

L'écholocation chez les chauves-souris



Pauline VAN LAERE (10501154)

Université Paris 13

Année 2007-2008

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	2
1. FONCTIONNEMENT ET ROLE DU COMPORTEMENT D'ECHOLOCATION	3
1.1. <u>Fonctionnement du système d'écholocation</u>	<u>3</u>
1.1.1. Traitement auditif	4
1.1.2. Modulation corticofugale.....	5
1.1.3. Production vocale	5
1.2. <u>Valeur adaptative du comportement d'écholocation</u>	<u>6</u>
1.2.1. Fonction des ultrasons	6
1.2.2. Adaptation à un environnement	8
1.2.3. Exemple d'adaptation : prédation sur des oiseaux migrateurs nocturnes	10
2. EVOLUTION DU COMPORTEMENT D'ECHOLOCATION	11
2.1. <u>Différentes théories sur l'apparition de l'écholocation.....</u>	<u>11</u>
2.1.1. Théorie de l'origine diphylétique des chauves-souris	11
2.1.2. Théorie de l' « echolocation-first »	12
2.1.3. Théorie du « flight-first »	14
2.1.4. Théorie du développement en tandem	15
2.1.5. Théorie de l'ancêtre diurne et frugivore	16
2.2. <u>Evolution phylogénétique</u>	<u>17</u>
2.2.1. Place des Chiroptères chez les Mammifères	17
2.2.2. Phylogénie des Chiroptères	19
DISCUSSION	22
BIBLIOGRAPHIE	24

INTRODUCTION

La chauve-souris est l'un des mammifères les plus méconnus de la planète. Objet de fantasmes et de fausses croyances, elle a cependant fasciné les plus grands génies de l'histoire et obsède encore aujourd'hui scientifiques et militaires. On s'est d'abord intéressé aux chauves-souris pour leur capacité de vol actif, unique chez les mammifères. Dès la fin du 15^{ème} siècle, Léonard de Vinci s'intéresse aux ailes des chauves-souris et pense qu'il s'agit de la clef pour permettre un jour à l'homme de voler. Faute de temps, il ne peut développer entièrement cette idée, et laisse aux générations futures le soin de s'en charger. Clément Ader, en 1890, va reprendre ce principe pour construire ses ailes volantes. Les étonnantes capacités de vol des chauves-souris fascinent donc, mais c'est également le cas de leur capacité de voler la nuit, en évitant les obstacles, et cela même à très grande vitesse. Pendant des siècles, on s'est interrogé sur la façon dont elles sont capables de s'orienter dans le noir : est-ce grâce à une vision exceptionnelle ou à un sens totalement différent ?

Le premier à tenter de résoudre ce mystère est un abbé italien de la fin du 18^{ème} siècle : Lazzaro Spallanzani. Un des pères fondateurs de la biologie expérimentale, il va faire preuve pour cela d'une rigueur et d'une détermination hors du commun. En 1793 il observe que les chauves-souris peuvent voler dans les ténèbres sans aucune difficulté, et va alors réaliser de nombreuses expériences pour comprendre cela en faisant passer les chauves-souris entre des fils très fins reliés à des clochettes pour savoir si elles les font bouger. Il fabrique tout d'abord des bonnets, qu'il place sur la tête des chauves-souris pour les empêcher de voir, et observe qu'elles s'effondrent toutes au sol. Pour être sûr de ne tester que le sens de la vue, il va crever les yeux des chauves-souris. Mais celles-ci sont alors capables de s'orienter parfaitement et passent entre les fils sans les toucher. Il se demande quel autre sens entre en jeu, et va obstruer le nez, puis la bouche, et enfin les oreilles des chauves-souris aveuglées avec de la glu mais sans obtenir de perturbations de l'orientation des chauves-souris. Il va alors demander de l'aide à ses confrères : Louis Jurine va refaire ses expériences, mais en utilisant de l'amidon plutôt que de la glu pour boucher hermétiquement les oreilles des chauves-souris. Il note qu'elles restent à terre. Spallanzani et Jurine s'interrogent alors : les chauves-souris verraient-elles avec leurs oreilles ? La communauté scientifique trouve ces résultats aberrants et retient plutôt l'hypothèse d'une perception basée sur le sens du toucher.

Les travaux de Spallanzani refont surface en 1912, suite au naufrage du Titanic. En effet, Sir Hiram Maxim propose alors de doter les navires d'un sixième sens similaire à la vision aveugle des chauves-souris en utilisant des fréquences inaudibles à l'oreille humaine. Mais cette intuition ne sera pas utilisée tout de suite il faudra attendre encore quelques années pour que cela soit mis en place. L'énigme de Spallanzani n'a réellement été résolue qu'en 1937 en Amérique. Donald Griffin, alors étudiant à Harvard et passionné de chauves-souris, entend parler de la découverte de Pierce : le détecteur d'ultrasons. Ils vont alors placer ce détecteur près de chauves-souris et seront ainsi les premiers à entendre les ultrasons émis par ce mammifère. Griffin va alors refaire avec des amis les expériences de Spallanzani. Avec les oreilles bouchées, les chauves-souris sont incapables de s'orienter, de plus, elles ne peuvent pas produire d'ultrasons avec la bouche obstruée. Il en déduit que les chauves-souris utilisent les ultrasons qu'elles produisent pour s'orienter dans l'espace. Il va appeler ce phénomène l'« écholocation » : la localisation par l'écho. Les chauves-souris émettent par leur bouche des ondes sonores très rapides et très directionnelles qui vont rebondir sur les objets environnants et revenir sous forme d'échos à leurs oreilles. Les chauves-souris se construisent ainsi une image sonore de l'environnement en fonction du nombre, de l'intensité et de la rapidité des échos perçus. L'intuition de Spallanzani était donc correcte : elles ont bien une « vision acoustique » du monde.

Dans son ouvrage, « L'horloger aveugle », en 1986, Dawkins se sert de l'écholocation des chauves-souris pour illustrer le « *good design* » qu'il décrit au cours de la sélection naturelle. Comme la structure du cri d'écholocation détermine le type et la qualité des informations contenues dans l'écho, les chauves-souris utilisent différents signaux pour rendre compte de la diversité des demandes sensorielles. Dawkins pose la question de l'expérience des chauves-souris, et considère qu'elles sont capables de s'adapter en choisissant différentes stratégies, en exploitant par exemple l'effet Doppler¹, comme peuvent le faire les ingénieurs dans l'utilisation militaire des systèmes de sonar et de radar. L'utilisation de l'écholocation procure donc un très bon exemple d'adaptation. Les performances de l'écholocation peuvent être prédites à partir de théories développées dans le cadre de recherches en acoustique et en ingénierie du sonar. Les récents progrès techniques permettent de mieux comprendre le caractère adaptatif de l'écholocation des chauves-souris.

Mais comment ce système qui semble très perfectionné et très bien adapté à l'environnement des chauves-souris s'est-il mis en place ? L'évolution de ce système paraît alors intéressante à étudier. Il s'agit, en effet, d'un système de localisation dans l'espace qui n'est apparu que peu de fois au cours de l'évolution, alors que les voies de production et le système nerveux des chauves-souris ne paraissent pas très différents de ceux des autres mammifères. Quelles pressions de sélection ont pu s'exercer pour aboutir à ce système sophistiqué de localisation dans l'espace ? Et comment expliquer la répartition de l'écholocation chez tous les Microchiroptères et chez quelques Mégachiroptères ?

Pour comprendre l'évolution du comportement d'écholocation, nous expliquerons dans un premier temps le fonctionnement de ce système en nous basant sur des études neurobiologiques. Puis, nous nous intéresserons au rôle de ce comportement et notamment à la valeur adaptative qu'il confère aux chauves-souris le pratiquant. Dans une seconde partie, nous verrons quels sont les mécanismes qui ont conduit à la pratique de l'écholocation. Pour cela, nous étudierons différentes théories sur son apparition, puis nous exposerons les données phylogénétiques qui s'y rapportent.

1. FONCTIONNEMENT ET RÔLE DU COMPORTEMENT D'ECHOLOCATION

1.1. Fonctionnement du système d'écholocation

Expliquons tout d'abord très rapidement le principe de l'écholocation. La chauve-souris émet un ultrason par la bouche ou le nez. Dès que cet ultrason rencontre un obstacle (proie, végétation...), il rebondit vers la chauve-souris. Celle-ci capte l'écho grâce à ses oreilles, son cerveau va alors calculer la distance, la vitesse, la position et la forme de l'objet détecté. Tout cela a lieu en une fraction de seconde. Il arrive que les chauves-souris émettent des cris audibles par l'homme, il ne s'agit alors évidemment pas d'ultra-sons, mais de cris que l'on qualifie de « cris sociaux », c'est-à-dire des cris qui sont utilisés par les chauves-souris pour communiquer entre elles (territorialité, agressivité, parade nuptiale, cri d'appel d'un jeune à sa mère, ...).

Intéressons-nous dans un premier temps aux facteurs internes permettant l'expression du comportement d'écholocation, il s'agit plus précisément des processus cérébraux et neuroendocriniens qui permettent à la chauve-souris d'organiser ce comportement. Les chauves-souris vont capter des

¹ L'effet Doppler est le décalage de fréquence d'une onde acoustique entre la mesure à l'émission et la mesure à la réception lorsque la distance entre l'émetteur et le récepteur varie au cours du temps.

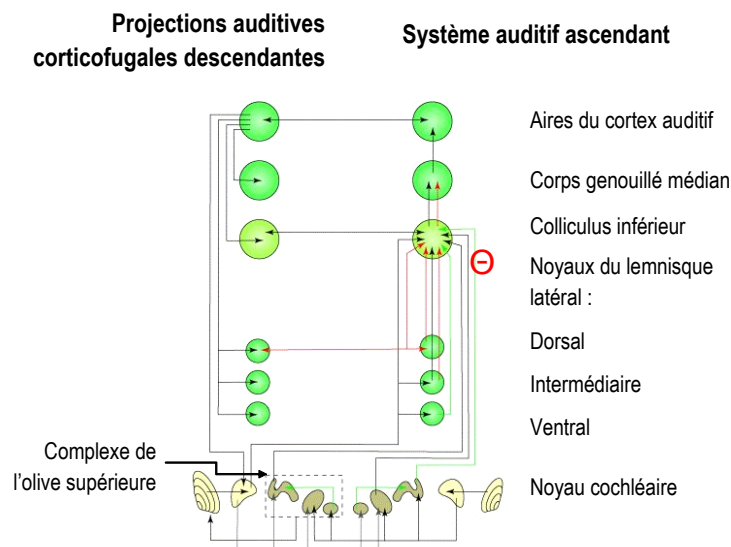
informations très précises sur leur environnement grâce à leur système sonar et aux neurones spécialisés dans le traitement auditif. Le succès de l'écholocation dépend de la coordination entre les systèmes auditif et moteur, qui permet d'adapter les émissions sonores aux variations de l'environnement.

1.1.1. Traitement auditif

Les oreilles des chauves-souris sont adaptées à leur mode d'audition particulier. Comme chez la plupart des mammifères, la cochlée contient une membrane basilaire qui va propager les vibrations engendrées par l'arrivée d'ondes sonores sur le tympan. Ces vibrations vont stimuler les cellules ciliées de cette membrane qui vont à leur tour activer les cellules du ganglion spiral, le nerf auditif et enfin le cortex auditif. La fréquence de décharge dans les fibres du nerf auditif est proportionnelle à l'amplitude du son, c'est-à-dire que plus l'écho est intense, plus cette fréquence de décharge va être élevée. La durée des échos et les intervalles entre ceux-ci sont décryptés par le cerveau par la manière dont se succèdent les signaux nerveux qu'il reçoit. La fréquence des échos, enfin, est codée par les cellules de la membrane basilaire : les fréquences élevées stimulent les cellules les plus proches du tympan ; les fréquences les plus basses, celles les plus éloignées.

La réponse est d'abord engendrée par le colliculus inférieur², à partir de la différence temporelle entre les énergies excitatrices et inhibitrices. La distance entre la chauve-souris et sa cible va être représentée par le retard de l'écho dans le mésencéphale, le thalamus et le cortex. Les neurones du mésencéphale n'encoderaient pas seulement la distance de la cible, mais également d'autres stimuli dimensionnels. Les chauves-souris ne sont pas seulement capables de déterminer par l'écholocation la distance de leurs cibles, mais aussi leur azimut et leur altitude. Cela est permis par une représentation spatiale en 3D formée dans le colliculus supérieur. Cette représentation est essentielle pour la coordination des signaux auditifs et moteurs qui dirige l'orientation acoustique.

Fig. 1 : Schéma du système auditif



CF.Moss & SR.Sinha (2003) *Neurobiology of echolocation in bats*, Current opinion in Neurobiology, Vol.13(6)

² Cf. Fig. 1

Récemment, il y a eu un intérêt grandissant pour les processus acoustiques des signaux de communication dans le système nerveux central des chauves-souris pratiquant l'écholocation. Les régions auditives traditionnellement étudiées pour les processus du sonar sont alors apparues comme jouant un rôle dans le processus des signaux de communication. Des recherches ont montré que la réponse neurale aux signaux de communication dépend des caractéristiques spectrales et temporelles des sons, de la même façon que pour le sonar. Ces résultats suggèrent que le traitement des sons utilisés pour la communication et l'orientation aurait lieu à travers les mêmes réseaux auditifs.

1.1.2. Modulation corticofugale

Le succès de l'écholocation des chauves-souris dépend de la coordination entre les systèmes auditif et moteur, rendue possible par la modulation corticofugale passant via les projections descendantes du cortex³. En effet, en plus de l'implication de l'amygdale et des neurones cholinergiques du prosencéphale basal dans la plasticité auditive, la modulation corticofugale a un rôle important dans les propriétés d'ajustement des champs récepteurs des neurones, basées sur la salience des stimuli auditifs. Les effets de cette modulation s'observent au niveau des champs auditifs corticaux, du corps genouillé médian, du colliculus inférieur et de la cochlée. Il y a, à ces niveaux, une modulation du signal auditif en termes de fréquence, de temps et de direction. Des expériences basées sur des apprentissages associatifs démontrent l'existence de changements dans le champ réceptif des neurones du cortex auditif primaire pouvant durer jusqu'à vingt-six heures⁴. Ce long changement de fréquence préférentielle suggère l'implication de processus expérience-dépendant. Cette plasticité expérience-dépendante est observée quelque soit le type de cris utilisés (FC ou FM⁵).

Le traitement auditif central et périphérique des chauves-souris peut donc être rapidement modulé pour ajuster le signal auditif dans le contexte variable des modèles vocaux et des échos correspondants. La rapide plasticité expérience-dépendante démontre clairement que l'énergie des neurones impliqués dans le processus d'écholocation peut-être rapidement modulée de façon dynamique, permettant un changement dans l'arrangement classique de leur champ récepteur.

1.1.3. Production vocale

Comme les chauves-souris utilisent l'écholocation pour s'orienter dans l'environnement et poursuivre leurs proies, les modèles de production sonore doivent s'adapter aux variations des informations acoustiques. Cette adaptation permet la recherche et la collecte actives d'informations par le système du sonar, et ainsi la représentation acoustique dans différentes conditions d'utilisation. Le contexte comportemental dans lequel a lieu l'écholocation joue un rôle central dans la construction des paramètres des vocalisations. Durant la poursuite d'une proie, les vocalisations présentent d'importantes variations en termes de durée, de bande passante, de contenu spectral et de modélisation temporelle. On peut distinguer trois groupes de cris d'écholocation chez les chauves-souris :

- Les émissions à fréquence constante et unique (FC), qui permettent la détection des proies de taille supérieure à la longueur du signal, ainsi que leur vitesse par effet Doppler.

³ Cf. Fig. 1

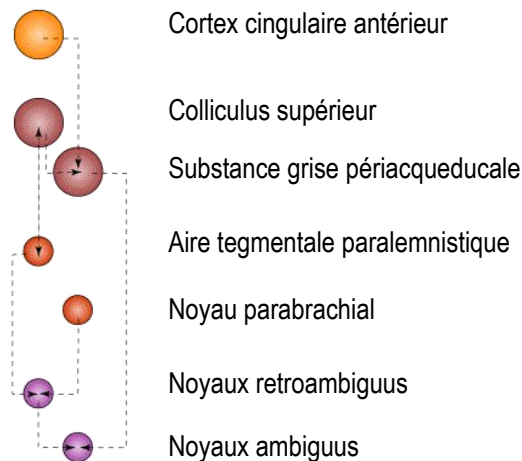
⁴ E.Gao & N.Suga (2000) *in* CF.Moss & SR.Sinha (2003)

⁵ Pour ce point, se référer au paragraphe suivant traitant de la production vocale

- Les émissions de fréquences modulées et décroissantes (FM), qui permettent une localisation précise des proies, de leur distance et de leurs détails.
- Les émissions mixtes (FC-FM), qui permettent de caractériser finement les proies, et servent dans la poursuite précise lors de la phase finale.

Fig. 2 : Schéma du circuit de production vocale

Circuit de production vocale



CF.Moss & SR.Sinha (2003) *Neurobiology of echolocation in bats*, Current opinion in Neurobiology, Vol.13(6)

Le circuit de production vocale est un circuit complexe d'interconnexions entre différentes structures du mésencéphale qui permet de contrôler les paramètres temporels et spectraux des vocalisations du sonar : le cortex cingulaire antérieur gère les caractéristiques spectrales, l'aire tegmentale paralemnistique contribue aux aspects temporels, le noyau parabrachial a un rôle dans le contrôle de la fréquence des vocalisations, enfin, les noyaux *ambiguus* et *retroambiguus* sont reliés aux fibres motrices efférentes des vocalisations. Ces structures reçoivent des projections provenant des noyaux auditifs. Le comportement d'adaptation à des stimuli dynamiques requiert une intégration des informations sensorielles avec des programmes moteurs pour guider les réponses appropriées. Le colliculus supérieur a un rôle dans cette intégration sensori-motrice.

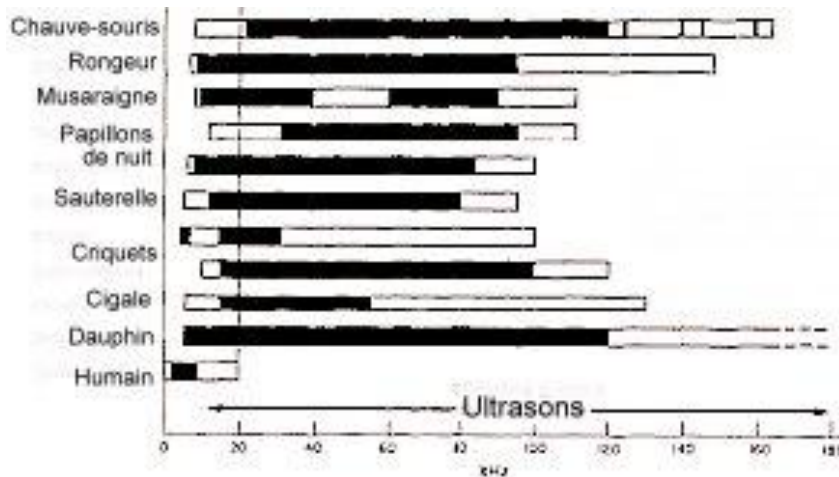
1.2. Valeur adaptative du comportement d'écholocation

1.2.1. Fonction des ultrasons

La bioacoustique a révélé de nombreux exemples d'utilisation d'ultrasons par des animaux. Dans beaucoup de cas, l'utilisation de hautes fréquences confère un considérable avantage pour la communication et encore plus dans l'écholocation. Les chauves-souris sont capables d'exploiter les principes de la physique, en ayant recours par exemple à l'effet Doppler, et subissent les mêmes contraintes naturelles que les systèmes sonars fabriqués par l'homme. Mais la question se pose, pourquoi plusieurs animaux utilisent des ultrasons plutôt que des sons « ordinaires » comme la majorité des animaux ? Cette question n'a pas de réponse simple, et donne lieu à différentes hypothèses.

La première réponse possible conteste la question en pointant le fait qu'elle n'est due qu'à une vision anthropocentrique. L'audition humaine normale débute vers 2 kHz pour décliner progressivement dans les hautes fréquences jusqu'à 20 kHz. Le spectre audible des autres mammifères, quant à lui, a généralement la même dispersion mais pour des fréquences supérieures. Le spectre audible maximum des chauves-souris s'étend d'environ 20 kHz à 120 kHz. Il n'est donc pas surprenant que certains mammifères utilisent des ultrasons.

Fig. 3 : Sons émis par différents animaux correspondant à leurs fréquences audibles



Pye, J.D. (1979) *Why ultrasound?* Endsavour, Vol.3(2)

La seconde réponse renverse la question, en se demandant pourquoi utiliser du son « audible » ? Pour les petits animaux, en effet, les ultrasons sont faciles à produire, à transmettre et à recevoir. Ce sont les basses fréquences qui sont difficiles à produire pour eux, principalement parce qu'elles nécessitent des structures corporelles importantes (le son le plus grave enregistré dans le monde animal est produit par la baleine).

Le troisième type de réponse est obtenu en examinant les propriétés des ultrasons qui leur confèrent plusieurs avantages exploitables. La seule différence réelle entre les ultrasons et les sons « normaux » est que l'air absorbe plus les hautes fréquences, d'ailleurs, cet effet est amplifié au-delà de 20 kHz et dépend aussi du taux d'humidité du milieu. Griffin (1971) a étudié l'implication de cet effet pour l'écholocation des chauves-souris. Il y aurait une réduction de l'interférence des cris d'écholocation avec les congénères. Cependant, pour avoir un écho du sol à haute altitude, les chauves-souris devront utiliser des basses fréquences, alors que les hautes fréquences ne seraient pas détectées par leurs proies. De plus, les basses fréquences se propagent mieux dans des environnements complexes comme le feuillage.

Le dernier type de réponse fait appel à des considérations purement numériques. La bande passante est très importante dans l'écholocation. Une basse fréquence doit être transmise un long moment, pendant lequel la vitesse varie. Or la vitesse de l'opération est importante lors de la poursuite d'un insecte ou pour la détection des battements d'ailes. Les hautes fréquences favorisent la vitesse mais aussi la portée de l'écholocation.

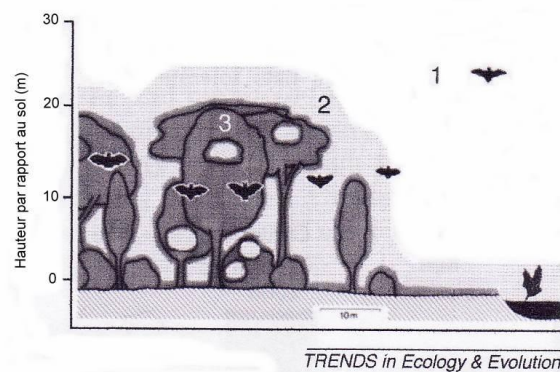
Les ultrasons ne sont donc pas réellement très différents des sons « ordinaires » : la seule propriété physique qui diffère, l'atténuation dans l'air, est probablement un désavantage dans beaucoup de cas. La plupart de leurs caractéristiques dépendent simplement de la taille, de l'échelle temporelle ou de la bande passante. Mais les interactions entre ces caractéristiques conduisent à d'intéressantes spéculations sur la signification adaptative. Certaines chauves-souris sont capables d'utiliser un système flexible d'écholocation, permettant ainsi de profiter des bénéfices des fréquences plus basses,

comme la propagation dans la végétation dense, et des hautes fréquences, avec une vitesse et une portée plus importantes.

1.2.2. Adaptation à un environnement

Etudions maintenant la valeur adaptative de la structure du signal d'écholocation dans le contexte de fourragement. Ce signal s'est adapté pour résoudre des tâches spécifiques à un environnement pendant le vol et la recherche des proies. Définissons tout d'abord l'échelle spatiale, en effet la navigation⁶ des chauves-souris peut se faire à trois niveaux : à grande échelle, dans le cas des migrations, l'écholocation n'a alors que peu ou pas de rôle ; à moyenne échelle, c'est-à-dire en dehors du champ opératoire de l'écholocation mais encore dans le territoire de l'animal⁷ ; et enfin, à petite échelle, dans la portée du système d'écholocation. C'est ce dernier niveau qui va nous intéresser ici. Caractérisons maintenant les différents environnements dans lesquels les chauves-souris peuvent fourrager. Le milieu peut être ouvert⁸ (prairies...), dans ce cas, elles chassent des insectes en vol sans être gênées par les échos de la végétation. Elles peuvent aussi fourrager en lisière de la végétation⁹, se nourrissant d'insectes en vol, ou à la surface de l'eau (qui agit comme un miroir pour l'écho si l'eau est calme), mangeant des poissons. Enfin, le milieu peut être dense¹⁰, avec beaucoup de végétation. Dans ce dernier milieu, on distingue deux stratégies de fourragement différentes adoptées par les chauves-souris : certaines vont attraper la nourriture sur une surface (au sol, sur une branche...), d'autres détectent les battements d'ailes des insectes et les capturent en vol.

Fig. 4 : Différents environnements de fourragement



Schnitzler, H.U. et al. (2003) *From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats*, Trends in ecology and evolution, Vol.18(8)

Milieu 1 : ouvert; milieu 2 : lisière; milieu 3 : dense.

Mais beaucoup de chauves-souris ne fourragent pas que dans un seul type d'habitat. On observe tout de même qu'elles vont plutôt vers des habitats présentant moins de perturbations que celui dont elles viennent. Les cris d'écholocation sont différents selon le type d'habitat, pour s'adapter aux différents problèmes à résoudre comme l'écho de la végétation perturbant celui de la proie.

⁶ La navigation est ici entendue dans le sens de la capacité de l'animal à trouver, mémoriser et retourner dans des lieux spécifiques.

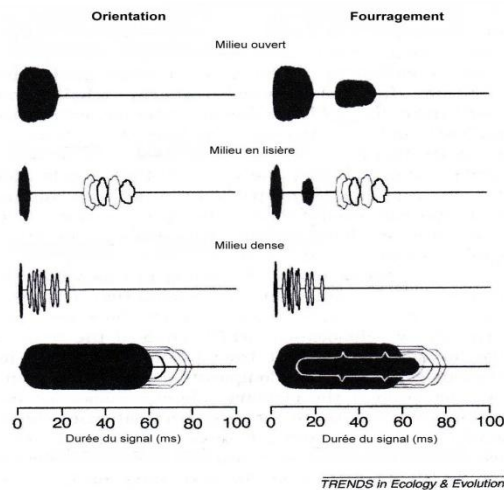
⁷ Ce niveau est notamment intéressant à étudier dans le cadre de l'étude des représentations spatiales du territoire.

⁸ En anglais, on parle d'« *Open space* »

⁹ En anglais, on parle d'« *Edge space* »

¹⁰ En anglais, on parle de « *Narrow space* »

Fig. 5 : Cris d'écholocation suivant les différents habitats lors de l'orientation et la recherche de proies



Schnitzler, H.U. et al. (2003) *From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats*, Trends in ecology and evolution, Vol.18(8)

Les tâches d'écholocation exercent une forte pression sélective sur la structure du signal, ce qui favorise des signaux spécifiques, en lien avec les conditions écologiques rencontrées par les chauves-souris pour la navigation et la recherche de proies. Il y a donc un lien étroit entre l'écholocation et les conditions écologiques. Si elles changent d'habitat, les chauves-souris ajustent leur comportement d'écholocation aux tâches spécifiques du nouvel environnement. En accord avec les contraintes écologiques auxquelles les chauves-souris sont soumises, on peut définir quatre groupes fonctionnels à l'intérieur desquels la structure du signal et le comportement d'écholocation sont à peu près similaires :

Fig. 6 : Groupes fonctionnels selon la technique de fourragement et l'habitat

Groupe	Habitat	Perturbations dues au milieu	Mode de fourragement	Régime alimentaire	Structure du signal d'écholocation
Fourrageurs aériens en milieu ouvert	Espace ouvert	Pas de perturbations	Aérien	Insectivore	Facteur d'utilisation bas, haute intensité
Fourrageurs en lisière, aériens ou pêcheurs	Lisière	Arrière-plan	Aérien Pêche	Insectivore Insectivore, piscivore	Facteur d'utilisation bas, haute intensité
Fourrageurs par grappillage en milieu dense	Milieu dense	Beaucoup de perturbations	Grappillage	Insectivore, frugivore, nectarivore, ...	Facteur d'utilisation bas, basse intensité
Fourrageurs en milieu dense par détection des battements d'ailes	Milieu dense	Beaucoup de perturbations	Aérien	Insectivore	Facteur d'utilisation élevé

Adapté d'après Schnitzler, H.U. et al. (2003) *From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats*, Trends in ecology and evolution, Vol.18(8)

En espace aérien ouvert, les chauves-souris utilisent l'écholocation essentiellement pour la capture des proies. Dans les lisières, pour la pêche ou pour la détection des battements d'ailes des insectes, l'écholocation sert à la fois dans la capture des proies et pour l'orientation spatiale. Enfin, pour glaner des proies dans un espace dense, l'écholocation sert quasiment exclusivement pour l'orientation spatiale. Comme l'écholocation est adaptée à des tâches spécifiques à un contexte, la structure du signal et le comportement d'écholocation sont relativement similaires à l'intérieur de chaque groupe.

1.2.3. Exemple d'adaptation : prédation sur des oiseaux migrateurs nocturnes

La capacité d'un prédateur à utiliser des sources occasionnelles de nourriture peut lui procurer des avantages sélectifs considérables. Cette faculté adaptative a été mise en évidence chez la Grande Noctule (*Nyctalus lasiopterus*) qui profite de l'abondance saisonnière des passereaux en migration. C'est sur cet exemple que nous nous appuyons pour montrer l'adaptation à une niche écologique que peut procurer l'écholocation aux chauves-souris.

En 2001, Ibanez *et al.* avancent l'hypothèse d'une prédation d'oiseaux par ces chauves-souris grâce à leurs caractéristiques d'écholocation et de vol. Ils supposent qu'elles peuvent approcher et surprendre les oiseaux sans être repérées car leur fréquence d'écholocation est éloignée du spectre audible de leurs proies. Cependant, cette découverte a été très contestée par d'autres scientifiques qui ne voulaient pas croire à la prédation délibérée de passereaux. En effet, il paraissait difficile d'accepter que ces chauves-souris, enveloppant normalement leur proie dans leurs ailes pour les tuer et les manger, puissent avoir ce comportement avec des oiseaux en vol.

En 2007, Popa-Lisseanu *et al.* ont analysé des échantillons sanguins de Grande Noctule à différentes périodes de l'année. Leur hypothèse est que le régime alimentaire de ces chauves-souris est principalement composé d'insectes en été et incorpore les oiseaux pendant le printemps et l'automne, période de migration de ces passereaux. Pour ce suivi, cette équipe s'est basée sur l'étude de la variation saisonnière d'isotopes stables de carbone et d'azote dans le sang de ces chauves-souris, et l'a comparée à la signature isotopique des proies potentielles : des insectes et des oiseaux. Ils ont ainsi mis en évidence un régime essentiellement insectivore en été, incluant la prédation de passereaux au printemps et à l'automne. De plus, la prédation sur ces oiseaux augmente avec leur quantité de migration. La consommation de passereaux est donc plus importante en automne, où les jeunes accompagnent les adultes, qu'au printemps, où seuls les adultes ayant survécu reviennent. On peut aussi penser que les jeunes, effectuant leur première migration, sont "naïfs" et sont donc plus vulnérables aux prédateurs.

Cette capacité à capturer en vol des passereaux migrateurs nocturnes apparaît non seulement unique chez les Chiroptères, mais aussi dans tout le règne animal. En effet, bien que certaines chauves-souris se nourrissent de petits vertébrés, elles ne chassent jamais leur proie en vol mais uniquement lorsqu'elles sont au sol, ou sur un autre substrat. De plus, les rapaces qui capturent aussi des passereaux en vol sont diurnes. Les rapaces nocturnes, comme les chouettes ou les hiboux, capturent leur proie au sol ou dans les arbres. Les chauves-souris n'ont donc aucune concurrence pour cette formidable niche écologique pleine de ressources. Cette découverte chez les chauves-souris témoigne donc bien de leur extraordinaire adaptabilité à l'environnement.

Le succès écologique des Chiroptères est donc basé sur de multiples adaptations morphologiques, physiologiques et comportementales des systèmes sensitif et moteur pour la vie et le fourragement nocturne, spécialement dans l'évolution du vol et de l'écholocation. Mais comment cette évolution s'est-elle mise en place ?

2. EVOLUTION DU COMPORTEMENT D'ECHOLOCATION

Le comportement d'écholocation semble donc apporter un avantage adaptatif aux chauves-souris, leur permettant de s'adapter à des niches écologiques peu exploitées. Mais comment ce comportement s'est-il mis en place dans l'évolution des chauves-souris ? Pour répondre à cette question, nous examinerons les différentes théories proposées et nous nous appuierons sur des données phylogénétiques.

1.1. Différentes théories sur l'apparition de l'écholocation

Examinons tout d'abord les différentes théories élaborées pour expliquer la mise en place de l'écholocation chez les chauves-souris. Pour Moss et *al.* (2003)¹¹, l'évolution de l'écholocation est caractérisée par deux clefs d'innovation : l'évolution pour l'orientation spatiale et pour le fourragement. Mais dans quel ordre ont eu lieu ces deux innovations ? On peut imaginer que l'écholocation aurait d'abord évolué pour l'acquisition de nourriture, puis aurait servi à l'orientation. Au contraire, on peut penser que le développement d'une forme sophistiquée d'écholocation pour l'orientation spatiale est le pré-requis pour l'utilisation de l'écholocation dans la capture des proies.

Pour mieux comprendre ce problème, il faut adopter une démarche plus globale. Les théories que nous allons étudier portent à la fois sur l'apparition de l'écholocation mais aussi du vol, ce qui met mieux en lumière les conséquences de ces deux ordres d'apparition des clefs d'innovation de l'écholocation. Le vol et l'écholocation sont des caractéristiques clefs qui distinguent la plupart des chauves-souris des autres mammifères. Le nombre de niches écologiques pour les chauves-souris est limité par les contraintes de la physiologie et du système de reproduction des mammifères ainsi que par le coût énergétique élevé du vol et de l'écholocation. La découverte d'un système de couplage biomécanique entre l'écholocation et le vol augmente le besoin d'incorporer les deux caractères dans un seul complexe adaptatif dans les recherches sur l'évolution des chauves-souris, c'est pourquoi les différentes théories examinées ici tiendront compte de ces deux caractères.

1.1.1. Théorie de l'origine diphylétique des chauves-souris

L'association entre les chauves-souris et les primates date de Linné qui les avaient classés dans le même ordre. Depuis, les chauves-souris sont classées dans leur propre ordre, les Chiroptères, et incluses avec les primates et quelques autres espèces dans le superordre des Archontes. Le consensus dominant au 20^{ème} siècle était que les Chiroptères sont monophylétiques, c'est-à-dire que les Mégachiroptères et les Microchiroptères sont plus proches l'un de l'autre que de n'importe quel autre groupe. Cependant, Smith (1976)¹² suggère que les caractéristiques entre ces deux groupes ne sont pas identiques et conclut qu'ils doivent avoir une origine indépendante. Il soutient l'hypothèse de l'origine diphylétique des chauves-souris, avec les Mégachiroptères qui dérivent des primates et les Microchiroptères d'un autre ancêtre, peut-être insectivore. La diphylie correspond en effet à un groupe défini par une ressemblance qui n'a pas été héritée d'un ancêtre commun. Les groupes polyphylétiques sont généralement utilisés pour décrire un mode de vie et des adaptations communes, résultant d'une

¹¹ in Speakman, JR (2001)

¹² in Speakman, JR (2001)

convergence évolutive. L'hypothèse de la diphylie des Chiroptères suggère que les Microchiroptères ont évolué à partir d'un ancêtre insectivore ayant des capacités d'écholocation rudimentaires vers la fin du Crétacé (Pettigrew, 1986¹³). Le vol et l'écholocation auraient évolué dans ce groupe selon une des trois théories décrites ci-dessous (*echolocation-first*, *flight-first* ou développement en tandem). Plusieurs millions d'années après, probablement vers l'Oligocène, un ancien groupe de primates a dû commencer à se laisser planer entre les branches, et deviendra plus tard la lignée donnant les Dermoptères. Certains d'entre eux auraient développé le vol actif pour devenir les Mégachiroptères. Enfin, quelques unes de ces chauves-souris auraient développé indépendamment une nouvelle forme d'écholocation. Pour cette théorie, le vol aurait donc évolué deux fois et la structure des ailes des Mégachiroptères et des Microchiroptères serait convergente.

Cette hypothèse de l'origine diphyllétique des Chiroptères n'a pas reçu beaucoup d'attention avant 1986, quand Pettigrew montre que les Mégachiroptères présentent des caractéristiques communes avec les primates, comme la forme du pénis mais aussi dans les voies visuelles qui étaient auparavant considérées comme des caractéristiques propres aux primates. Depuis, on a recensé environ soixante traits morphologiques qui placent les Mégachiroptères à part des Microchiroptères et très près des primates. Les caractéristiques des voies cérébrales, en particulier, ne seraient probablement pas le résultat d'une évolution convergente entre les Mégachiroptères et les primates. La seule donnée apparaissant alors en faveur de la monophylie des Chiroptères est la structure des ailes, que Pettigrew considère comme convergente.

Cependant, l'argument des voies visuelles est contesté. En effet, on ne retrouve pas les voies avancées des primates chez *Rousettus aegyptiacus*. De plus, cette hypothèse est remise en cause par les analyses génétiques. Bennett (1988)¹⁴ réalise la séquence du génome mitochondrial de plusieurs espèces et montre qu'il n'y a pas de lien étroit entre les humains et les Mégachiroptères, comme cela devrait être le cas selon l'hypothèse de la diphylie. Mais ces résultats sont contestés. En 1992, on recense six études moléculaires qui supportent unanimement l'origine monophylétique des Chiroptères. Pettigrew, lui, explique que ces études sont prédisposées à favoriser la monophylie (à cause d'un biais dû à l'Arginine-Thiamine) et conteste donc leurs résultats. Cependant, des études plus récentes corrigeant ce biais ont été réalisées et ne peuvent produire des arguments en faveur de la diphylie¹⁵. Par conséquent, les preuves en faveur de l'origine monophylétique des Chiroptères restent plus crédibles que celles en faveur de la diphylie. Mais, si on accepte que les chauves-souris soient monophylétiques, les preuves morphologiques reliant les Mégachiroptères aux primates doivent être expliquées. On a récemment suggéré que les Microchiroptères seraient paraphylétiques, c'est-à-dire que ce groupe ne contiendrait pas tous les descendants de l'ancêtre commun et partagerait les caractères ancestraux, plutôt que les caractères dérivés comme c'est le cas dans les groupes monophylétiques. Les Rhinolophes pourraient être plus proches des Mégachiroptères que des Microchiroptères. Ce lien pourrait donner un support à l'idée que l'ancêtre des Mégachiroptères pratiquait l'écholocation, et que la plupart d'entre eux ont perdu cette capacité et a développé un système visuel convergent avec celui des primates.

1.1.2. Théorie de l' « *echolocation-first* »

Cette théorie, comme les suivantes, postule que les Chiroptères ont une origine monophylétique, c'est-à-dire que ce clade comprend l'ancêtre et tous ses descendants. Cette

¹³ in Speakman, JR (2001)

¹⁴ in Speakman, JR (2001)

¹⁵ Pour ce point, se référer à la partie 2.2 traitant de la phylogénie des Chiroptères

monophylie implique qu'au moins un des deux caractères, le vol ou l'écholocation, n'a évolué qu'une seule fois. La théorie de l' « *echolocation-first* »¹⁶ suggère l'origine arboricole des chauves-souris qui devaient être de petits mammifères insectivores nocturnes. Cet ancêtre théorique devait utiliser les ultrasons pour communiquer, comme certains insectivores ou rongeurs actuels. En plus de récupérer les insectes sur les branches, cet animal aurait été capable de tendre les bras en dehors des feuillages pour attraper les insectes volants passant à proximité : on parle de « *reach-hunting* »¹⁷. Cela implique une habileté sensorielle pour prédire la trajectoire des insectes volant à proximité dans le noir. Ces animaux ont alors pu modifier leurs ultrasons de communication en un spectre de sonar pour améliorer cette capacité. Une modulation de la fréquence des cris a pu se mettre en place pour maximiser la portée d'obtention des informations. On suppose ensuite que les bras et les mains de cet ancêtre ont dû s'étendre pour capturer plus efficacement les insectes. Avec le temps, cet animal devait avoir développé un système d'écholocation sophistiqué, capable de détecter des insectes volant à sa portée, et des mains dont les doigts sont reliés entre eux par une sorte de toile lui permettant de capturer les insectes. Ces mains membranées sont une exaptation pré-adaptant l'animal au vol. L'animal commence alors à bondir entre les branches pour augmenter la portée à laquelle il peut capturer des insectes. Il peut ainsi repérer ses proies grâce à son système d'écholocation et bondir pour les attraper. Ensuite, les chauves-souris ont dû commencer à planer, en utilisant la large surface de leurs membres très aérodynamiques et leur écholocation pour localiser un site convenable pour atterrir¹⁸. A partir de là, la complexité du vol a dû augmenter pour améliorer la probabilité d'attraper des insectes, la mobilité et, également, pour faciliter le retour à un perchoir. L'innovation suivante est l'abandon des perchoirs pour la chasse aérienne en continu. Cette innovation leur permet également d'attraper des insectes à des endroits où elles ne peuvent se poser, comme des fleurs. Elles vont alors pouvoir développer de nouvelles stratégies de fourragement, comme les comportements nectarivores, frugivores ou folivores. Pour les chauves-souris ayant abandonné la chasse d'insectes, la nécessité d'un système d'écholocation sophistiqué diminue, leur cible étant stationnaire et plus facile à trouver. C'est ainsi que l'écholocation a pu être perdue chez ces chauves-souris qui vont devenir les Mégachiroptères.

Courts (1997)¹⁹ a observé chez des Mégachiroptères en captivité un comportement de *reach-hunting*. Ce comportement, supposé inné, est similaire à celui proposé pour les ancêtres. Or, ces chauves-souris ne pratiquent pas l'écholocation, ce comportement est donc compatible avec l'absence d'écholocation sophistiquée chez les ancêtres. De plus, l'écholocation est absente chez la majorité des Mégachiroptères qui sont généralement frugivores ou nectarivores, et est très réduite chez les Microchiroptères frugivores. Mais, la capture des insectes par *reach-hunting* n'a jamais été observée en conditions naturelles. C'est probablement parce que le volume d'air que peut brasser un petit mammifère est très petit. L'énergie récupérée par cette stratégie doit être très faible, à moins d'une extrême densité d'insectes (ce qui est le cas dans les observations de Courts, les insectes étant attirés par la lumière). Cette stratégie peut être un complément alimentaire, mais vraisemblablement pas un comportement alimentaire principal.

Cependant, il y a quelques Mégachiroptères capables d'écholocation, l'hypothèse suggère que ce lignage a perdu l'écholocation et qu'il l'a regagnée secondairement, avec des mécanismes différents pour produire les sons. La théorie suggère que les anciens Mégachiroptères ont perdu la capacité d'écholocation lorsqu'ils ont commencé à se nourrir de fruits et de nectar. Cependant, les Microchiroptères frugivores n'ont pas perdu cette capacité, et les Mégachiroptères qui ont développé l'écholocation se sont très bien propagés par rapport aux autres Mégachiroptères. Ainsi, même chez les chauves-souris frugivores, l'écholocation apporte un avantage. Il est donc peu probable qu'elle ait été perdue.

¹⁶ Théorie de "l'écholocation en premier"

¹⁷ "Chasse à portée"

¹⁸ « *Perch-hunting* » : chasse à partir d'un perchoir

¹⁹ in Speakman, JR (2001)

1.1.3. Théorie du « *flight-first* »

La théorie du « *flight-first* »²⁰ suggère que les mammifères arboricoles insectivores nocturnes ont d'abord évolué en planant à partir des sauts entre les branches des arbres. Un modèle alternatif propose que les ancêtres des chauves-souris aient directement évolué des perchoirs aux vols planés, mais cette suggestion est peu crédible car le vol plané est le mode de vol le plus coûteux. Par contre, se laisser glisser entre les branches est beaucoup moins coûteux. Une phase de ce type a dû nécessiter un allongement des doigts et l'apparition d'une membrane entre les doigts pour augmenter la surface lisse. Puis cette stratégie a dû être remplacée progressivement par le vol actif qui permet à l'animal plus de flexibilité dans ses déplacements, augmente la portée de fourragement, réduit le coût de transport et les risques de prédation. L'évolution du vol actif a dû être facilitée par la position des doigts qui divisent la membrane alaire, permettant des aspects essentiels des battements d'ailes. Ces pré-chauves-souris se nourrissant d'insectes ont pu rencontrer leurs proies en vol et les manger en les faisant rouler à l'intérieur de leurs ailes (le vol est alors une préadaptation à la capture d'insectes, et non l'inverse). Pour ces animaux, un système d'écholocation sophistiqué a pu se développer, tirant avantage de la sauvegarde d'énergie permise par le couplage mécanique entre les battements d'ailes et les cris d'écholocation. Cela leur permet alors une exploitation efficace des insectes volants. Cependant, une fois que le vol a évolué, l'écholocation n'est pas apparue rapidement chez les ancêtres des frugivores. Ces chauves-souris ont développé un système visuel spécialisé, et une partie a ensuite développé l'écholocation.

Cette théorie du *flight-first* est compatible avec les données morphologiques de la structure des ailes, qui montrent bien que le vol n'a évolué qu'une fois chez tous les Chiroptères. De plus, cette théorie explique bien le fait que la plupart des Mégachiroptères ne pratiquent pas l'écholocation ainsi que l'apparition de cette innovation dans une partie du groupe. Enfin, l'idée que l'écholocation se soit développée après le vol actif est compatible avec l'hypothèse que le couplage entre les battements d'ailes, la respiration et l'écholocation soit une clef d'innovation, à cause de l'efficacité énergétique que cette combinaison représente.

Cependant, cette théorie repose sur une supposition apparaissant assez irréaliste sur le comportement des pré-chauves-souris dans le noir. En effet, il semble très peu probable que cet ancêtre ait pu sauter de branche en branche dans le noir dans l'espoir d'atterrir sur un site convenable. Ce comportement de "saut dans le noir" semble invraisemblable sans être étroitement lié à un quelconque développement sensoriel permettant à l'animal de détecter son site d'atterrissage avant de sauter. Le développement du vol doit donc être étroitement lié soit au développement de l'écholocation²¹, soit au développement d'une spécialisation du système visuel, comme c'est le cas pour d'autres animaux nocturnes comme les écureuils volants. En effet, le système visuel des animaux nocturnes est très spécialisé par rapport à celui des animaux diurnes. Le vol actif a donc dû se développer alors que l'animal avait une vision nocturne spécialisée, permettant de détecter les sites d'atterrissage. Cependant ce type de vision est inadéquat avec la détection et la capture d'insectes en vol. De plus, ce système visuel a dû régresser pour permettre le développement de l'écholocation car il n'est pas possible de développer parfaitement plusieurs modalités sensorielles, cela nécessiterait une augmentation simultanée trop importante des différentes aires cérébrales. En effet, les animaux sont généralement spécialistes d'une modalité sensorielle, développée au détriment des autres. Chez des animaux comme les taupes, les rats-taupes et les poissons cavernicoles, la vision a régressé car il était avantageux de la perdre : leur habitat étant totalement dépourvu de lumière, la vision représentait un gaspillage d'énergie. Cependant, dans cette théorie, la situation est différente : le système visuel

²⁰ Théorie du "vol en premier"

²¹ Pour ce point, voir la théorie du développement en tandem

spécialisé était très avantageux et a régressé au profit du système d'écholocation tout aussi spécialisé et avantageux. Cela pose le problème de l'intermédiaire : l'animal dont la vision a régressé mais qui n'a pas encore développé complètement l'écholocation n'a pas d'avantage sélectif sur le spécialiste visuel et n'a donc pas pu évoluer par sélection naturelle.

1.1.4. Théorie du développement en tandem

La théorie du développement en tandem est une alternative à la théorie du *flight-first* dans laquelle l'animal développe le vol en association avec un système visuel spécialisé qui sera ensuite remplacé par un système d'écholocation sophistiqué. Cette théorie soutient l'idée d'un développement augmentant la sophistication de l'écholocation en même temps que du vol. Cette idée est suggérée par Norberg (1985)²² qui propose que l'ancêtre de chauves-souris devait être petit, nocturne et frugivore et qu'il devait utiliser les ultrasons pour communiquer (comme dans la théorie de l'*echolocation-first*). Ces cris de communication ont pu agir comme un sonar rudimentaire permettant à ces animaux arboricoles de faire des petits sauts dans le noir entre les branches des arbres. La longueur des bonds, puis des vols planés entre les branches et enfin du vol actif a dû évoluer en parallèle avec l'augmentation du pouvoir et de la fréquence des cris d'écholocation. Cela confère un avantage important dans l'efficacité énergétique du couplage entre la production du biosonar et les battements d'ailes. Les cris les plus forts et les plus coûteux n'ont dû être utilisés que lorsque l'animal a pu les produire efficacement. Initialement, cet ancêtre des chauves-souris ne devait pas pouvoir utiliser l'écholocation pour capturer des insectes. C'est seulement lorsque leurs capacités de vol et d'écholocation ont été suffisamment développées que ces animaux ont pu devenir des chasseurs volants. Une fois que l'écholocation s'est mise en place chez ces animaux volants, la distribution actuelle du système d'écholocation peut s'expliquer par les mêmes processus que dans la théorie de l'*echolocation-first* : les ancêtres des Mégachiroptères perdent la capacité d'écholocation pour la vision nocturne, mais une forme rudimentaire de ce système, basée sur les clics, ré-évolue ensuite dans une partie de ce groupe. Pour cette théorie, la chasse à partir d'un perchoir serait un état dérivé.

Cette hypothèse résout le problème de la théorie du *flight-first* dans laquelle l'animal ne peut sauter dans le noir dans l'espoir de rencontrer un site d'atterrissage favorable. De plus, elle est compatible avec l'idée que le vol n'a évolué qu'une seule fois chez les Chiroptères. Enfin, le développement en tandem de l'écholocation et du vol permet de capitaliser l'efficacité métabolique du système couplé.

Cette théorie du développement en tandem pose deux problèmes : la perte des capacités d'écholocation chez les anciens Mégachiroptères, suivie d'une seconde évolution utilisant des mécanismes différents dans une partie de ce groupe et le changement de modalité sensorielle principale de l'écholocation à la vision nocturne dans ce groupe. Ces deux suppositions semblent peu réalistes. Un modèle alternatif a alors été proposé, pour lequel l'ancêtre, petit et insectivore, ne pratiquait pas l'écholocation mais utilisait les ultrasons pour communiquer. Ces animaux ont alors développé le vol en passant par les sauts, le vol plané puis le vol actif avec soit une spécialisation simultanée du système visuel (pour les anciens Mégachiroptères), soit un développement simultané de l'écholocation (pour les anciens Microchiroptères). Un système rudimentaire d'écholocation évoluant ensuite chez quelques Mégachiroptères. Cependant cette version aussi pose un problème : elle suppose que le vol a évolué deux fois dans le lignage. Or cela paraît difficile car cela demanderait le développement parallèle d'au moins douze caractères morphologiques dérivés, ce qui ne peut

²² in Speakman, JR (2001)

vraisemblablement pas être le résultat d'une convergence. Cependant, pour Norberg²³ il y a un nombre limité d'options dans les structures d'adaptation au vol. De plus, certaines structures des ailes seraient probablement sans rapport avec le vol, mais seraient plutôt les vestiges de l'ancêtre préalable au développement du vol. Enfin, la morphologie des ailes des Mégachiroptères et des Microchiroptères ne serait pas aussi similaire qu'elle peut paraître, et il existerait des différences significatives entre les deux groupes. Mais cette suggestion n'est pas largement acceptée.

1.1.5. Théorie de l'ancêtre diurne et frugivore

Une dernière hypothèse sur l'évolution du vol et de l'écholocation a été plus récemment proposée par Speakman (2001). La prolifération des Angiospermes au Crétacé a dû fournir beaucoup de fruits exploitables par de petits mammifères. Cette théorie a alors une approche différente des précédentes, en proposant un ancêtre toujours arboricole, mais diurne et frugivore, plutôt que nocturne et insectivore. Le régime frugivore comme état ancestral est supporté par des analyses cladistiques (Ferrarezi & Gimenez, 1996). Cet animal arboricole peut alors sauter de branche en branche en utilisant son système de vision diurne, comme le font par exemple les écureuils. Comme il est diurne, son système visuel n'est pas dérivé ni spécialisé comme devrait l'être celui d'un mammifère nocturne. Cet ancêtre a dû ensuite évoluer du saut au vol plané puis au vol actif, cette évolution devant être conduite par les avantages énergétiques et peut-être anti-prédation associés au vol. Il devait donc être frugivore, s'orientant visuellement (mais sans spécialisation) et capable de voler entre les arbres ou sur de plus longues distances. Mais cet animal se nourrissant de fruits doit trouver une source d'azote, il doit donc être avantageux d'attraper occasionnellement les insectes rencontrés en vol pour satisfaire leurs besoins en protéines. Capturer des insectes grâce à l'orientation visuelle est faisable, certaines de ces chauves-souris ont donc dû passer graduellement à un régime entièrement insectivore. Deux éléments font du régime insectivore une stratégie de fourragement intéressante. Tout d'abord, au Crétacé et au début du Paléocène, il n'y avait pas d'oiseaux insectivores pour instaurer une compétition sur la prédation d'insectes volants. Le fourragement sur ces insectes devait donc être une niche vacante. Le deuxième élément rendant le régime insectivore intéressant est que l'abondance des insectes volants est plus importante en fin d'après-midi, moment où ce prédateur devait voler. Pendant le Paléocène, il y a donc un groupe diversifié de mammifères pratiquant le vol actif et l'orientation visuelle (sans spécialisation), certains spécialisés sur les fruits et le nectar, d'autres sur les insectes. Cependant, quelque chose a dû changer cette situation pour justifier le passage à la vie nocturne et la pratique de l'écholocation. A cette période, suite à un phénomène de « *bottleneck* »²⁴, les oiseaux se sont diversifiés et certains ont dû exercer une forte pression de prédation sur ces chauves-souris diurnes (rapaces). Ces dernières ont ainsi dû être poussées à occuper les niches nocturnes. Cependant, leurs capacités visuelles devaient être insuffisantes pour voler et s'orienter dans la nuit. Cela n'a donc pu se faire qu'avec le développement d'une adaptation sensorielle. Plusieurs stratégies doivent alors avoir évolué : l'élargissement des yeux et du cortex visuel (Mégachiroptères) ou le développement de l'écholocation (Microchiroptères). Pour Speakman, le fait que les chauves-souris insectivores se soient mises à utiliser l'écholocation alors que les frugivores ont développé la vision peut être largement dû au hasard. Mais cela peut également être dû à la taille et à la fréquence des battements d'ailes des grandes chauves-souris frugivores rendant l'écholocation plus coûteuse, ou à l'impossibilité pour les yeux des petits insectivores de devenir spécialistes visuels. Quoi qu'il en soit, une fois les systèmes développés, la spécialisation sensorielle mène à une forte inertie phylogénétique, empêchant le changement de système.

²³ Commentaire personnel à Speakman (2001)

²⁴ Phénomène de "goulot d'étranglement"

Cette hypothèse est compatible avec l'évolution unique du vol chez les chauves-souris. Elle résout, de plus, le problème du "saut dans le noir" posé dans la théorie du *flight-first* et évite la nécessité pour un animal nocturne volant sans écholocation de se spécialiser et de développer son système visuel. Cependant, cette théorie, comme les trois précédentes, pose le problème de l'explication des fortes similitudes entre les Mégachiroptères et les primates. Une hypothèse est que, plutôt que ce soient les Mégachiroptères qui proviennent des primates²⁵, ce soient les primates terrestres qui proviennent des chauves-souris volantes. C'est l'hypothèse du « *fallen-angel* »²⁶ défendue par Pettigrew. Cependant aucune donnée ne confirme cette hypothèse, et des études moléculaires ont montré que les primates ne sont pas si étroitement apparentés avec les Mégachiroptères. Il semble donc plus probable que la plupart des traits proviennent d'un ancêtre commun aux primates, aux dermoptères, aux musaraignes arboricoles et aux chauves-souris. Beaucoup de ces traits ont alors dû être perdus progressivement chez les Microchiroptères, et moins chez les Mégachiroptères.

1.2. Evolution phylogénétique

Les chauves-souris sont peut-être les mammifères les plus inhabituels et les plus spécialisés. Avec les oiseaux, ce sont les seuls vertébrés à pouvoir pratiquer le vol actif. Elles maîtrisent parfaitement les ciels nocturnes, grâce à l'écholocation pour percevoir les environs. Le vol actif et l'écholocation sont largement responsables, comme on l'a vu, du succès global et de la variété des chauves-souris et de leur capacité à exploiter des niches diverses. Nous venons d'étudier les différentes pressions de sélection qui ont pu s'exercer pour que les chauves-souris développent ces capacités extraordinaires. Nous allons maintenant nous demander comment et quand ces capacités se sont développées.

1.2.1. Place des Chiroptères chez les mammifères

L'ordre des Chiroptères est remarquable pour sa grande diversité et sa large distribution géographique. Les chauves-souris représentent 20% de toutes les espèces vivantes de mammifères et sont présentes sur tous les continents, excepté l'Antarctique. Avec les ptérosaures et les oiseaux, ce sont les seuls vertébrés connus à pratiquer le vol actif. Mais l'origine phylogénétique des Chiroptères reste encore incertaine. Comme on l'a vu dans les théories précédentes, on a longtemps hésité entre une origine monophylétique ou diphylétique des chauves-souris. Bien que les études morphologiques et génétiques supportent plutôt l'origine monophylétique, il reste encore des incertitudes concernant les relations entre les chauves-souris et les autres mammifères. Comment les Chiroptères s'embranchent-ils sur l'arbre phylogénétique des mammifères ?

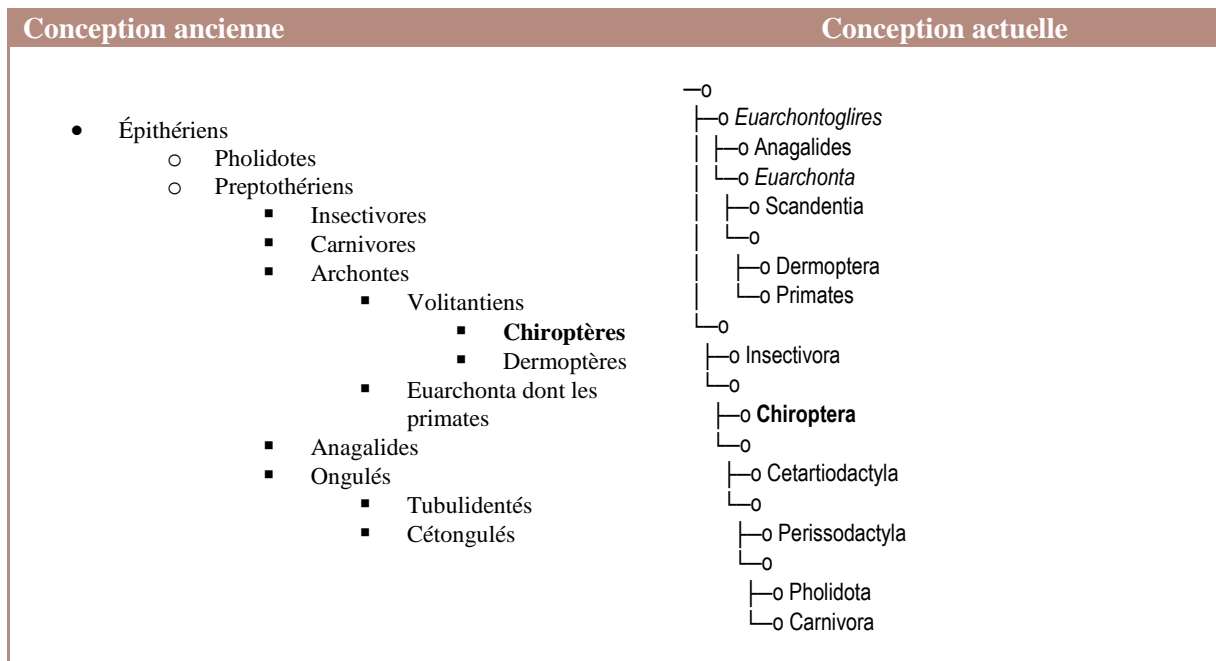
L'intermédiaire évolutif entre les chauves-souris et leur ancêtre non volant n'existe pas dans les fossiles découverts, les études phylogénétiques des relations entre les ordres sont donc la seule possibilité pour déterminer la place des chauves-souris dans l'arbre des mammifères. Les études morphologiques placent toutes les chauves-souris dans le groupe des Archontes, avec les dermoptères, les primates et les musaraignes arboricoles. Quelques études phylogénétiques ont même suggéré que les Chiroptères et les dermoptères étaient des groupes sœurs. Cependant, la relation des

²⁵ Pour ce point, se référer à la théorie de l'origine diphylétique des chauves-souris

²⁶ Hypothèse de "l'ange tombé du ciel"

chauves-souris avec les Archontes est fortement remise en question avec les récentes études moléculaires²⁷. L'étude des gènes des mitochondries et du noyau cellulaire a, en effet, remis en cause l'origine unique des archontes, pourtant établie par certains caractères morphologiques. Les chauves-souris ne seraient pas aussi proches des autres groupes qu'on le pensait. Le taxon des Archontes forme aujourd'hui un taxon obsolète. Dans la systématique révisée, il devient l'équivalent de celui des *Euarchonta*. Une catégorie excluant les Chiroptères et intégrant les Anagalides a également été proposée : les *Euarchontoglires*.

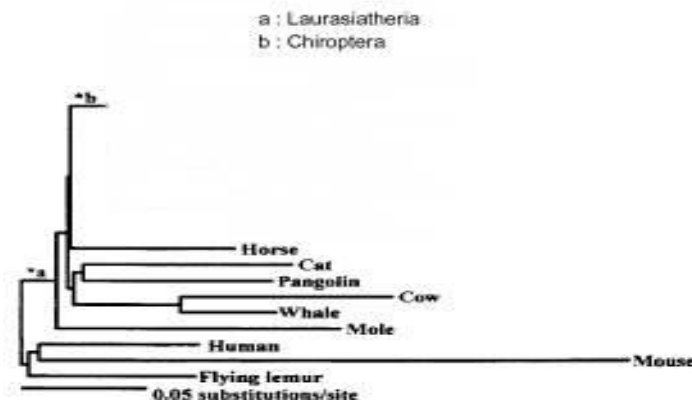
Fig. 7 : Position des Chiroptères par rapport aux Archontes



<http://fr.wikipedia.org/wiki/Chiroptera>

Les études moléculaires placent maintenant les chauves-souris dans le clade *Laurasiatheria*, au sein duquel elles apparaissent très proches du clade *Cetferungulate* (incluant les carnivores, les cétacés, les pangolins...) ou du clade *Eulipotyphlan* (incluant les musaraignes, les taupes et peut-être les hérissons).

Fig. 8 : Position des Chiroptères dans le clade Laurasiatheria



Adapté d'après Teeling, EC. et al. (2002) *Microbat paraphyly and the convergent evolution of a key innovation in Old World rhinolophoid microbats*. PNAS, Vol.99(3), p. 1430-1436

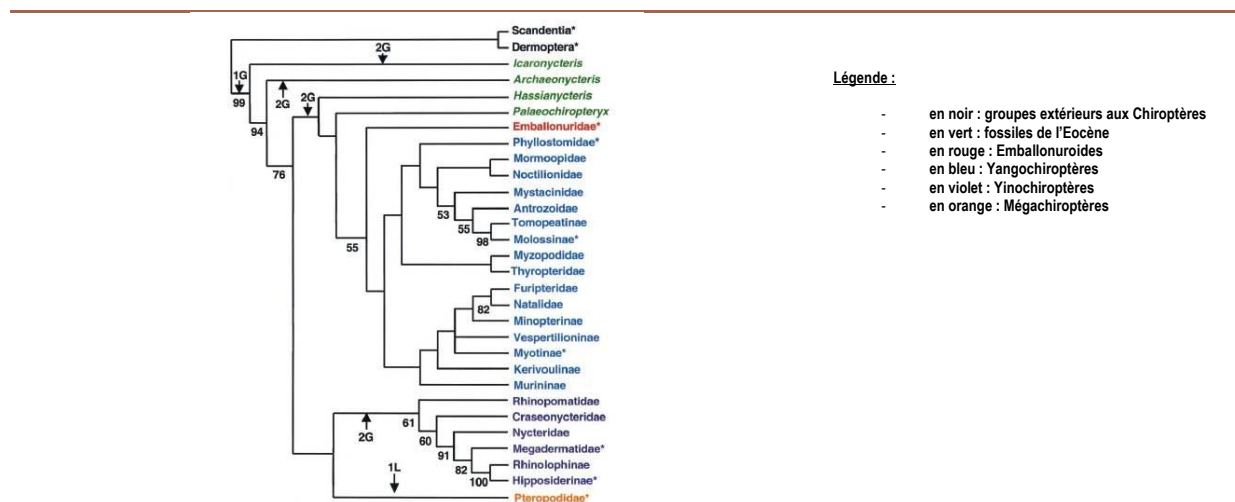
²⁷ in GF.Gunnell & NB.Simmons (2005)

1.2.2. Phylogénie des Chiroptères

La diversité des chauves-souris est incroyable, avec plus de 1100 espèces vivantes et 200 genres (250 avec les données fossiles). Cette diversité d'espèces est répartie en 18 familles existantes, et 6 familles éteintes²⁸. Les chauves-souris sont généralement réparties en deux groupes : les Microchiroptères (pratiquant l'écholocation laryngale, 17 familles existantes) et les Mégachiroptères (pas d'écholocation, une seule famille de chauves-souris frugivores de l'Ancien Monde). Ces groupes étaient considérés, jusqu'à récemment, comme monophylétiques, et étaient reconnus comme des sous-ordres dans la plupart des classifications. Cependant, des analyses moléculaires ont remis en question cette monophylie et supportent une alliance entre les Mégachiroptères et des Rhinolophoides (*Rhinolophidae* et *Megadermatidae*). Mais d'autres études supportent la traditionnelle monophylie des Microchiroptères, incluant les Rhinolophoides à la famille des *Nycteridae*. Cette question de la monophylie ou de la paraphylie des Microchiroptères est essentielle pour reconstruire la séquence temporelle et le déploiement des états de caractères morphologiques associés avec le vol et l'écholocation chez les chauves-souris. Si les Microchiroptères sont paraphylétiques²⁹, alors l'écholocation laryngale a dû soit y évoluer plusieurs fois chez les différentes espèces, soit être perdue chez les Mégachiroptères.

Springer et al. (2001) ont utilisé une approche méthodologique intégrant des données moléculaires et paléontologiques pour décrire l'évolution de l'écholocation laryngale chez les chauves-souris. En incluant des analyses parcimonieuses des caractères morphologiques, notamment ceux de taxa datant de l'Eocène (*Icaronycteris*, *Archaeonycteris*, *Hassianycteris* et *Paleochiropteryx*), ils ont obtenu des arbres phylogénétiques suggérant que l'écholocation laryngale a évolué chez l'ancêtre commun de tous les Chiroptères et a ensuite été perdue chez les Mégachiroptères. Ils suggèrent que le dernier ancêtre commun aux chauves-souris doit dater de 52 à 54 millions d'années.

Fig. 9 : Extrait de l'arbre phylogénétique des Chiroptères



En effet, les arbres phylogénétiques obtenus, dont la Fig. 9 est un consensus, montre que cette hypothèse requiert un gain évolutif (1G) et une perte évolutive (1L). L'hypothèse concurrente, selon

²⁸ Simmons (2005) in GF.Gunnell & NB.Simmons (2005)

²⁹ C'est-à-dire que le groupe des Microchiroptères regroupe une espèce ancestrale et seulement une partie de ses descendants.

laquelle l'écholocation laryngale a évolué indépendamment chez les différents Microchiroptères, requiert, elle, quatre gains évolutifs pour les branches de l'arbre étiquetées 2G. Selon le principe de parcimonie, on privilégiera donc la première hypothèse de l'évolution unique de l'écholocation laryngale chez les Chiroptères.

Pour répondre à la question de la monophylie ou paraphylie des Microchiroptères, Teeling et al. (2002) ont réalisé des études génétiques sur 20 espèces de chauves-souris appartenant à des groupes différents, dont des représentants de toutes les familles de Rhinolophoides. Les analyses phylogénétiques et les tests statistiques rejettent la monophylie des Microchiroptères, en faveur de la paraphylie. De plus, la superfamille Rhinolophoïde est polyphylétique : la famille des *Nycteridae*, traditionnellement groupée dans cette superfamille avec les Mégadermatides et les Rhinolophides, est en fait plus proche des Microchiroptères Yangochiroptères.

Jusqu'à présent, on se basait sur les caractères morphologiques pour réaliser les arbres phylogénétiques des Chiroptères³⁰. Cette méthode unissait toutes les chauves-souris pratiquant l'écholocation dans le sous-ordre des Microchiroptères. La division de celui-ci en Yinochiroptères et Yangochiroptères est basée sur l'absence ou la mobilité des prémaxillaires par rapport aux maxillaires. D'après les données moléculaires, on peut construire un arbre phylogénétique différent³¹. La grande différence de cet arbre est que les Pteropodides (ne pratiquant pas l'écholocation, sauf par claquement de langue³² dans un des genres), auparavant dans les Mégachiroptères, sont unis avec la superfamille des Rhinolophoides (pratiquant l'écholocation) dans le clade *Yinpterochiroptera*. Toutes les autres chauves-souris pratiquant l'écholocation sont regroupées ensemble dans le clade *Yangochiroptera*.

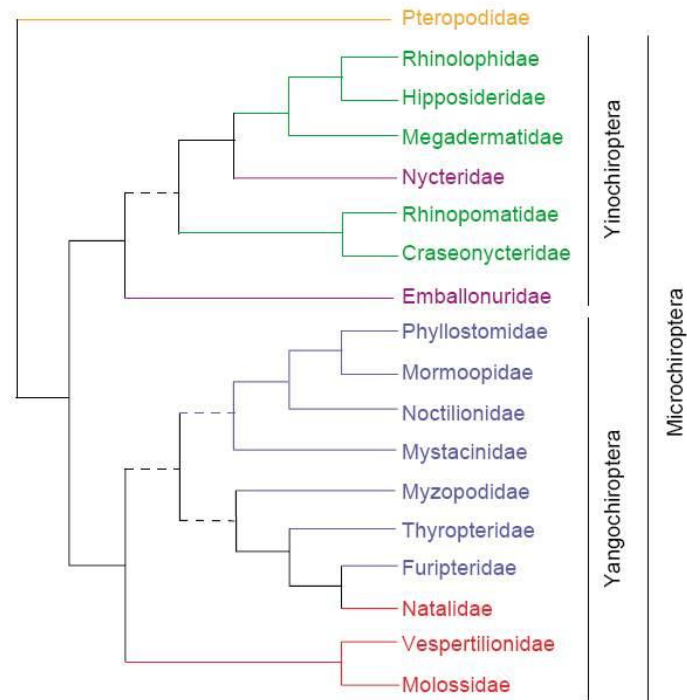
³⁰ Cf. Fig. 10 (a)

³¹ Cf. Fig. 10 (b)

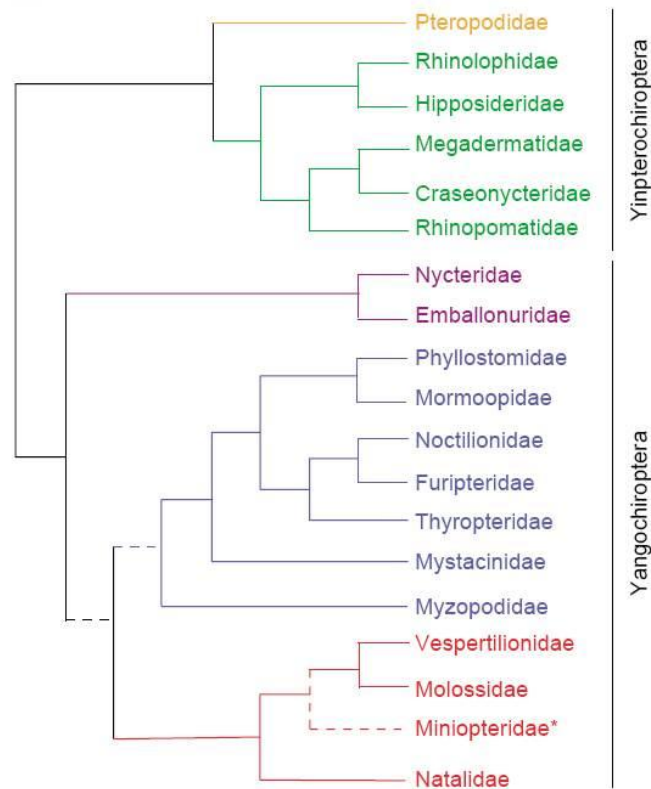
³² En anglais, on parle de « *tongue-click* »

Fig. 10 : Conceptions de la phylogénie des chauves-souris

(a) Conception ancienne



(b) Conception actuelle



■ Pteropodidae
 ■ Rhinohipposideridae
 ■ Emballonuroidea
 ■ Noctilionoidea
 ■ Vespertilionoidea

Jones, G. & Teeling, E.C. (2006) *The evolution of echolocation in bats*. Trends in ecology and evolution, Vol.21(3)

DISCUSSION

Les Chiroptères composent un groupe animal aux adaptations très particulières. Seuls Mammifères dotés d'un vol actif, leur rythme d'activité nocturne les a conduits à développer, pour la plupart, un système d'écholocation adapté à leur environnement et à leur alimentation. La plupart des chauves-souris possèdent donc un système d'écholocation sophistiqué, comme un sixième sens qui leur permet de "voir avec leurs oreilles" la nuit. Grâce à leur système sonar et à leurs neurones spécialisés dans le traitement auditif, elles vont capter des informations très précises sur leur environnement. Le signal d'écholocation est adapté pour résoudre des tâches spécifiques à un environnement pendant le vol et le fourragement, ce qui témoigne d'une extraordinaire adaptabilité responsable du grand succès écologique des Chiroptères.

La résolution des conflits concernant la monophylie ou la paraphylie des Microchiroptères est un pré-requis pour la compréhension de l'évolution de l'écholocation et du vol chez les mammifères. De récentes découvertes en phylogénie moléculaire ont changé notre vision de l'évolution de l'écholocation chez les chauves-souris. Cette phylogénie suggère que certaines chauves-souris avec un système d'écholocation sophistiqué présentent un ancêtre commun avec des chauves-souris ne pratiquant pas l'écholocation (chauves-souris frugivores de l'Ancien Monde). Les Microchiroptères seraient donc un groupe paraphylétique. Une interprétation parcimonieuse de ces arbres suggère que l'écholocation laryngale (pour laquelle les cris sont produits par le larynx) a probablement évolué chez l'ancêtre de tous les Chiroptères. L'écholocation doit ensuite avoir été perdue chez les chauves-souris de l'Ancien Monde, en y évoluant secondairement pour certaines espèces (par claquement de langue). Les remarquables caractéristiques acoustiques, comme le Doppler, représentent des évolutions convergentes chez les chauves-souris. La radiation adaptative extensive de la structure des cris d'écholocation est largement causée par l'écologie, ce qui montre à quel point les défis perceptifs imposés par l'environnement peuvent parfois passer outre les contraintes phylogénétiques.

Dans le cas de la perte de la capacité d'écholocation chez les Mégachiroptères, différentes théories peuvent s'appliquer : l'*echolocation-first*, le *flight-first*, le développement en tandem ou la théorie de l'ancêtre diurne et frugivore. Pour la théorie de l'*echolocation-first*, l'écholocation a évolué en premier, à partir du comportement de *reach-hunting*, puis le vol a évolué. Ensuite les Mégachiroptères ont perdu l'écholocation, et celle-ci a évolué secondairement chez certains. Le problème principal de cette théorie est le fait de considérer le *reach-hunting* comme un comportement alimentaire principal, ce qui semble difficile. Pour la théorie du *flight-first*, le vol a évolué en premier, et l'écholocation s'est développée chez les insectivores, la vision chez les frugivores, l'écholocation s'y serait alors développée secondairement pour certains. Mais le "saut dans le noir" et la régression de la vision impliqués par cette théorie semblent peu probables. Dans la théorie du développement en tandem, l'écholocation a été perdue chez les Mégachiroptères en faveur de la vision, puis aurait évolué secondairement chez certains. Ces changements de modalité sensorielle dominante paraissent assez difficiles à concevoir. Enfin, pour la théorie de l'ancêtre diurne et frugivore, le vol a évolué en premier, puis une partie des Chiroptères a développé le régime insectivore puis l'écholocation avec le passage à la vie nocturne ; tandis que l'autre partie est restée frugivore et a développé la vision lors de ce changement de mode de vie, puis l'écholocation s'est développée secondairement chez certains. Mais cette théorie implique également une régression de la vision pour l'écholocation ce qui est peu probable.

Il paraît difficile de savoir laquelle de ces théories, présentant toutes des avantages et des problèmes, est la plus réaliste. La très récente découverte d'une paire de fossiles quasi-complets et très bien conservés de la plus ancienne chauve-souris connue à ce jour permet d'éclairer cette question.

Onychonycteris finneyi, datant de 52 millions d'années, est la première chauve-souris fossilisée connue qui ne ressemble pas aux espèces actuelles, mais donne un aperçu d'une chauve-souris ancestrale. Pour Simmons, directrice de l'équipe de recherche sur cette découverte, cette chauve-souris représenterait le « chaînon manquant entre les chauves-souris et leur ancêtre non-volant »³³. L'étude morphologique de ce fossile montre qu'il était capable de vol actif, mais sur des distances plus courtes et à une vitesse moindre par rapport à la plupart des espèces qui ont évolué ensuite. Les ailes courtes de ce fossile indiquent un mode de vol alternant entre le vol battu et le vol plané, plutôt que des battements d'ailes continus. Cela laisse penser que les chauves-souris ont dû commencer à planer, probablement d'arbre en arbre, avant de pouvoir passer au vol ramé et soutenu. La dentition d'*Onychonycteris finneyi* signale un régime alimentaire manifestement insectivore. Cependant, la morphologie de son oreille interne indique qu'elle devait être sourde aux ultrasons. Ne pouvant donc utiliser l'écholocation, elle devait avoir recours à la vision pour trouver nourriture et ne pouvait pas s'alimenter la nuit.

Cette découverte nous donne ainsi un éclairage différent des différentes théories sur l'apparition de l'écholocation et du vol. Les chauves-souris ont vraisemblablement développé le vol avant l'écholocation, ce qui rejette les hypothèses de l'*echolocation-first* et du développement en tandem. Les théories du *flight-first* et de l'ancêtre diurne et frugivore semblent donc les plus réalistes en fonction des caractéristiques d'*Onychonycteris finneyi*. Une étude plus approfondie de ce fossile, notamment au niveau de la possession ou non d'attributs d'un animal diurne, permettrait de voir laquelle de ces deux hypothèses représente le mieux l'évolution du comportement d'écholocation chez les chauves-souris.

³³ in Communiqué de presse du Musée Royal de l'Ontario

BIBLIOGRAPHIE

ARTICLES

- ❖ Arita,HT & Fenton,MB (1997) *Flight and echolocation in the ecology and evolution of bats*, Tree Vol.12(3)
- ❖ CF.Moss & SR.Sinha (2003) *Neurobiology of echolocation in bats*, Current opinion in Neurobiology, Vol.13(6)
- ❖ Guillen-Servent,A. & Ibanez,I. (2007) *Unusual echolocation behavior in a small molossid bat, Molossops temminckii, that forages near background clutter*, Behaviour, Ecology, Sociobiology Vol.61, p.1599-1613
- ❖ Gunnell,G & Simmons,N (2005) *Fossil evidence and the origine of bats*, Journal of mammalian evolution, Vol.12
- ❖ Ibanez,C et al. (2001) *Bat predation on nocturnally migrating birds*, PNAS Vol.98(17)
- ❖ Jones,G & Holderied,MW (2007) *Bat echolocation calls : adaptation and convergent evolution*, Proceedings of the Royal Society 274, p.905-912
- ❖ Jones,G. & Teeling,EC. (2006) *The evolution of echolocation in bats*, Trends in ecology and evolution, Vol.21(3)
- ❖ Neuweiler,G (2003) *Evolutionary aspects of bat echolocation*, Physiology Vol.189, p.245-256
- ❖ Popa-Lisseanu,AG et al. (2007) *Bats' conquest of a formidable foraging niche : the myriads of nocturnally migrating songbirds*, PlosOne, Issue 2 e205
- ❖ Pye,JD (1979) *Why ultrasound?* Endsavour, Vol.3(2)
- ❖ Schnitzler,HU et al. (2003) *From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats*, Trends in ecology and evolution, Vol.18(8)
- ❖ Speakman,JR (2001) *The evolution of flight and echolocation in bats : another leap in the dark*, Mammal Review 31, p.111-130
- ❖ Springer,M et al. (2001) *Integrated fossil and molecular data reconstruct bat echolocation*, PNAS Vol.98(11), p.6241-6346
- ❖ Suga,N (2001) *Le sonar des chauves-souris*, Pour la science, dossier n°32
- ❖ Teeling,E et al. (2002) *Microbat paraphyly and the convergent evolution of a key innovation in Old World rhinolophoid microbat*, PNAS Vol.99(3), p.1431-1436

SITES INTERNET

- ❖ Musée Royal de l'Ontario :
http://www.rom.on.ca/news/releases/public_fr.php?mediakey=druumhyx7z
- ❖ Nature :
<http://www.nature.com/nature/journal/v451/n7180/full/nature06549.html>
- ❖ Wikipédia :
<http://fr.wikipedia.org/wiki/Chiroptera>