy).

Les chauves-souris ont toutes été capturées avec des filets japonais de 12 m ou de 6 m, respectivement à maille de 36 mm et de 28 mm. Les filets ont été installés au bord de points d'eau, en travers des rivières ou des rizières, en travers de pistes en milieu forestier ou en bloquant le passage des chauves-souris à l'entrée de leurs gîtes diurnes (grottes ou maisons). Nous nous référons à « *Pipistrellus* s.l. » dans ce manuscrit pour désigner le complexe de petites chauves-souris ressemblant aux pipistrelles, constitué par les genres *Pipistrellus*, *Hypsugo* et *Neoromicia* à Madagascar et qui s'avèrent difficile à reconnaître en main (Bates *et al.*, 2006 ; Goodman, 2011). Par ailleurs, ce manuscrit n'a pas un objectif taxinomique mais vise plutôt à tester l'impact de la

taille d'une cage sur la qualité de l'enregistrement des vocalisations individuelles des chauves-souris, aussi c'est une stratégie raisonnable pour simplifier la désignation du groupe.

Méthode d'enregistrement

Les enregistrements ont été effectués dès la nuit de capture des chauves-souris sauf en cas d'orage ou suite à une capture durant ou peu avant l'aurore. Les cris des individus de *Pipistrellus* s.l. capturés dans ces circonstances ont été enregistrés la nuit suivante. Deux types de cage ont été utilisés. L'un, de plus grand volume (12 x 3 x 3 m ou type A) recouvert par un filet pourrait refléter un milieu suffisamment ouvert tandis que l'autre plus restreint est fait en tissu (5,4 x 1,4 x 1,5 m ou type B) afin de simuler un milieu confiné. Ce dernier est estimé à 5 m entre un obstacle et une chauve-souris selon les études effectuées par Kalko & Schnitzler (1993). Chaque individu a été relâché à une extrémité de la cage, face à la personne qui effectuait l'enregistrement, située à 1,5 m à partir du fond pour la cage A et juste à son extrémité pour la cage B. Le cri de chaque individu, en mode hétérodyne, a été transformé en expansion de temps (x10) à l'aide d'un détecteur ultrasonique (D-240X, Pettersson Elektronik, AB, Suède) et les fichiers correspondants ont été directement sauvegardés sur un ordinateur portable pour les analyses ultérieures. Le matériel d'enregistrement a été placé et fixé à 1 m du sol dans la cage de type A afin de standardiser la réception des ultrasons à sa mi-hauteur lors de la manipulation du détecteur ultrasonique. La mi-hauteur de la cage de type B est facilement respectée en s'y asseyant en tailleur, le détecteur tendu en avant. Afin d'éliminer l'effet de fatigue après une série d'enregistrements dans le premier type de cage (alterné entre le type A et B), chaque individu a été remis dans un pochon en tissu pour une pause d'environ 10 mn avant de passer aux enregistrements dans le deuxième type de cage.

Analyse bioacoustique

Les cris ont été analysés à l'aide du logiciel BatSound 4.1.4 (Pettersson Elektronik, Uppsala, Suède) réglé à 44,1 KHz (mono, 16 bits), en mode « Hanning window », « Fast Fourier Transform 512 » et avec un seuil réglé à 16. Un cri ultrasonore par individu et par cage, enregistré durant la phase de recherche a été analysé afin d'éviter une pseudo-réplication. Le choix du cri reposait sur le ratio entre le signal et les bruits de fond (Schoeman & Jacobs, 2008). Autrement dit,

le signal provenant d'un individu considéré devait être au moins de deux fois plus important que celui des bruits de fond. La fréquence d'énergie maximale (FmaxE, en kHz) a été mesurée à partir du pic de puissance ou « power spectrum » (Obrist, 1995). La fréquence maximale à +18 dB (Fmax, kHz) et la fréquence minimale à -18 dB (Fmin, en kHz) ont également été mesurées à partir du « power spectrum » (Barclay *et al.*, 1999). La durée (Dur, en ms) ainsi que l'intervalle entre deux cris successifs (IPI, en ms) ont été mesurés sur la visualisation combinée de l'oscillogramme et du spectrogramme. Les différents paramètres bioacoustiques ont été reportés sur des histogrammes afin d'évaluer qualitativement leurs fluctuations selon la séquence des enregistrements de chaque individu lors de l'expérience.

Analyse statistique

Des analyses univariées ont été appliquées sur FmaxE, Fmax, Fmin, Dur et IPI. Avec un échantillon à effectif assez important ($n = 75$) et de distribution normale, le test-*t* apparié a été utilisé pour détecter les variations des cris enregistrés entre les deux types de cage.

Résultats

Au total, 75 individus de *Pipistrellus* s.l. ont été enregistrés dans les deux types de cage (Tableau 1). Les cris des individus de *Pipistrellus* s.l. provenant des cinq localités (Kirindy CNFEREF, Isalo, Zazafotsy, Anjozorobe et Andasibe) enregistrés dans la cage de type A montrent une structure à fréquence modulée suivie d'une phase à fréquence quasi-constante (FM/QCF) tandis que les enregistrements issus de la cage de type B ne montrent quasiment que la partie à fréquence modulée (FM) (Figure 1).

La comparaison des effets de confinement entre les deux types de cage ne montre pas de variation significative pour FmaxE ($t = -2,36$, $df = 74$, $P = 0,210$) et Fmax ($t = -2,42$, $df = 74$, $P = 0,180$) tandis que les différences sont notables pour Fmin ($t = 2,93$, $df = 74$, $P < 0,05$), Dur ($t = 11,42$, $df = 74$, $P < 0,001$) et IPI ($t = 9,04$, $df = 74$, $P < 0,001$) (Tableau 2).

L'appréciation qualitative à travers des histogrammes montre nettement ces variations dans la constance des fréquences d'émission de cri (exemples, FmaxE et Fmax) contrairement à la grande fluctuation des paramètres relatifs au temps (exemples, Dur et IPI) (Figures 2 & 3).

Tableau 1. Récapitulatif sur les résultats des échantillonnages et des individus enregistrés. En se basant sur la taxinomie actuelle, ces individus seraient les membres d'une combinaison de trois genres : *Pipistrellus*, *Neoromicia* et *Hypsugo*.

Localités d'échantillonnage de <i>Pipistrellus</i> s.l.	Période d'échantillonnage	Cage A	Cage B
Kirindy CNFEREF	octobre à novembre 2012 et janvier à février 2013	50 (21♂♂, 29♀♀)	50 (21♂♂, 29♀♀)
Anjozorobe	janvier et mars 2013	20 (10♂♂, 10♀♀)	20 (10♂♂, 10♀♀)
Isalo	mars 2013	2 (1♂, 1♀)	2 (1♂, 1♀)
Zazafotsy	mars 2013	2 (1♂, 1♀)	2 (1♂, 1♀)
Andasibe	mars 2013	1♂	1♂
Total		75 (34♂♂, 41♀♀)	75 (34♂♂, 41♀♀)

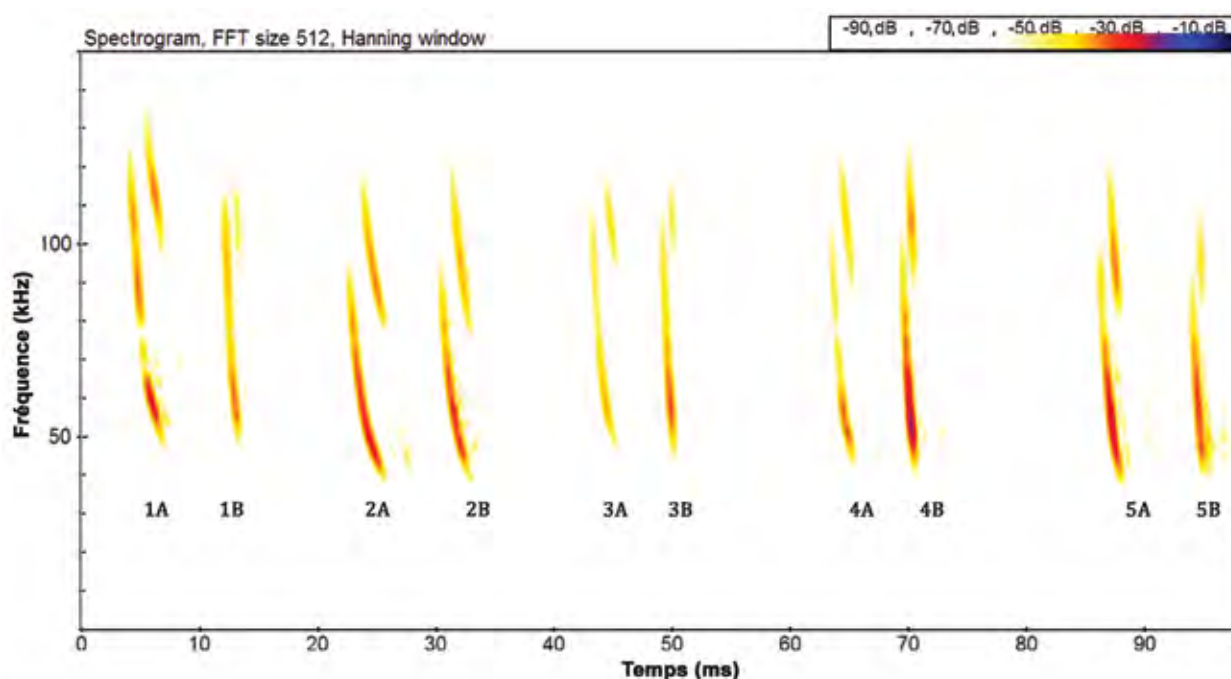


Figure 1. Spectrogramme montrant la variation de la structure des vocalisations de cinq individus de *Pipistrellus* s.l. entre les deux types de cage A et B. L'individu 1) provient de Kirindy CNFEREF, 2) d'Anjozorobe, 3) d'Andasibe, 4) d'Isalo et 5) de Zazafotsy.

Tableau 2. Variation des paramètres bioacoustiques de *Pipistrellus* s.l. selon le type de cage. En se basant sur la taxinomie actuelle, ces individus seraient les membres d'une combinaison de trois genres : *Pipistrellus*, *Neoromicia* et *Hypsugo*.

	FmaxE (kHz)	Fmax (kHz)	Fmin (kHz)	Dur (ms)	IPI (ms)
<i>Pipistrellus</i> s.l. (Cage A)	54,0 ± 4,86 47,2 - 66,6 n = 75	79,0 ± 13,44 56,2 - 125,2 n = 75	46,6 ± 4,63 39,7 - 64,1 n = 75	2,9 ± 0,59 1,8 - 4,6 n = 75	69,9 ± 28,66 18,0 - 187,7 n = 75
<i>Pipistrellus</i> s.l. (Cage B)	55,2 ± 4,52 47,4 - 65,8 n = 75	84,6 ± 17,77 64,1 - 133,3 n = 75	44,9 ± 5,16 36,3 - 70,2 n = 75	2,1 ± 0,46 1,3 - 3,6 n = 75	38,1 ± 19,02 10,8 - 87,0 n = 75
t-test	t = -2,36 df = 74 P = 0,210	t = -2,42 df = 74 P = 0,180	t = 2,93 df = 74 P < 0,05	t = 11,42 df = 74 P < 0,001	t = 9,04 df = 74 P < 0,001

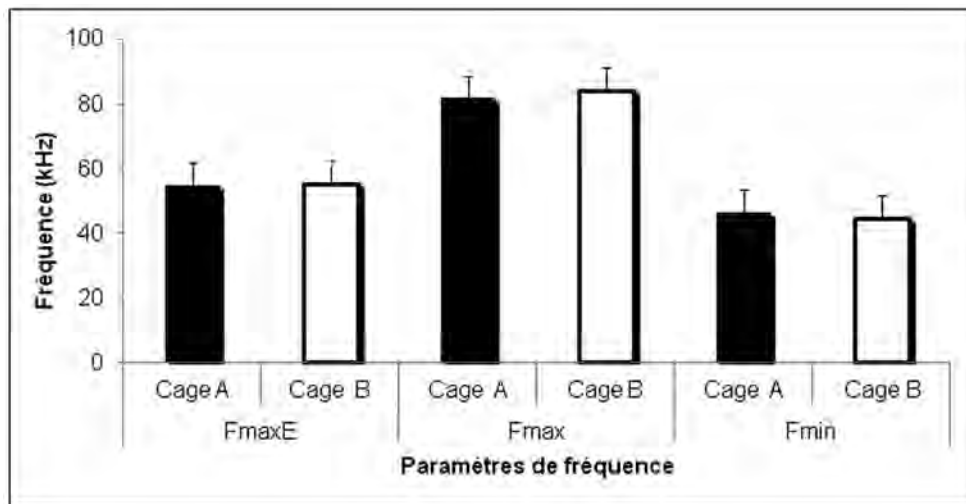


Figure 2. Fréquence moyenne + écart-type de chaque paramètre bioacoustique des individus de *Pipistrellus* s.l. (FmaxE : fréquence d'énergie maximale, Fmax : fréquence maximale et Fmin : fréquence minimale) dans les deux types de cage (cage A et cage B).

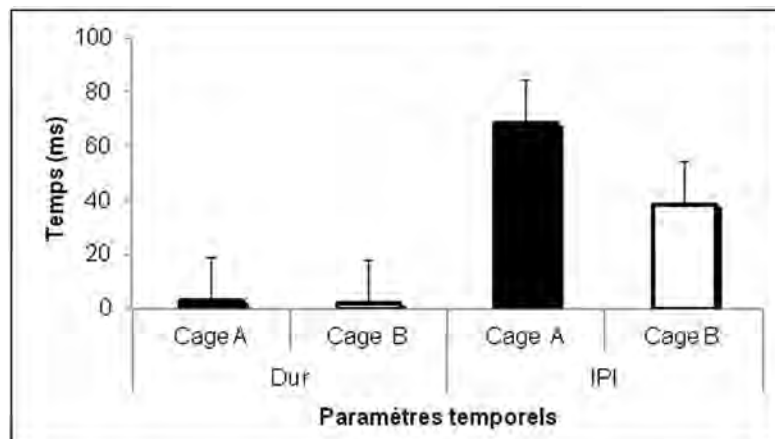


Figure 3. Durée moyenne + écart-type des deux paramètres temporels (dur : durée d'une pulsation, IPI : intervalle de temps entre deux pulsations successives) des individus de *Pipistrellus* s.l. dans les deux types de cage (cage A et cage B).

Discussion

Durant cette expérience, les fréquences maximales des cris individuels de chaque *Pipistrellus* s.l. enregistrés dans les deux types de cage sont restées constantes, quelle que soit la localité d'origine de la chauve-souris. La fréquence maximale du groupe varie pourtant entre 56,2 kHz à 133,3 kHz avec une moyenne de 79,0 kHz dans la cage A et de 84,6 kHz dans la cage B (Figure 2). Ceci laisse croire que les pipistrelles sont dotées d'une grande plasticité d'écholocation en étant capable de produire des émissions d'ultrasons au sein d'une aussi large gamme. En effet, des études approfondies sur l'effet de confinement chez des espèces appartenant au genre *Pipistrellus* sur le continent européen ont déjà détaillé la plasticité de l'écholocation de ce groupe de

chauves-souris (Kalko & Schnitzler, 1993) avec des variations au sein même de la phase de recherche.

Les aspects de cette variation sont confirmés au cours de cette étude, notamment avec les paramètres temporels (Dur et IPI) en fonction du volume de l'espace disponible. L'intolérance au chevauchement de l'émission d'une pulsation et de l'écho chez *Pipistrellus* est la meilleure explication face à ces modifications de comportement car c'est un groupe de chauves-souris qui émet des cris modulés (Kalko & Schnitzler, 1993 ; Fenton *et al.*, 1995 ; Jones, 1999 ; Schnitzler & Kalko, 2001). Face aux contraintes imposées par la différence de volume entre les deux types de cage ainsi que par rapport à la distance entre l'enregistreur et la chauve-souris, les individus réagissent en façonnant leur mode d'écholocation. Il s'agit d'une confirmation de la plasticité de

l'écholocation du groupe. Grâce à l'analogie sur leur possibilité de coloniser tant les clairières que les lisières (Monadjem *et al.*, 2010), nous illustrons la capacité de *Pipistrellus* s.l. à gérer le confinement par l'émission de cris plus brefs ou par l'augmentation de la durée de leur pulsation lorsque le milieu est plus ouvert. Par ailleurs, la fréquence minimale de *Pipistrellus* s.l. est également influencée par la taille d'une cage. Nous rapportons cette variation au fait que la fréquence minimale correspondant à la partie QCF dans la structure d'un cri se révèle ici par une largeur de bande rétrécie. Cette partie est surtout utilisée dans la détection d'une cible pour une chauve-souris tandis que la partie FM fournit la précision lors de la localisation d'une cible dans le temps et dans l'espace (Russ, 1999 ; Monadjem *et al.*, 2010). En outre, une étude effectuée sur *P. kuhlii* a également révélé une variation individuelle de la fréquence finale (équivalente à fréquence minimale dans notre étude) au sein de la phase de recherche (Schnitzler *et al.*, 1987). Il est également possible d'expliquer l'origine de la différence entre les gammes de fréquence d'émission de cris des chauves-souris insectivores par une adaptation, sinon une évolution convergente au biotope exploité ou approprié pour une espèce donnée (Jones & Holderied, 2007). Aussi, l'exploration plus approfondie d'éventuelles variations bioacoustiques auprès de *Pipistrellus* s.l. de Madagascar est encore une source d'information sur la systématique, le comportement et la bio-écologie du groupe.

Nous soulignons le fait que ces résultats acoustiques expérimentaux proviennent d'un groupe constitué par plusieurs espèces sans identification préalable. L'objectif était de standardiser la réception de leur vocalisation en vue des études taxinomiques ultérieures. Il est donc probable qu'il y ait une variation du degré de plasticité entre les espèces rassemblées dans *Pipistrellus* s.l.

Conclusion

A l'issue de cette expérience, nous pouvons confirmer que toute déduction aussi bien taxinomique que bioacoustique sur les signaux enregistrés dans des circonstances naturelles serait hasardeuse, du moins avec le groupe des chauves-souris émettant des cris en fréquence modulée. En conséquence, il est recommandé d'utiliser des cages ayant une longueur supérieure à 5 m pour effectuer l'enregistrement des vocalisations d'espèces comme *Pipistrellus* s.l. En effet, ce groupe de chauves-souris ayant des affinités à plusieurs types d'habitat pour chasser ou pour

circuler, démontre une grande aptitude de plasticité d'écholocation. Aussi, la standardisation des paramètres d'enregistrements bioacoustiques ne doit pas être minimisée pour obtenir des cris spécifiques à une situation (pour les études comportementales ou de communication) ou à l'espèce (pour les études à caractère taxinomique).

Remerciements

Cette étude n'aurait pu être réalisée sans les avis favorables de différentes institutions pour l'octroi des autorisations de recherche. Nous sommes ainsi reconnaissants au Ministère des Forêts et de l'Environnement, à l'ONG « Fanamby », au Directeur de Kirindy CNFEREF ainsi qu'au Département de Biologie Animale de l'Université d'Antananarivo. Le travail sur terrain à Kirindy a été facilité par Deutsches Primatenzentrum (DPZ). Nous remercions vivement « Irene Pritzker Foundation » d'avoir financé ce travail. Pour son assistance et ses commentaires constructifs sur ce manuscrit, nous remercions sincèrement Manuel Ruedi.

Références bibliographiques

- Altringham, J. D. 2001.** *Bats - biology and behaviour.* Oxford University Press, Oxford.
- Barclay, R. M. R. 1999.** Bats are not birds: A cautionary note on using echolocation calls to identify bats. *Journal of Mammalogy*, 8: 290-296.
- Barclay, R. M. R. & Brigham, R. M. 1991.** Prey detection, dietary niche breadth, and body size in bats: Why are aerial insectivorous bats so small? *The American Naturalist*, 137: 693-703.
- Barclay, R. M. R., Fullard, J. H. & Jacobs, D. S. 1999.** Variation in the echolocation calls of the hoary bat (*Lasiurus cinereus*): Influence of body size, habitat structure, and geographic location. *Canadian Journal of Zoology*, 77: 530-534.
- Bates, P. J. J., Ratrimomanarivo, F. H., Harrison, D. L. & Goodman, S. M. 2006.** A description of a new species of *Pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) from Madagascar with a review of related Vespertilioninae from the island. *Acta Chiropterologica*, 8: 299-324.
- Fenton, M. B. 1990.** The foraging behaviour and ecology of animal eating bats. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 411-422.
- Fenton, M. B., Audet, D., Obrist, M. K. & Rydell, J. 1995.** Signal strength, timing and self-deafening: The evolution of echolocation in bats. *Paleobiology*, 21: 229-242.
- Fenton, M. B., Bouchard, S., Vonhof, M. J. & Zigouris, J. 2001.** Time-expansion and zero-crossing period meter systems present significantly different views of

- echolocation calls of bats. *Journal of Mammalogy*, 82: 712-727.
- Goodman, S. M. 2011.** *Les chauves-souris de Madagascar*. Association Vahatra, Antananarivo.
- Goodman, S. M. & Ranivo, J. 2004.** The taxonomic status of *Neoromicia somalicus malagasyensis*. *Mammalian Biology*, 69: 434-438.
- Goodman, S. M., Taylor, P. J., Ratrimomanarivo, F. & Hooper, S. H. 2012.** The genus *Neoromicia* (Family Vespertilionidae) in Madagascar, with the description of a new species. *Zootaxa*, 3250: 1-25.
- Jones, G. 1999.** Scaling of echolocation call parameters in bats. *The Journal of Experimental Biology*, 202: 3359-3367.
- Jones, G. & Barlow, K. E. 2004.** Cryptic species of echolocating bats. In *Echolocation in bats and dolphins*, eds. J. A. Thomas, C. F. Moss & M. Vater, pp. 345-349. The University of Chicago Press, Chicago.
- Jones, G. & Holderied, M. W. 2007.** Bat echolocation calls: Adaptation and convergent evolution. *Proceedings of the Royal Society B*, 274: 905-912.
- Kalko, E. K. V. & Schnitzler, H.-U. 1993.** Plasticity in echolocation signals of European pipistrelle bats in search flight: Implications for habitat use and prey detection. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33: 415-428.
- Kazial, K. A., Pacheno, S. & Zielinski, K. N. 2008.** Information content of sonar calls of little brown bats (*Myotis lucifugus*): Potential for communication. *Journal of Mammalogy*, 89: 25-33.
- Kofoky, A., Andriafidison, E. D., Ratrimomanarivo, F., Razafimanahaka, E. H. J., Rakotondravony, D., Racey, P. & Jenkins, R. K. B. 2007.** Habitat use, roost selection and conservation of bats in Tsingy de Bemaraha National Park, Madagascar. *Biodiversity Conservation*, 16: 1039-1053.
- Kofoky, A. F., Randrianandrianina, F., Russ, J., Raharinantenaina, I., Cardiff, S. G., Jenkins, R. K. B. & Racey, P. A. 2009.** Forest bats of Madagascar: Results of acoustic surveys. *Acta Chiropterologica*, 11: 375-392.
- Monadjem, A. P., Taylor, P. J., Cotterill, F. P. D. & Schoeman, M. C. 2010.** *Bats of central and southern Africa: A biogeographic and taxonomic synthesis*. Wits University Press, Johannesburg.
- Obrist, M. K. 1995.** Flexible bat echolocation: The influence of individual, habitat and conspecifics on sonar signal design. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36: 207-219.
- Obrist, M. K., Boesch, R. & Fluckiger, P. F. 2004.** Variability in echolocation call design of 26 Swiss bat species: Consequences, limits and options for automated field identification with a synergetic pattern recognition approach. *Mammalia*, 68: 307-322.
- O'Farrell, M. J., Miller, B. W. & Gannon, W. L. 1999.** Qualitative identification of free flying bats using the Anabat detector. *Journal of Mammalogy*, 80: 11-23.
- Parsons, S. 1998.** The effect of recording situation on the echolocation calls of the New Zealand lesser short-tailed bat (*Mystacina tuberculata* Gray). *New Zealand Journal of Zoology*, 25: 147-156.
- Preatoni, D. G., Nodari, M., Chirichella, R., Tosi, G., Wauters, L. A. & Martinoli, A. 2005.** Identifying bats from time-expanded recordings of search calls: Comparing classification methods. *Journal of Wildlife Management*, 69: 1601-1614.
- Ramasindrazana, B., Goodman, S. M., Schoeman, M. C. & Appleton, B. 2011.** Identification of cryptic species of *Miniopterus* bats (Chiroptera: Miniopteridae) from Madagascar and the Comoros using bioacoustics overlaid on molecular genetic and morphological characters. *Biological Journal of the Linnean Society*, 104: 284-302.
- Russ, J. M. 1999.** *The bats of Britain and Ireland: Echolocation calls, sound analysis and species identification*. Alana Books, Belfast.
- Russ, J., Bennett, D., Ross, K. & Kofoky, A. F. 2001.** *The bats of Madagascar: A field guide with description of echolocation calls*. Viper Press, Glossop.
- Russo, D. & Jones, G. 2000.** The two cryptic species of *Pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) occur in Italy: Evidence from echolocation calls. *Mammalia*, 62: 187-197.
- Rydell, J., Arita, H. T., Santos, M. & Granados, J. 2002.** Acoustic identification of insectivorous bats (Order Chiroptera) of Yucatan, Mexico. *Journal of Zoology*, 257: 27-36.
- Schnitzler, H.-U. & Kalko, E. K. V. 2001.** Echolocation by insect-eating bats. *BioScience*, 5: 557-559.
- Schnitzler, H.-U., Kalko, E., Miller, L. & Surlykke, A. 1987.** The echolocation and hunting behavior of the bat, *Pipistrellus kuhli*. *Journal of Comparative Physiology A*, 161: 267-274.
- Schnitzler, H.-U., Moss, C. F. & Denzinger, A. 2003.** From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 386-394.
- Schoeman, M. C. & Jacobs, D. S. 2008.** The relative influence of competition and prey defenses on the phenotypic structure of insectivorous bat ensembles in southern Africa. *Plos One*, e3715. doi:10.1371/journal.pone.0003715.
- Siemers, B. M. 2004.** Bats in the field and in a flight cage: Recording and analysis of their echolocation calls and behavior. In *Bat echolocation research: Tools, techniques and analysis*, eds. R. M. Brigham, E. K. V. Kalko, G. Jones, S. Parsons & H. J. G. A. Limpens, pp. 107-113. Bat Conservation International, Texas.
- Siemers, B. M. & Schnitzler, H.-U. 2004.** Echolocation signals reflect niche differentiation in five sympatric congeneric bat species. *Letters to Nature*, 429: 657-661.
- Sleep, D. J. H. & Brigham, R. M. 2003.** An experimental test of clutter tolerance in bats. *Journal of Mammalogy*, 84: 216-224.

Surlykke, A., Futtrup, V. & Tougaard, J. 2002. Prey-capture success revealed by echolocation signals in pipistrelle bats (*Pipistrellus pygmaeus*). *The Journal of Experimental Biology*, 206: 93-104.

Tal, B. O., Tal, B. R., Korine, C., Holderied, M. W. & Fenton, M. B. 2007. Echolocation calls produced by

Kuhl's pipistrelles in different flight situations. *Journal of Zoology*, 274: 59-64.

Taylor, P. J. 2000. *Bats of southern Africa*. University of Natal Press, Pietermaritzburg.

Wright, G. S., Wilkinson, G. S. & Moss, C. F. 2011. Social learning of a novel foraging task by big brown bats, *Eptesicus fuscus*. *Animal Behaviour*, 82: 1-9.