

A PROPOS D'ECHOLOCALISATION CHEZ LES CHIROPTERES

R.M. LIBOIS

Université de Liège, laboratoire d'Ethologie  
Quai Van Beneden, 22  
4020 LIEGE (BELGIQUE)

AVERTISSEMENT :

La présente note n'a d'autre prétention que de donner un aperçu de certaines recherches récentes sur les systèmes de détection à distance utilisés par les chauves-souris. Il s'agit essentiellement d'un essai de vulgarisation d'informations scientifiques neuves et non de l'exposé de résultats originaux obtenus par l'auteur.

INTRODUCTION :

A la fin du XVIIIè siècle déjà, grâce aux expériences de SPALLANZANI, on savait que les chauves-souris étaient capables, bien qu'ayant été aveuglées, d'éviter les obstacles qu'elles rencontraient. D'autres expériences, de peu postérieures, montrèrent que la sûreté du vol de chauves-souris dont on bouchait les oreilles était affectée. Avec CUVIER, la science allait marquer une pause car il ridiculisa ces expériences dont les résultats sombrèrent dans l'oubli.

C'est en 1920 que l'idée de l'utilisation des ultrasons par les chiroptères fut émise par HARTWIG mais c'est plus de 20 ans plus tard que le bien-fondé de cette hypothèse fut démontré, notamment par GALAMBOS et par GRIFFIN (d'après FRECHKOP, 1958).

Depuis lors, la science a progressé et l'on commence à entrevoir la façon dont les ultrasons sont utilisés par ces mammifères pour se situer dans l'espace, pour "écholocaliser".

Le principe de l'écholocalisation est simple : il s'agit d'envoyer des trains d'ondes de fréquence donnée puis de recevoir et d'analyser les échos produits par ces trains d'ondes sur les obstacles environnant la source. Cette faculté est particulièrement bien connue chez les cétacés et chez les chauves-souris. Elle n'est toutefois pas l'apanage de ces deux groupes : certains insectivores, tels les tenrecs (Tenrecidae) et les musaraignes (Soricidae), peuvent écholocaliser (PODUSCHKA, 1977). Il en va de même pour certains rongeurs (GRIFFIN, 1977). Par ailleurs, l'écholocalisation n'implique pas nécessairement l'utilisation d'ultrasons. Un poisson-chat marin, *Arius felis* (TAVOLGA, 1982), un chiroptère du genre *Roussetus* et des oiseaux (GRIFFIN, 1977 ; SUTHERS et HECTOR, 1982), utilisent ce système à partir de cris parfaitement audibles. Ces oiseaux nichent dans des grottes obscures. Il s'agit du Guacharo (*Steatornis caripensis*), sorte d'engoulevent sud-américain, et des salanganes (*Collocalia hirundinacea* et *C. steatopygia*), martinets du sud-est asiatique qui construisent, au moyen de leurs sécrétions salivaires, un nid qu'il nous arrive de manger sous la dénomination de potage "aux nids d'hirondelles".

Le principe de l'écholocation a beau être simple, sa mise en pratique pose plus d'un problème ; aussi allons-nous essayer de voir comment certaines chauves-souris ont résolu les difficultés.

#### DEUX TYPES DE SIGNAUX :

Les chauves-souris écholocalisatrices utilisent deux types de signaux physiquement très différents (NEUWEILER, 1983) : des signaux très brefs (0,5 à 5 msec) à large bande de fréquences ou des signaux plus longs (5 à 100 msec) de fréquence constante. Ces signaux ne sont pas utilisés de la même façon ni dans les mêmes circonstances. Certaines espèces n'ont à leur répertoire que des émissions en fréquence modulée (F.M.) : cas de la roussette (*Rousettus aegyptiacus*) du Molosse du Brésil (*Tadarida brasiliensis*) et de certains vespertiliens, tels le Grand murin (*Myotis myotis*). Il s'agit généralement d'espèces dites glaneuses. D'autres qui chassent dans des milieux encombrés, tels la frondaïson d'un arbre, ont des émissions invariables constituées d'un son pur (fréquence constante : F.C.) suivi d'une ou deux parties fortement modulées des hautes vers les basses fréquences. C'est le cas de bon nombre d'hipposidéridés. D'autres enfin, chassent en plein air dans des volumes peu encombrés d'obstacles et utilisent alternativement des sons purs, éventuellement multiharmoniques, en vol de croisière et des impulsions brèves, fortement modulées, lorsqu'elles ont repéré une proie. C'est le cas des noctules (*Nyctalus sp.*) et des pipistrelles (*Pipistrellus sp.*). Ces deux types de signaux ont leurs avantages et leurs inconvénients respectifs.

#### 1 - Les signaux à fréquence constante :

Quelles sont les informations susceptibles d'être encodées par ce type de signal, ou plutôt, par leur écho ?

SCHNITZLER et ses collaborateurs (1983) ont placé un insecte dans un faisceau d'ultrasons de fréquence constante et ont enregistré les échos qu'il produisait dans différentes situations. Ils purent observer que l'écho le plus intense était renvoyé lorsque l'insecte :

- était à la même hauteur que la source d'ultrasons,
- se déplaçait perpendiculairement à la direction de propagation du signal et,
- avait les ailes pratiquement au sommet de leur "révolution".

L'amplitude de l'écho varie donc en fonction de ces paramètres mais après avoir essayé de la relier à la "surface acoustique" de la cible, SCHNITZLER et al. (1983) ont constaté que la relation n'était pas simple : il y a probablement un effet de miroir acoustique produit par les ailes lorsqu'elles sont dans une position donnée.

La fréquence de l'écho varie aussi en fonction de la direction de l'insecte par rapport à la source. Si l'insecte s'éloigne, on constate une modulation du signal vers des fréquences plus hautes : il est réfléchi par des parties de l'insecte qui se rapprochent de la source. C'est évidemment l'inverse si l'insecte se rapproche. De surcroît, les modulations de fréquence ne sont pas identiques d'une espèce à l'autre : elles dépendent de la vitesse du battement des ailes de l'insecte, de sa taille, de la longueur de ses ailes. La modulation s'effectue sur une bande de fréquences qui est d'autant plus large que la fréquence du battement des ailes est élevée (SCHNITZLER et al., 1983).

Les informations encodées par l'écho de signaux F.C. portent donc sur la direction de la proie, sur sa vitesse et sur son identité déterminée en fonction de la vitesse de son battement d'ailes.

Une autre question est de savoir si les chauves-souris interprètent et utilisent ces informations et le cas échéant, comment elles y parviennent. Chez le Grand fer à cheval (*Rhinolophus ferrumequinum*), plusieurs constatations font penser que ces informations sont de première importance :

- cette chauve-souris localise ses proies dans un bruit de fond très important,
- elle opère une véritable sélection de ses proies,
- elle ne capture que des proies (papillons surtout) dont les ailes sont en mouvement (BELL et FENTON, 1984),
- elle allonge la durée de son signal F.C. lorsqu'elle s'intéresse à une proie.

A titre de vérification, l'équipe de SCHNITZLER a transposé les échos reçus (fréquence voisine de 80 kHz) dans la gamme des 2 kHz et a pu remarquer que des auditeurs humains pouvaient discriminer les échos modulés des échos non modulés, étaient capables de distinguer les différentes espèces d'insectes en fonction de la vitesse de leur battement d'ailes et d'apprécier des différences dues à l'orientation de la direction de vol de l'insecte. Le système auditif des chauves-souris étant beaucoup plus perfectionné que le nôtre, on était en droit d'attendre qu'elles se montrent capables d'utiliser ces informations. SCHNITZLER et FLIEGER (1983) viennent d'en apporter la preuve expérimentale.

Les rhinolophes, tout au moins, ont une fenêtre très étroite de sensibilité aux ultrasons dont la fréquence est proche de celle des signaux qu'ils émettent (fig. 1). L'existence de cette fenêtre s'explique par l'extension de la zone où sont représentées les fréquences 80-86 kHz sur la membrane basilaire de la cochlée (fig. 2). En outre, les rhinolophes peuvent compenser l'effet Doppler dû à leur propre mouvement de manière à ce que les échos restent centrés sur une fréquence comprise dans leur fenêtre de sensibilité (82,2 kHz) : le signal est émis à une fréquence inférieure à celle de l'écho entendu (NEUWEILER, 1983). Cette faculté semble tout à fait particulière aux rhinolophidés. Elle n'a en tout cas pu être mise en évidence chez les hipposidéridés (SCHULLER, 1980).

Chez une autre espèce, *Pteronotus parnellii*, il existe aussi un filtre mais il est d'un type tout à fait différent de celui des rhinolophes : la membrane basilaire de *Pteronotus* n'est pas morphologiquement différenciée comme celle des rhinolophes. De plus, le filtre peut être fatigué et même mis hors circuit lorsqu'il est surstimulé, ce qui n'est pas le cas de celui des rhinolophes. Chez *Pteronotus*, le filtre est probablement un résonateur vrai, ce qui explique sa fatigabilité et aussi le fait que l'amplitude des potentiels microphoniques soit maximale à la fréquence centrale du filtre (62 kHz) (NEUWEILER, 1983).

L'analyse fine des fréquences dans une bande étroite a donc été inventée deux fois au moins chez les chauves-souris écholocalisatrices et de manière indépendante ! Elle est le fait de chauves-souris spécialisées dans la détection de proies en mouvement. Les signaux F.C. ne peuvent toutefois donner d'information précise sur la distance de la source à l'obstacle ou à la proie que s'ils sont précédés ou suivis d'une légère modulation de fréquence qui peut jouer le rôle de marqueur temporel. Ce genre de signal est bien connu

chez certaines espèces mais jusqu'à présent, on n'a pas découvert de chiroptère se contentant d'émettre exclusivement des signaux F.C. : les espèces qui pour le repérage se servent de sons purs (F.C.), émettent dans des phases d'approche et de capture de la proie ou au voisinage d'un obstacle, des signaux F.M. (NEUWEILER, 1983).

## 2 - Les signaux en fréquence modulée :

A quelle nécessité obéissent ces signaux F.M. à large bande de fréquences ? Les émissions F.M. constituent en fait un moyen optimal de mesure précise de la distance, par mesure du temps écoulé entre le début de l'émission et le début de la réception de l'écho. Mais cela, un son pur, modulé en début d'émission ou dont l'attaque est abrupte, peut servir à le réaliser. Les signaux F.M. paraissent par contre irremplaçables pour transmettre des informations sur la qualité des surfaces des miroirs acoustiques.

NEUWEILER (1983) a pu montrer que le grand murin pouvait discriminer une surface parfaitement plane d'une autre qui présentait de très légères irrégularités inférieures à 30 microns. Trente microns de différence sont donc suffisants pour induire au niveau de l'écho d'un signal modulé des interférences analysables. Avec un son pur, le murin ne pourrait utiliser qu'une analyse temporelle et le délai entre les échos renvoyés par la surface principale et par l'aspérité est beaucoup trop petit (1/10 ème de microseconde) pour être perçu par le système auditif des chauves-souris. Bien que très poussées, leurs capacités d'analyse temporelle des échos n'atteignent pas ces performances.

Mais comment fonctionne ce système de mesure du temps écoulé entre le début de l'émission du signal et le début de la réception de l'écho du signal ? Bien entendu, cela se passe au niveau des neurones qui encodent l'information mécanique transmise à la membrane basilaire. Certaines espèces possèdent des adaptations fonctionnelles particulières qui facilitent cette mesure du temps.

Certains neurones détecteurs de *Pteronotus parnellii* répondent de manière optimale à des paires de stimuli dont le second est séparé du premier par un délai d'au moins 0,4 msec. (distance min. = 15 cm). Ces neurones ne sont activés que par un signal qui reproduit certaines caractéristiques du cri d'écholocation (O'NEILL et SUGA, 1982).

Chez les rhinolophidés, certains neurones répondent spécifiquement à des paires de signaux pour autant que le second signal reçu ait une fréquence supérieure à celle du premier. D'autres suppriment la réponse au premier stimulus et amplifient celle au second s'il n'intervient pas plus de 20 msec après le premier, et cela même si son intensité est de 30 dB inférieure à celle du premier (NEUWEILER, 1983). D'autres neurones encore, ne réagissent que si la chauve-souris a préalablement émis une vocalisation et il s'avère que la réponse de cette vocalisation n'est pas suffisante pour déclencher une réponse (SCHULLER, 1979). Tous ces effets de blocage ou de facilitation d'une réponse nerveuse sont toutefois limités à un laps de temps très court variant de 0 à 60 msec. Ce délai correspond à une distance source-cible de 10,5 mètres au plus (NEUWEILER, 1983).

En bref, nous dirons que les chiroptères ont développé, sur la base d'un même principe, des systèmes d'analyse qui, bien que différents, présentent des adaptations morphologiques et fonctionnelles très poussées, reliées aux caractéristiques des signaux produits.

## FIGURES :

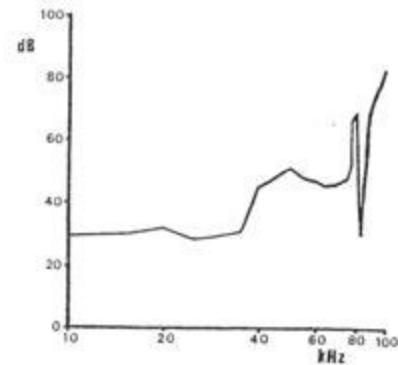


Fig. 1 : Audiogramme de la chauve-souris *Rhinolophus ferrumequinum* : courbe de la sensibilité auditive, exprimée en décibels, en fonction de la fréquence des sons (ultrasons) (d'après NEUWEILER, 1983, modifié).

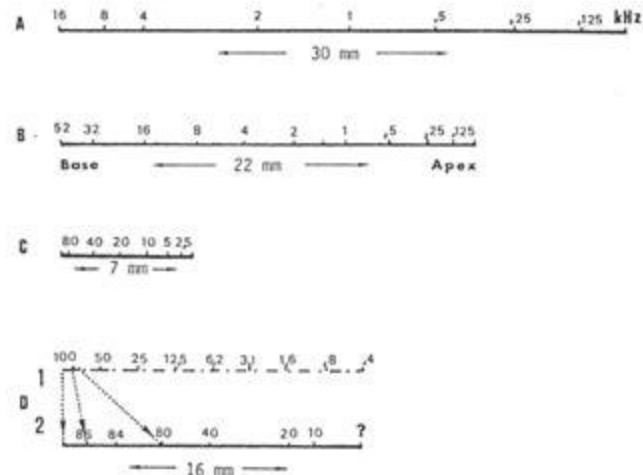


Fig. 2 : Carte de la sensibilité de la membrane basilaire de la cochlée chez quelques espèces de mammifères. La longueur de la membrane est donnée entre les flèches (dessin effectué à l'échelle). A : Homme ; B : Chat domestique ; C : Souris domestique ; D : Grand rhinolophe (*Rh. ferrumequinum*). 1 : représentation attendue ; 2 : résultats expérimentaux. Remarquer l'extension de la zone sensible aux fréquences comprises entre 80 et 86 kHz qui sont celles des échos des signaux d'écholocation. (d'après NEUWEILER, 1983, modifié).

Ces signaux ne sont pas non plus quelconques : ils ont des caractéristiques physiques particulières à chaque espèce (voire même à chaque individu), ce qui a permis la mise au point de détecteurs de chauves-souris (FENTON et al., 1983 ; MILLER et ANDERSON, 1984). La communication entre membres d'un groupe est ainsi rendue possible (LEONARD et FENTON, 1984), et la confusion avec les échos des cris du voisin est évitée. Chez *Rhinopoma hardwickei*, HABERSETZER (1981) a constaté une modification de fréquence des signaux émis lorsque différents individus de cette espèce chassent en groupe. Une autre spécialisation existe chez les rhinolophes : ils auraient la possibilité de focaliser leur signal grâce aux excroissances membraneuses qui ornent leur museau.

#### LA RIPOSTE DES PROIES :

Face à des systèmes de repérage aussi sophistiqués, les proies ont-elles encore quelque chance de s'échapper ? Certains insectes parviennent à s'esquiver. Voyons comment :

Selon SIMMONS et KICK (1983), la chasse d'un chiroptère se subdivise en trois phases :

- la phase de recherche : la chauve-souris émet des signaux à un rythme assez faible : 10/sec environ. Si, dans un rayon de 1 à 2 m, quelque chose est détecté, le rythme des signaux s'accélère, passe à 20-40/sec, et la chauve-souris oriente la tête dans la direction de la proie ; c'est :

- la phase d'approche, qui dure quelques dixièmes de seconde. Le type de signal change aussi : il se raccourcit et la composante "son pur" des espèces qui utilisent le système F.C fait place à des signaux F.M. Seules les espèces qui émettent de longs signaux F.C. continuent à émettre des sons purs mais elles les raccourcissent et les associent à des signaux F.M. C'est vraisemblablement au cours de la phase d'approche que les chauves-souris identifient leurs proies éventuelles. Des expériences ont montré qu'une discrimination entre morceaux de vers de farine et fragments de plastique avait lieu à ce moment, juste avant de passer à la troisième phase :

- la phase terminale ou phase de capture : le rythme de répétition des signaux, lorsque la chauve-souris se trouve à environ 30-50 cm, augmente de manière très abrupte, allant jusqu'à 100 émissions/sec ! Les signaux sont très courts et modulés en fréquence. Les chauves-souris à longues émissions F.C. utilisent encore des sons purs mais leur durée est réduite à quelques millisecondes. La chauve-souris suit la position changeante de la proie et se place de manière à l'intercepter au moyen de ses membranes alaires ou interfémorales.

Certains insectes ont développé une stratégie particulière pour échapper à leurs prédateurs mammifères. Certains d'entre eux, en effet, entendent les ultrasons. Si un papillon perçoit des ultrasons de faible intensité, cela signifie que le prédateur est encore loin. Il fait alors demi-tour et s'éloigne. Si les ultrasons perçus sont plus intenses, émis à un rythme plus soutenu, la proie se sent repérée et adopte dans ce cas un vol très saccadé, très irrégulier, se laissant parfois tomber comme une pierre. Cela lui donne ses chances. Adoptée au stade terminal, cette tactique est encore payante. Des expériences réalisées sur des chrysope montrent que les chauves-souris ne parviennent pas à en capturer plus de 27 % dans des conditions normales, alors qu'elles en prennent 89 % si les chrysope sont rendues sourdes (MILLER, 1983). Les papillons arctiidés ont la possibilité d'émettre des ultrasons, et

ils ne s'en privent pas (FULLARD et FENTON, 1977). Dès qu'elles se sentent repérées, certaines espèces au goût très désagréable émettent des ultrasons, "signalant ainsi leur non comestibilité" (DUNNING, 1968). D'autres attendent le stade terminal avant de lancer leur cri. Son intensité, 68 dB à 1 m, est sans doute suffisante pour effrayer la chauve-souris : elle se détourne brusquement comme si elle évitait un obstacle (MILLER, 1983).

S'agit-il d'un cri qui effraie ou d'une émission de brouillage ? Les choses ne paraissent pas encore très claires mais pour le papillon, l'essentiel est que le système fonctionne... (FULLARD et al., 1979).

#### BIBLIOGRAPHIE :

- DUNNING, D.C. (1968) - Warning sounds of moths. *Z. Tierpsychol.*, 25 : 129-138.
- FENTON, M.B., MERRIAM, H.G. et HOLROYD, G.L. (1983) - Bats of Kootenay, Glacier and Mount Revelstoke National Parks in Canada : identification by echolocation calls, distribution and biology. *Can. J. Zool.*, 61 : 2503-2508.
- FRECHKOP, S. (1958) - Faune de Belgique : mammifères, Ed. Inst. roy. Sc. nat. Belg., Bruxelles. 545 p.
- FULLARD, J.H. et FENTON, M.B. (1977) - Acoustic and behavioural analyses of the sounds produced by some species of Nearctic arctiidae (Lepidoptera). *Can. J. Zool.*, 55 : 1213-1224.
- FULLARD, J.H., FENTON, M.B. et SIMMONS, J.A. (1979) - Jamming bat echolocation : the clicks of arctiid moths. *Can. J. Zool.*, 57 : 647-649.
- GRIFFIN, D.R. (1977) - Echolocation and its relevance to communication behavior. In T.A. SEBEOK : *How animals communicate*. Ed. Indiana Univ. Press, Bloomington and London, pp. 252-262.
- HABERSETZER, J. (1981) - Adaptive echolocation sounds in the bat *Rhinopoma hardwickei* : a field study. *J. Comp. Physiol.*, 144 : 559-566.
- LEONARD, M.L. et FENTON, M.B. (1984) - Echolocation calls of *Euderma maculatum* (Vespertilionidae) : use in orientation and communication. *J. Mammal.*, 65, 122-126.
- MILLER, L.A. (1983) - How insects detect and avoid bats. In HUBER, F. et MARKL, H. : *Neuroethology and behavioural physiology*. Springer Verlag, Berlin, pp. 251-256.
- MILLER, L.A. et ANDERSEN, B.B. (1984) - Studying bat echolocation signals using ultrasonic detectors. *Z. Säugetierkd.*, 49 : 6-13.
- NEUWEILER, G. (1983) - Echolocation and adaptivity to ecological constraints. In HUBER, F. et MARKL, H. : *Neuroethology and behavioural physiology*. Springer Verlag, Berlin, pp. 280-302.

- O'NEILL, W.E. et SUGA, N. (1982) - Encoding of target range and its presentation in the auditory cortex of the mustached bat. J. Neurosci., 2 : 17-33.
- PODUSCHKA, W. (1977)- Insectivore communication. In SEBEOK, T.A. : How animals communicate, Indiana Univ. Press, Bloomington and London, pp. 600-633.
- SCHNITZLER, H.U. et FLIEGER, E. (1983) - Detection of oscillating target movements by echolocation in the greater horseshoe bat. J. Comp. Physiol., 153 (A) : 385-391.
- SCHNITZLER, H.U., MENNE, D., KOBER, R. et NEBLICH, K. (1983) - The acoustical image of fluttering insects in echolocating bats. In HUBER, F. et MARKL, H. : Neuroethology and behavioural physiology, Springer Verlag, Berlin, pp.235-250.
- SCHULLER, G. (1979) - Vocalization influences auditory processing in collicular neurons of the CF-FM bat, Rhinolophus ferrumequinum. J. Comp. Physiol., 132 : 39-46.
- SCULLER, G. (1980) - Hearing characteristics and Doppler-shift compensation in South Indian CF-FM bats. J. Comp. Physiol., 139 : 349-356.
- SIMMONS, J.A. et KICK, S.A. (1983) - Interception of flying insects by bats. In HUBER, F. et MARKL, H. : Neuroethology and behavioural Physiology, Springer Verlag, Berlin, pp. 267-279.
- SUTHERS, R.A. et HECTOR, D.H. (1982) - Mechanism for the production of echolocating clicks by the grey swiftlet, Collocalia spodiopygia. J. Comp. Physiol., 148 (A) : 457-470.
- TAVOLGA, W.N (1982) - Auditory acuity in the sea catfish (Arius felis). J. Exp. Biol., 96 : 367-376.