

PARC NATIONAL DE LA GARAMBA

MISSION H. DE SAEGER

en collaboration avec

P. BAERT, G. DEMOULIN, I. DENISOFF, J. MARTIN,
M. MICHA, A. NOIRFALISE, P. SCHOEMAKER,
G. TROUPIN et J. VERSCHUREN (1949-1952).

Fascicule 7

NATIONAAL GARAMBA PARK

ZENDING H. DE SAEGER

met medewerking van

P. BAERT, G. DEMOULIN, I. DENISOFF, J. MARTIN,
M. MICHA, A. NOIRFALISE, P. SCHOEMAKER,
G. TROUPIN en J. VERSCHUREN (1949-1952)

Aflevering 7

ÉCOLOGIE, BIOLOGIE ET SYSTÉMATIQUE
DES
CHEIROPTÈRES

PAR

JACQUES VERSCHUREN (*) (Bruxelles)

AVANT-PROPOS

La recherche scientifique constitue un des objectifs essentiels de l'Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge et son Comité de Direction, présidé par M. V. VAN STRAELEN, en décidant de faire entreprendre l'exploration du Parc National de la Garamba, poursuivait la série des grandes Missions consacrées à l'étude des Parcs Nationaux du Congo Belge. Le but principal de cette Mission d'exploration — dont la direction fut confiée à M. H. DE SAEGER — consistait non seulement en un inventaire systématique et des récoltes de spécimens de collection : dans l'idée des promoteurs de cette entreprise, il convenait de viser avant tout à une vaste synthèse écologique et biologique des phénomènes naturels dans ce Parc National.

Pour mener à bien un plan d'une pareille ambition, la collaboration effective de plusieurs spécialistes de disciplines différentes devait évidemment être prévue et c'est ainsi que nous eûmes l'honneur de participer, pendant 24 mois, aux travaux en Afrique, avec la charge de réaliser la partie du programme consacrée aux Vertébrés et principalement aux Mammifères.

(*) Aspirant au Fonds National de la Recherche Scientifique.

Dès 1948, M. V. VAN STRAELEN, Président de l'Institut, nous avait envoyé en Afrique comme collaborateur du Prof^r H. HEDIGER, pour réaliser une mission centrée essentiellement sur la psychologie des grands Mammifères. Ce fut le premier contact avec la faune africaine et la révélation de la nature primitive sous l'Équateur.

Nos travaux universitaires ayant pris fin en Europe, c'est un nouveau départ vers le Congo Belge, en 1950, où nous rejoignons la Mission d'Exploration du Parc National de la Garamba, sur place depuis la fin de 1949. Les recherches furent poursuivies jusqu'à la fin de 1952 et nous eûmes le privilège et la joie de contribuer à l'acquisition de données scientifiques nouvelles dans ce sanctuaire naturel. L'examen des collections et du matériel a été entrepris en 1954 et nous pouvons dès maintenant faire part des résultats relatifs aux Cheiroptères.

C'est à dessein que nous avons étudié d'abord et d'une façon beaucoup plus approfondie ce groupe de Mammifères. Les Cheiroptères, animaux si bizarres et qui offrent tant de problèmes au naturaliste, depuis les phénomènes très spéciaux de la reproduction jusqu'à l'orientation par ultra-sons, nous ont intéressé, en Europe, depuis plusieurs années et nous avons eu l'occasion de nous en occuper longuement et de façon très suivie. Il convenait, d'autre part, de procéder à une étude-type d'un groupe de Vertébrés pouvant servir de base pour les travaux ultérieurs. Les Chauves-souris constituent enfin un ordre zoologique bien isolé au point de vue systématique.

Le lecteur réalisera immédiatement que nous avons voulu aller bien au-delà du simple inventaire ou même de la liste de données biologiques. Nous avons visé à réaliser une large synthèse des principaux problèmes écologiques et biologiques relatifs aux Cheiroptères, en nous basant presque exclusivement sur les éléments acquis au Parc National de la Garamba. Nous croyons pouvoir prétendre qu'il s'agit d'un travail — consacré à un groupe limité de Mammifères — d'une envergure comparable, dans ses objectifs, aux recherches antérieures les plus poussées dans des domaines similaires, en particulier en Afrique. La presque totalité des éléments écologiques peuvent être considérés, d'autre part, comme strictement originaux.

Cet ouvrage consacré aux Cheiroptères sera d'ailleurs suivi de la publication des éléments relatifs aux autres Mammifères.

Les systématiciens s'étonneront quelque peu de la tendance de ce travail, dirigé essentiellement vers l'examen de l'animal dans son milieu et de son comportement. Nous avons eu effectivement — et de façon permanente — à l'esprit l'étude du Mammifère VIVANT : les zoologistes n'oublient-ils pas trop souvent que si le terme « zoologie » signifie étymologiquement « étude des animaux », le terme « biologie » a pour sens étymologique « étude de la vie », et beaucoup ne considèrent-ils plus les animaux seulement comme de simples pièces de collections inertes ou des réactifs de laboratoire ? Dans notre esprit, les recherches biologiques actuelles doivent

s'orienter dans deux directions qui d'ailleurs s'interfèrent : des travaux d'anatomie, de physiologie ou de génétique, d'une part, des études sur le terrain, écologie et éthologie, d'autre part. Sans vouloir en aucune façon nier un intérêt considérable à la systématique pure, base indispensable, nous avons axé nos travaux plus particulièrement vers l'écologie, voie d'avenir et génératrice de passionnantes découvertes pour le naturaliste.

Il nous paraît essentiel d'étudier l'animal dans son milieu naturel; les Parcs Nationaux et, dans un sens plus large, toutes les régions neuves et primitives constituent ainsi un remarquable laboratoire de recherches pour le biologiste. Il faut ardemment souhaiter que des travaux de longue haleine, en suivant, sur place, jour après jour, année après année, l'évolution de la Nature et en particulier de la faune, permettront enfin de réaliser une documentation complète sur ces phénomènes. Et plus que tout autre, enfin, celui qui s'occupe des Vertébrés, et en particulier des Mammifères, doit garder un contact journalier avec ses éléments d'étude vivants.

*
**

Nous espérons avoir répondu à la confiance des éminentes personnalités qui ont conçu et mis en oeuvre la Mission d'Exploration et souhaitons avoir pu apporter notre pierre à l'édifice des connaissances biologiques relatives à cet admirable sanctuaire de vie primitive qu'est le Parc National de la Garamba.

*
**

Nous avons une dette exceptionnelle de reconnaissance envers M. V. VAN STRAELEN, Président de l'Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge, qui a bien voulu nous charger de cette Mission et qui, depuis plusieurs années, a suivi nos recherches en témoignant d'un constant et immense intérêt envers nos travaux. Que M. V. VAN STRAELEN veuille bien croire à l'expression de la profonde gratitude d'un naturaliste qui a toujours trouvé auprès de lui un appui si éclairé.

Nous devons beaucoup à M. H. DE SAEGER, Secrétaire du Comité de Direction de l'Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge et Chef de la Mission, dont nous avons vivement apprécié les précieux conseils au cours de 24 mois de présence à la Mission et qui a témoigné d'une compétence exceptionnelle dans la direction de celle-ci. M. H. DE SAEGER s'est dépensé, corps et âme, en Afrique comme en Europe, pour nous permettre l'accomplissement de nos recherches dans les conditions les meilleures.

Nous avons trouvé un précieux conseiller auprès de M. P. DEBAISIEUX, Professeur à l'Université de Louvain, qui a bien voulu accepter une partie de ce travail comme thèse de Doctorat en Sciences.

Il nous est agréable de citer encore plusieurs personnalités auxquelles

nous devons beaucoup et que nous remercions ici pour leur appui ou collaboration dans différents domaines :

M. E. LELOUP, Chef de la Section Scientifique des Parcs Nationaux du Congo Belge, a suivi nos travaux et, en tant que Directeur a.i. de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, nous a permis de travailler dans ses laboratoires.

M. P. VANDEBROEK, Professeur à l'Université de Louvain, a examiné à plusieurs reprises notre manuscrit et nous a donné des judicieux conseils dans la rédaction de celui-ci.

M. G. F. DE WITTE, Chef de Mission de l'Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge, a bien voulu s'intéresser depuis de nombreuses années à nos recherches et ce fut pour nous un remarquable privilège de profiter des conseils de cet explorateur des Parcs Nationaux.

M. S. FRECHKOP, Directeur de Laboratoire à l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, est pour beaucoup dans notre formation de zoologiste et, en particulier, de mammalogiste tandis que M. R. VERHEYEN, Directeur de Laboratoire à l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, a bien voulu faciliter notre installation matérielle.

M. H. HEDIGER, Directeur du Jardin Zoologique de Zurich — notre compagnon lors de la première mission en Afrique — nous a ouvert les yeux sur des aspects nouveaux de l'étude des Animaux, et tout spécialement de leur psychologie.

Il convient de rappeler également nos collègues en Afrique, au cours de la Mission, dont le contact journalier a permis la réalisation d'un fructueux travail d'équipe : M. I. DENISOFF, Assistant à la Division d'Agrologie de l'Institut National pour l'Étude Agronomique du Congo Belge, infatigable broussard et compagnon de safaris si passionnants et MM. A. NOIRFALISE, Professeur à l'Institut Agronomique de Gembloux et G. TROUPIN, Directeur de Laboratoire au Jardin Botanique de l'État, qui ont bien voulu nous communiquer des éléments de leurs spécialités. Citons encore M. P. BAERT, délégué aux visites au Parc National Albert, M. P. SCHOEMAKER, préparateur-technicien à l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique et M. J. MARTIN, préparateur-spécialiste à l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, qui a été chargé de la récolte des Mammifères avant notre arrivée et s'est occupé avec beaucoup de zèle de la préparation des collections, en Europe.

Lors d'un séjour au British Museum, à Londres, nous avons été très aimablement reçu par M. R. W. HAYMAN, de la Section des Vertébrés, que nous remercions ici pour son amabilité et ses conseils.

Nous exprimons notre reconnaissance à M. M. POLL, Conservateur au Musée Royal du Congo Belge à Tervuren, qui nous a permis d'examiner des pièces de comparaison.

M. J. VERBEKE, entomologiste de l'Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge, s'est chargé de l'examen préliminaire des contenus stomacaux des Cheiroptères.

Nous voulons enfin dire ici un très grand merci aux dessinateurs qui se sont consacrés avec tant d'enthousiasme à la réalisation des documents : M^{lle} M. L. VAN MELLE pour les dessins anatomiques et systématiques et le regretté M. J. P. VAN HOOF pour les éléments écologiques, cartes, schémas et tableaux.

*
* *

Il convient, pour terminer, de dire quelques mots de l'aide qui a été apportée par les auxiliaires indigènes. Si nous avons tenté de tout voir par nous-même, il n'en reste pas moins vrai que la collaboration efficace des indigènes constitue un élément capital dans la réussite et nous signalons ici, avec reconnaissance, les préparateurs ou gardes A. KAMBERE, E. KARI-BUMBA, C. NEBAYE, A. NENDIKA, M. NTONGOATANI et W. VUKUYO, tous attachés à la Mission d'Exploration du Parc National de la Garamba.

GÉNÉRALITÉS

1. DIVISIONS DU TRAVAIL.

L'ouvrage est divisé en deux parties essentiellement différentes. Dans un premier ensemble de chapitres, on examinera les grands problèmes écologiques et éthologiques, en rapport avec les Cheiroptères du Parc National de la Garamba. Les biotopes seront tout d'abord étudiés et classés tandis que les résultats des recherches relatives aux facteurs écologiques, biotiques et micro-climatiques seront communiqués.

La sex-ratio, les groupements extra-spécifiques et la sociabilité des Cheiroptères nous relieront aux chapitres 2 et 3 tandis que le chapitre 4 examinera rapidement l'alimentation. Nous nous attarderons longuement au problème de la reproduction et en particulier aux questions relatives à sa périodicité à proximité de l'Équateur. Le comportement — éthologie — sera examiné ensuite et précèdera l'étude des facteurs anthropiques en rapport avec les Cheiroptères. Une classification basée sur l'écologie sera tentée au chapitre 8. Nos techniques de travail et en particulier les méthodes de capture seront alors décrites tandis que la première partie du travail se terminera par un examen de l'utilité et l'avenir des Cheiroptères, en particulier à l'intérieur des réserves naturelles.

Ces chapitres généraux — qui forment approximativement la moitié de l'ouvrage — précèdent l'étude détaillée des espèces découvertes au Parc National de la Garamba. L'inventaire et la liste des récoltes trouveront ici leur place, et ils seront suivis par l'examen de la distribution géographique générale et locale et par un certain nombre de données systématiques et morphologiques, en particulier des mensurations détaillées et la structure des organes génitaux. Chaque espèce sera examinée de façon approfondie aux points de vue écologique et biologique et nous reprendrons chaque fois les subdivisions de la première partie du travail (biotopes, reproduction, éthologie, etc.). Toutes les observations sur lesquelles se basent les conclusions y seront exposées longuement.

2. CARACTÈRES GÉNÉRAUX DU PARC NATIONAL DE LA GARAMBA.

L'ouvrage d'Introduction à la publication des résultats de la Mission (H. DE SAEGER, 1954) donne tous les détails nécessaires à ce sujet. Nous ne ferons donc que reprendre très rapidement ici quelques-unes des caractéristiques générales essentielles de la réserve naturelle, aux points de vue géographique, climatologique, botanique et zoologique :

a) RÉGION GÉOGRAPHIQUE.

Le Parc National de la Garamba est situé au Nord-Est du Congo Belge, entre 3°40' et 4°40' lat. Nord et entre 29° et 30° long. Est. Presque entièrement en territoire de Dungu, il est contigu à la frontière soudanaise, délimitée par la ligne de crête Congo-Nil.

Une zone d'environ 480.000 ha a été érigée en réserve naturelle intégrale en 1938: la population noire y fait entièrement défaut et le Parc National est efficacement protégé. L'intervention de l'homme est donc réduite au strict minimum.

b) ASPECT GÉOGRAPHIQUE. — OROGRAPHIE ET HYDROLOGIE.

Le Parc National de la Garamba présente un relief peu accusé; l'ensemble de la réserve naturelle est constitué par une pénéplaine ondulée et à pente faible. L'altitude moyenne est d'approximativement 785 m. Des « inselbergs » isolés, généralement constitués de roches granitiques ou de mica-schistes, se dressent dans plusieurs parties du Parc National (Embe, Inimvua, Biadimbi, Uduku); l'altitude maximale atteint 1.061 m au mont Inimvua.

Toute la région appartient au bassin hydrographique du Congo et, en particulier, à celui de son affluent l'Uele. Le sous-affluent du Congo, la Dungu, draine toute la réserve naturelle (Aka, Garamba, Makpe, etc.).

Le tracé de ces cours d'eau est très méandreux, les vallées sont peu accusées, sauf dans le cours supérieur où, par érosion régressive, des ravins assez profonds se sont formés.

c) CLIMATOLOGIE.

Des mesures journalières effectuées pendant 36 mois ont permis d'établir les caractéristiques climatiques générales de la région. Le climat de la contrée peut être considéré comme « tropical semi-humide du type soudano-guinéen » (H. DE SAEGER, 1954). Le contraste est nettement tranché entre la saison sèche (décembre à février) et la saison des pluies (mars à novembre).

Des vents alizés du Nord-Est (harmattan) assèchent l'atmosphère durant les mois d'hiver et le degré hygrométrique de l'air tombe extrêmement bas; le climat est temporairement alors presque « désertique » (jusqu'à 10 % d'humidité relative seulement). Les maxima enregistrés au Congo Belge sont notés durant cette période au Parc National de la Garamba (plus de 40° C); les minima peuvent être inférieurs à 10° C. Les pluies, temporairement très abondantes, atteignent un total annuel de 1.500 mm.

d) ASPECT BOTANIQUE.

Le Parc National de la Garamba doit être considéré comme une grande étendue de savanes, localement arbustives ou même boisées, entrecoupées de galeries forestières rarement intactes et présentant des degrés très divers de dégradation. La végétation marécageuse apparaît en particulier par la formation de plusieurs massifs de papyrus. Les affleurements rocheux granitiques sont colonisés par une flore xérophile très typique.

e) ASPECT ZOOLOGIQUE.

Les différentes caractéristiques zoologiques du Parc National de la Garamba feront l'objet de nombreux travaux ultérieurs. La réserve naturelle a été créée essentiellement dans le but de protéger deux grands Ongulés menacés d'extinction : la Girafe, *Giraffa camelopardalis* (LINNÉ), et surtout le Rhinocéros blanc, *Ceratotherium simum cottoni* (LYDEKKER); ces deux Mammifères constituent d'ailleurs un des points d'intérêt principal de la région explorée et nous les avons étudiés en détails; les observations feront l'objet d'autres publications.

Le Parc National de la Garamba présente au point de vue zoogéographique un intérêt particulier par suite de la co-existence de deux faunes d'origine différente : des éléments équatoriaux, témoins relictés de la grande forêt primaire et des éléments septentrionaux et nord-orientaux apparus à la faveur de la propagation de la savane. Des espèces typiquement forestières comme le Chimpanzé, l'Antilope Bongo voisinent avec des Antilopes Rouannes, des Cobs et des Waterbucks. Cette dualité d'origine se retrouvera sans doute dans la plupart des groupes zoologiques.

3. LES GRANDS BIOTOPES DU PARC NATIONAL DE LA GARAMBA ET LES MAMMIFÈRES.

Les phytosociologues et les géologues subdivisent les régions explorées en fonction de critères parfois assez subtils. L'étude des Mammifères nous a montré qu'en pratique l'usage de subdivisions plus générales peut suffire pour ces derniers : les Mammifères manifestent des exigences écolo-

giques moins poussées que la plupart des Invertébrés. Cette plasticité écologique varie d'ailleurs considérablement et les Cheiroptères, de même que les Rongeurs et les Insectivores, paraissent plus sensibles à des modifications légères du milieu.

Nous pouvons ainsi distinguer trois aspects naturels principaux au Parc National de la Garamba :

Les galeries forestières (fig. 1 et 2).

La savane (fig. 3).

Les affleurements rocheux (fig. 4).

Nous verrons plus loin que le « biotope général » n'a qu'une influence assez limitée sur les Cheiroptères, les conditions micro-écologiques paraissant essentielles.

Nous pouvons distinguer deux types principaux de galeries forestières :

La galerie dense, à nombreux éléments botaniques guinéens, observée surtout au Nord de la réserve naturelle, près de la ligne de crête Congo-Nil, et dans des flots du reste du Parc, surtout dans sa partie occidentale.

La galerie plus ou moins dégradée, présentant tous les stades d'altération progressive, en particulier dans l'Est où les galeries manquent presque totalement.

La savane est présente partout — sous des aspects très divers — depuis la savane franchement boisée (peuplements d'*Isoberlinia doka*) jusqu'à la savane herbeuse.

Les zones mises en cultures par l'indigène, dans les régions voisines du Parc National, doivent aussi être envisagées comme formant un milieu naturel.

La distribution géographique des Mammifères à l'intérieur de la réserve est influencée évidemment par la localisation de ces différents aspects naturels. Il est certain que la présence de certaines espèces forestières, comme *Hipposideros cyclops* (TEMMINCK) et *Nycteris arge* (THOMAS), exclusivement dans le Nord du Parc National, est due à la situation excentrique des grandes galeries.

Les principales zones naturelles sont situées sur la carte jointe à ce travail.

4. DÉNOMINATION DES LOCALITÉS.

La toponymie spéciale utilisée est exposée dans l'ouvrage d'Introduction (H. DE SAEGER, 1954); nous reprendrons rapidement ici les éléments indispensables :

a) **Pour une étude zoogéographique générale.**

Il suffit de noter que toutes les captures ont été effectuées à l'intérieur du Parc National de la Garamba, dont la latitude et la longitude ont été



Photo H. DE SAEGER.

FIG. 1. — PP. Km 72. Galerie forestière à une tête de source.
Dégradation progressive vers l'aval.

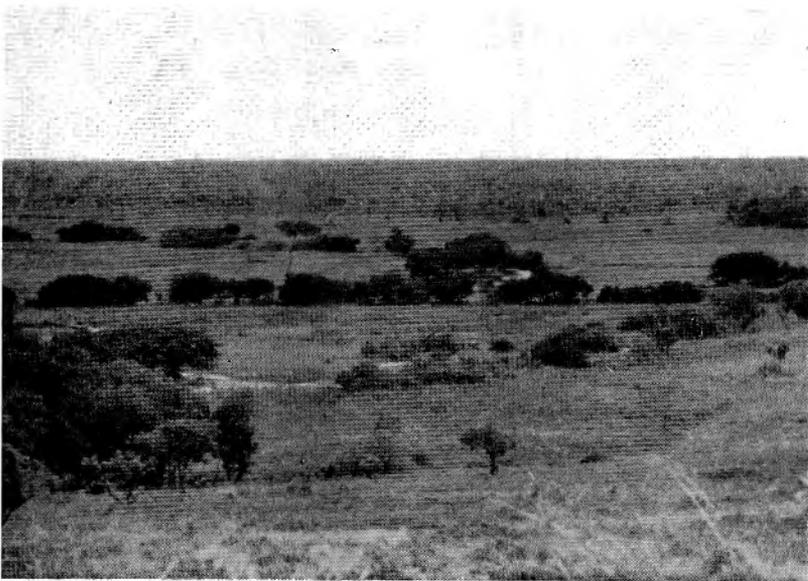


Photo J. VERSCHUREN.

FIG. 2. — Mont Bawezi. Galeries forestières très dégradées
à *Irvingia Smithii*.



Photo H. DE SAEGER.

FIG. 3. — Ndelele.
Aspect typique de la savane avec petits affleurements rocheux
près de la crête Congo-Nil.



Photo J. VERSCHUREN.

FIG. 4. — Mont Uduku (950 m). Important inselberg granitique
du Nord-Ouest du Parc National de la Garamba.

communiquées plus haut; certaines récoltes ont été réalisées en dehors de la réserve (Aba, Dungu, Faradje), mais à une distance n'excédant pas 100 km.

b) Pour une étude zoogéographique plus poussée.

1. Dans certains cas — principalement en dehors des pistes et des cellules-bases — nous avons utilisé directement les noms indigènes (Nambira, Uduku, Taere ...); cette méthode se heurte à des difficultés sérieuses par suite de l'absence de dénominations dans des régions inhabitées; nous n'avons pas voulu créer des noms fantaisistes. La liste de ces localités se trouve dans l'Introduction (H. DE SAEGER, 1954).

2. Dans les cellules-bases. — Ces dernières ont été divisées par des coordonnées locales, permettant un repérage géographique à quelques centaines de mètres près. La cellule est indiquée par un chiffre (I, II ou III) et les coordonnées par deux lettres. Citons comme exemple : II/gd.

3. Le long des pistes. — La piste axiale de Nagero à Mabanga est représentée par PP tandis que les pistes frontières Nord et Sud sont représentées conventionnellement par PFN et PFS. Le kilométrage par rapport au point d'origine de ces pistes est indiqué ensuite (Nagero pour la piste axiale, Mabanga pour les pistes frontières). On communique enfin si l'observation a été effectuée à gauche ou à droite de la piste, méthode plus commode que la direction géographique.

PFN/K10/g, par exemple, se rapporte à un point situé près de la piste frontière Nord à 10 km de Mabanga, à gauche de celle-ci.

Ces différentes méthodes permettront aux missions ultérieures de situer de façon très précise toutes nos observations.

c) Détermination des milieux.

Toutes les localisations géographiques sont suivies de l'énoncé du milieu où a été effectuée la capture ou l'observation. Chaque biotope est représenté par un numéro conventionnel (cfr. Introduction); en ce qui concerne les Cheiroptères, nous trouvons principalement : 4, savane herbeuse, 8, tête de source, et 9, rivière à cours boisé. Nous verrons plus loin qu'il est indispensable de communiquer aussi le micro-biotope.

Le lecteur trouvera donc dans la liste de récolte trois éléments : la localisation géographique générale, les coordonnées exactes et le milieu (II/gd/4 : cellule II, coordonnées gd, savane herbeuse).

Toutes les captures de Vertébrés effectuées à un même endroit et dans un milieu semblable ont reçu un numéro similaire pour permettre l'étude des populations et des associations de chaque biotope.

Ajoutons ici que les récoltes provenant de la Mission H. HEDIGER-J. VERSCHUREN ont reçu les initiales H/V.

Des cartes illustrent schématiquement toutes les localités de récoltes des Chauves-souris.

5. LES CHEIROPTÈRES D'AFRIQUE ET LA LITTÉRATURE.

La plupart des travaux relatifs aux Cheiroptères du Continent africain sont évidemment orientés vers la systématique; les naturalistes possèdent à ce point de vue un remarquable outil de base, la liste de G. M. ALLEN, un peu ancienne déjà, mais encore d'une utilité incontestable. Parmi les auteurs, il convient de signaler en particulier K. ANDERSEN, J. DORST, J. ELLERMAN, T. MORRISON-SCOTT et R. HAYMAN, J. HILL et CARTER, N. HOLLISTER, A. ROBERTS, O. THOMAS.

M. EISENTRAUT, le grand spécialiste de l'écologie des Cheiroptères, s'est occupé aussi de la faune africaine tandis que M. HARRISON-MATTHEWS s'est surtout intéressé aux organes génitaux. Il faut citer enfin tout particulièrement les récents travaux de V. AELLEN, modèles du genre.

En ce qui concerne le Congo Belge, pratiquement aucun auteur ne s'est intéressé exclusivement aux Cheiroptères. Nous trouvons des éléments utiles dans les publications de S. FRECHKOP, A. FAIN et R. HAYMAN. L'importante étude de H. SCHOUTEDEN est la base de nos connaissances sur la distribution géographique; les auteurs antérieurs y sont cités.

Un travail particulièrement important est celui de J. A. ALLEN, H. LANG et J. CHAPIN, ouvrage devenu presque classique, référence régulière des auteurs, malgré son ancienneté et dû à la collaboration d'un systématicien et de deux écologistes. Si l'on se rappelle la tendance zoologique générale de l'époque — 1917 —, cet ouvrage peut être considéré comme révolutionnaire, par suite de son accent mis essentiellement sur la biologie des Cheiroptères. H. LANG et J. CHAPIN ont effectué une partie importante de leurs recherches dans le Nord-Est du Congo Belge et il est particulièrement fructueux de comparer les observations de ces naturalistes à celles de la Mission d'Exploration. Regrettons d'autre part que J. A. ALLEN ait décrit toute une série d'espèces sans avoir pu vraisemblablement examiner suffisamment de matériel de comparaison, ce qui contraint les systématiciens à des mises en synonymie regrettables.

Nous avons repris, dans la plupart des cas, la classification des Cheiroptères admise par J. ELLERMANN, T. MORRISON-SCOTT et R. HAYMAN (1953).

6. RÉCOLTES.

Nos récoltes se montent à 1.245 Cheiroptères, répartis en 38 espèces, ce qui constitue sans doute — tant en ce qui concerne le nombre d'espèces que celui des individus — la collection la plus importante récoltée dans une région limitée d'Afrique. Il n'est donc pas présomptueux d'affirmer qu'aucune partie du Continent africain n'a été explorée d'une façon aussi approfondie à ce point de vue que le Parc National de la Garamba.

Quatre espèces nouvelles pour le Congo Belge ont été signalées :

Taphozous nudiventris (CRETZSCHMAR).

Nycteris luteola THOMAS.

Rhinolophus alcyone alcyone TEMMINCK.

Tadarida pumila (CRETZSCHMAR).

Pour beaucoup d'autres espèces, on connaissait seulement une seule capture et dans plusieurs cas, exclusivement le type.

Ce nombre peut sembler assez peu important, mais il convient de se rappeler que les récoltes proviennent d'une région d'une superficie très réduite. Le Congo Belge est, d'autre part, la région d'Afrique centrale de loin la mieux explorée au point de vue zoologique. Il est essentiel aussi d'avoir à l'esprit que les zones où nous avons fait nos recherches avaient été étudiées intensément par H. LANG et J. CHAPIN (1917) durant plusieurs années.

Une forme nouvelle a été décrite, *Hipposideros beatus maximus* ssp. n. : on peut reprendre à ce sujet les mêmes considérations que ci-dessus.

Il nous semble exclu que de nombreuses espèces soient encore découvertes ultérieurement au Parc National de la Garamba vu la durée et la fréquence de nos recherches dans les milieux les plus divers.

Plusieurs exemplaires ayant été capturés en territoire Soudanais, une série d'espèces nouvelles doivent être ajoutées à la liste des Mammifères de ce pays.

Il est particulièrement intéressant de noter que près du tiers du nombre total des espèces des Cheiroptères signalés au Congo Belge a donc été découvert dans une zone d'une superficie inférieure à 5.000 km², ce qui ne représente que $\frac{1}{480}$ de la surface totale du pays tout entier.

Si on se limite à une région située dans un rayon d'un kilomètre autour du camp de la Garamba (partie de la cellule II), ce qui représente un peu plus de 3 km², nous trouvons 17 espèces, soit près de la moitié du total de toute la réserve naturelle et le $\frac{1}{6}$ de la faune entière du Congo Belge. Ces chiffres montrent donc combien les recherches ont été poussées en profondeur.

Les Cheiroptères interviennent pour environ $\frac{1}{3}$ du nombre total des espèces de Mammifères dont la présence est certaine dans le Parc National.

7. REMARQUES PRÉLIMINAIRES.

Nous insistons tout particulièrement sur les points suivants :

a) Les conclusions énoncées dans la partie générale du travail, et en particulier les tableaux schématiques, doivent être considérés comme provisoires et ne sont en tout cas valables que pour le Parc National de la Garamba et les régions voisines. Il convient toutefois de noter que nous

nous basons dans la plupart des cas sur des observations beaucoup plus nombreuses que les captures. C'est pour cette raison que nous n'avons pas craint de déduire certains éléments généraux. Des recherches prolongées au Congo Belge permettraient des conclusions définitives.

b) Les termes d'écologie utilisés sont valables exclusivement pour les Cheiroptères : le strict écologiste ou le phytosociologue ne doivent pas y chercher le sens très précis adopté en particulier dans l'étude des populations (biotope, association, groupement, colonie).

c) Les observations écologiques relatives aux abris diurnes ont été citées dans leur totalité, car il s'agit d'éléments entièrement nouveaux et bases des conclusions. Une liste de microbiotopes revêt un intérêt aussi marqué pour les Chauves-souris qu'une série de mensurations.

d) Nous avons communiqué les résultats détaillés des recherches biométriques; dans la plupart des cas on n'a pas tenté de calculer les moyennes, le nombre d'observations n'étant pas significatif. L'ampleur de la collection nous a contraint à nous limiter généralement aux mesures de l'avant-bras et du tibia. Il a paru d'autre part superflu de reprendre une synonymie détaillée des espèces, que l'on trouvera aisément chez d'autres auteurs, en particulier V. AELLEN (1952). L'établissement d'une clef dichotomique a paru absolument inutile, car sa valeur serait strictement locale et ce tableau pourrait servir exclusivement pour la région étudiée. Le lecteur se reportera aux travaux de J. A. ALLEN, H. LANG et J. CHAPIN (1917), H. SCHOUTEDEN (1944), V. AELLEN (1952) pour les caractères différentiels des familles.

e) Le lecteur est prié de se baser sur le chapitre 9 pour l'exposé détaillé des méthodes de travail (Cheiroptères et Mission d'Exploration du Parc National de la Garamba).

f) Clichés et illustrations. — L'illustration est originale dans sa totalité. En plus de certains éléments morphologiques, en particulier les organes génitaux, nous avons tenté surtout de représenter schématiquement l'abri diurne de la plupart des espèces — sans vouloir généraliser — et d'exposer graphiquement un certain nombre d'éléments. Toutes les photos ont été réalisées au Parc National de la Garamba ou dans les régions environnantes en 1948 et 1950-1952.

g) Afin de ne pas alourdir le texte, on s'est abstenu de joindre les noms d'auteurs aux espèces dans les chapitres généraux (1^{re} partie). Les noms d'auteurs apparaissent dans l'étude systématique (2^e partie).

PREMIÈRE PARTIE.

Écologie et biologie générale.

CHAPITRE PREMIER.

LES BIOTOPES.

I. — GÉNÉRALITÉS.

A. — Introduction.

L'écologie est une science en plein développement : il suffit d'examiner la tendance des publications les plus récentes, principalement celles du Nouveau Monde, pour se convaincre de l'essor des recherches dans ce domaine.

Les récoltes massives de spécimens de collections, destinées surtout à l'étude systématique et à l'établissement de listes de localités et de dates, gardent évidemment un intérêt considérable. Le rassemblement de pièces anatomiques permettant des travaux de morphologie comparée, d'histologie et même de génétique présente une utilité également bien marquée et les recherches de physiologie basées sur les techniques les plus récentes sont à l'ordre du jour.

L'étude de l'animal en rapport avec son milieu, ses populations et son éthologie offre aussi des problèmes passionnants aux chercheurs.

En plus de l'inventaire systématique de base, la Mission d'Exploration du Parc National de la Garamba s'est attachée à la réalisation d'une synthèse des phénomènes zoologiques et botaniques dans une réserve naturelle, en examinant les biocénoses et en envisageant les facteurs abiotiques. Notre objectif s'est manifesté concrètement par la détermination obligatoire du milieu de chaque spécimen récolté. Les recherches relatives aux Cheiroptères ont été réalisées dans cet esprit; l'examen des « biotopes » aura donc la première place dans ce travail.

Des considérations générales sur le milieu précéderont un essai de classification des abris diurnes; ceux-ci seront successivement examinés tandis que les facteurs biotiques et abiotiques feront l'objet d'un examen détaillé.

B. — Terminologie. — Limitation de l'étude.

Tout travail sérieux se heurte à un écueil important : l'absence d'un accord entre les biologistes sur la désignation des termes. Si un accord est réalisable chez les naturalistes qui s'occupent de l'écologie des Invertébrés, à vrai dire aucune synthèse des éléments acquis n'a été tentée en ce qui concerne l'écologie des Vertébrés, où les problèmes se posent d'une façon toute différente. Dans le cadre limité de nos travaux consacrés aux Cheiroptères, nous avons délibérément renoncé à reprendre, à sa base, le problème de la terminologie française des termes d'écologie, appliqués aux Mammifères supérieurs. Les très nombreuses subdivisions mises en avant par certains auteurs ont leur raison d'être, mais leur utilisation ne peut être étendue sans discernement dans tous les groupes biologiques.

C'est dans cet esprit que nous nous sommes délibérément contenté de termes très simples dans la désignation et la subdivision des « milieux » fréquentés par les Chauves-souris.

La détermination du véritable « biotope » des Cheiroptères est irréalisable dans les conditions actuelles : le milieu réel des Chauves-souris, celui où s'exerce leur rôle dynamique dans l'équilibre naturel, est constitué par leur zone d'activité nocturne, leur terrain de chasse. Dans le cas particulier des Cheiroptères nous pouvons déterminer seulement l'abri diurne qui, malgré sa prépondérance au point de vue chronologique — plus de 50 % de l'actogramme journalier — représente cependant un élément moins important que le terrain de chasse. La détermination directe de la zone d'activité ne semble guère réalisable actuellement; nous verrons plus loin une méthode indirecte — analyses des contenus stomacaux — permettant théoriquement d'obtenir quelques données à ce sujet.

Notre étude sera donc forcément limitée et envisagera exclusivement l'abri diurne des Cheiroptères — zone de repos et subsidiairement de reproduction, mais non terrain d'activité.

C. — Abri diurne et milieu. — « Micro-biotope » et « Macro-biotope ».

Deux éléments très différents sont à envisager :

1. L'abri diurne constitué par une zone très réduite, parfaitement limitée spatialement, et dont l'isolement écologique semble généralement plus ou moins marqué, du moins chez les Cheiroptères « internes » (voir plus loin). Nous avons utilisé le terme assez impropre, à vrai dire, de « micro-biotope » pour désigner l'abri diurne : fissure de rocher, cavité souterraine, creux d'arbre.

2. L'abri diurne très limité se trouve inclu dans un biotope au sens plus large du terme; il pourrait sembler, à première vue, utile d'utiliser les subdivisions de la phytosociologie; la pratique nous a montré que l'usage de dénominations beaucoup moins précises et plus générales — telles que forêt-galerie, savane boisée, végétation paludicole — était largement suffi-

sant. La détermination des espèces caractéristiques et des composantes des biocénoses botaniques semble superflue, du moins en ce qui concerne les Cheiroptères. Chez d'autres animaux, la situation est évidemment différente. Nous avons utilisé le terme « macro-biotope », expression assez vague pour définir le milieu dans lequel est inclu l'abri diurne.

Ce « macro-biotope », dont fait partie l'abri, ne doit pas être confondu avec le véritable milieu de la Chauve-souris, constitué, nous l'avons vu, par sa zone d'activité. Les Cheiroptères ne chassent pas nécessairement à pro-

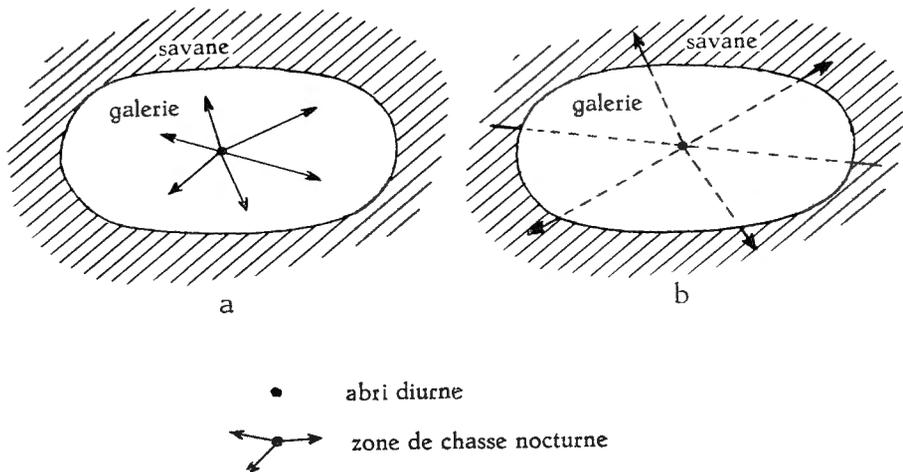


FIG. 5. — Représentation schématique des rapports entre le macro-biotope dont fait partie l'abri diurne et la zone d'activité réelle. a : concordance; b : non-concordance.

Dans les deux cas, l'abri est en galerie (macro-biotope); en a, la Chauve-souris chasse en galerie (zone d'activité); en b, elle chasse en savane (zone d'activité).

ximité de leur « gîte » diurne. La zone d'activité peut coïncider avec le macro-biotope dont fait partie l'abri diurne, chez les espèces très sédentaires (*Nycteris nana* : galerie forestière); chez d'autres (certains *Molossidae*), il peut s'agir de zones essentiellement différentes. Ces éléments sont illustrés dans le schéma (fig. 5).

D. — Spécificité de l'abri diurne.

L'analyse des éléments obtenus au Parc National de la Garamba nous a convaincu de la fixité très marquée de l'abri diurne d'une espèce déterminée; des conclusions peuvent être tirées puisque nous nous basons sur deux années de travaux ininterrompus. Pratiquement aucune espèce ne paraît être trouvée dans des micro-biotopes différents. Nous aurions pu nous attendre à noter des exigences écologiques moins précises au point de vue de l'abri diurne ou du moins des différences peu marquées entre les espèces.

Notons à ce sujet que le type d'abri diurne est complètement indépendant de la position systématique des Cheiroptères : les classifications systématiques et celles qui sont basées sur le type d'abri ne concordent nullement. La famille des *Nycteridae*, assez spécialisée, comprend au Parc National de la Garamba six espèces très proches au point de vue morphologique. Une d'entre elles (*Nycteris hispida*) est strictement non « cavernicole », contrairement aux cinq autres, dont deux s'abritent dans des cavités hypogées (*Nycteris luteola* et *Nycteris thebaica*) et trois dans des milieux endoxyles (*Nycteris nana*, *Nycteris arge* et *Nycteris grandis*). Remarquons, d'autre part, que les classifications basées sur l'éthologie sont plus généralement fonction des caractéristiques morphologiques de l'espèce et donc des classifications systématiques avec lesquelles elles concordent parfaitement.

Nos conclusions sur la spécificité de l'abri diurne d'une espèce doivent être limitées provisoirement aux individus provenant d'une région géographique limitée. D'après les éléments assez épars des auteurs, il semble toutefois que la généralisation soit possible dans la majorité des cas. Les facteurs anthropiques paraissent cependant en mesure de perturber très sérieusement cette fixité, par adaptation secondaire à de nouveaux abris, même dans une zone géographique restreinte (*Taphozous mauritanus* et *Tadarida condylura*).

E. — Indépendance de l'abri diurne par rapport au biotope environnant.

La présence d'une espèce dans un type d'abri déterminé nous a paru généralement assez indépendante du biotope dont fait partie cet abri. Toujours en nous limitant à la zone de repos, les caractéristiques du « micro-biotope » ont paru avoir beaucoup plus d'importance que celles du « macro-biotope ». Un Cheiroptère comme *Nycteris luteola*, semblant caractéristique des cavités souterraines dans le sol argileux, s'observe aussi régulièrement en galerie dense qu'en savane dénudée. Le rôle prépondérant de l'abri diurne nous montre donc que la classification des Cheiroptères africains en « espèces de forêt » et « espèces de savane », envisagée par plusieurs auteurs, doit être suivie avec la plus grande prudence, non seulement en raison de notre ignorance du véritable milieu « actif » nocturne de la Chauve-souris mais également par suite de cette relative indépendance de l'abri diurne envers le biotope dont il fait partie.

Remarquons toutefois que la nature même de certains abris ne permet leur existence que dans un macro-biotope déterminé : un tronc creux de grandes dimensions est généralement présent exclusivement dans une galerie forestière. L'espèce semble alors liée à l'existence d'un biotope déterminé.

La détermination de l'élément essentiel présente d'ailleurs parfois des difficultés sérieuses : dans le cas d'un *Nycticeius schlieffeni* dont l'abri diurne est constitué par une branche creuse, en savane arborée, sur un

affleurement rocheux, quel est le facteur à considérer comme le plus important en l'absence d'éléments sur le biotope nocturne ?

La connaissance exacte de l'abri présente, en tout état de cause, un intérêt primordial. Le milieu dont fait partie l'abri du spécimen récolté apparaît seul dans la classification utilisée par la Mission d'Exploration, à la suite de la localisation géographique (II/gd/4) :

Coordonnées locales : II/gd;

Biotope : 4 (savane herbeuse).

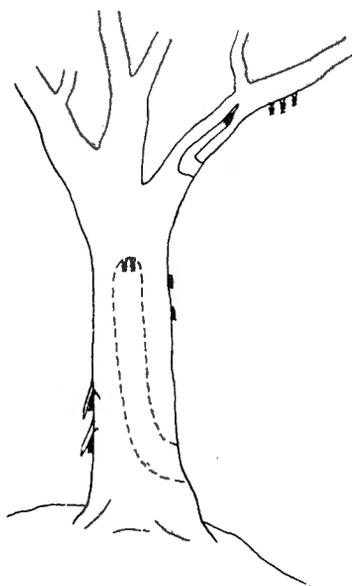


FIG. 6. — Possibilités théoriques d'abris diurnes des Cheiroptères dans un arbre isolé.

Il est donc indispensable d'ajouter à ces indications des données complémentaires (par exemple : extrémité d'une fissure de *Vitex Doniana*, à 4 m du sol).

Remarquons ici que, du simple point de vue des Cheiroptères, un arbre isolé peut, en théorie, permettre l'existence de 5 ou même 6 types d'abris différents, donc au moins 5 ou 6 types de Cheiroptères (fig. 6).

F. — Milieu diurne et milieu nocturne.

Nous avons déjà insisté plus haut sur les lacunes dues à l'absence d'éléments au sujet du biotope « dynamique » des Cheiroptères, la zone de vol et d'activité nocturne. Dans des cas très rares, il est possible de suivre les déplacements crépusculaires de certains individus, en particulier chez les espèces presque sédentaires, qui réintègrent plusieurs fois par nuit leur abri.

Les individus tirés en plein vol nous fournissent parfois aussi des éléments, mais ce sont les caractéristiques écologiques des Insectes intervenant dans le régime alimentaire des Cheiroptères qui peuvent apporter les indications les plus précieuses sur le milieu de chasse. De nombreux contenus stomacaux sont actuellement à l'étude.

Il convient toutefois de ne pas réduire dans de trop grandes proportions le rôle de l'abri : ce dernier constitue en fait non seulement le terrain de repos mais — comme nous le verrons dans le chapitre consacré à l'éthologie — remplit plusieurs autres rôles; c'est dans celui-ci que s'effectuent en particulier la plupart des activités reproductrices, y compris sans doute la copulation. R. VERHEYEN (1951) considère comme habitat normal d'une espèce la zone où l'on rencontre les femelles pendant les mises-bas, du moins chez les grands Ongulés.

Si l'on admet comme véritable habitat d'une espèce le milieu de reproduction, l'abri diurne prend une importance singulièrement accrue dans l'écologie des Cheiroptères.

L'existence de deux milieux essentiellement différents chez les Mammifères temporairement « cavernicoles » (la plupart des Cheiroptères, Rongeurs et Insectivores), correspondant à des moments différents de l'actogramme et à des activités précises et bien déterminées, n'a pas été suffisamment mise en opposition à la présence d'un seul biotope chez certains autres Mammifères, où une modification brusque et périodique des conditions écologiques n'est pas de règle (Ongulés, beaucoup de Carnivores).

G. — Création, évolution et disparition des abris.

La genèse des abris de Cheiroptères pose des problèmes intéressants. La formation des cavités endoxyles ou endogées peut être due aussi bien à des facteurs biotiques zoologiques (terriers d'Oryctérope, gîtes des *Suidae* dans les terrains salins) ou botaniques (auto-destruction des arbres avec formation de cavités, bourgeons terminaux de bananiers) qu'à des facteurs abiotiques (écoulement des eaux, dissolution du calcaire, feux de brousse).

L'évolution des abris diurnes des Cheiroptères de la réserve naturelle peut s'effectuer de plusieurs façons différentes :

— évolution rapide : milieu externe de *Nycteris hispida*, se modifiant presque journellement, avec la végétation;

— évolution cyclique régulière : fissures rocheuses envahies régulièrement par les eaux, à la saison des pluies (Nagero) : *Tadarida ansorgei*;

— évolution cyclique irrégulière : agrandissement et destruction des cavités endoxyles par les feux de brousse : *Tadarida midas*;

— évolution nulle : certaines cavités souterraines : *Hipposideros abae*, *Hipposideros caffer*.

Certains abris semblent permanents (cavités souterraines habitées parfois pendant des dizaines d'années) tandis que l'évolution d'autres est rapide. Certaines cavités souterraines ne paraissent cependant guère être occupées de façon permanente par les Cheiroptères (Biadimbi, Tungu, massifs granitiques de la route Aba-Yei). Il semble y avoir des périodes d'arrêt dans l'accumulation des excréments qui tendent à remplir la cavité toute entière; ces périodes sont mises à profit pour la destruction du guano par différents processus examinés par ailleurs.

II. — CLASSIFICATION ÉCOLOGIQUE DES CHEIROPTÈRES.

Les Cheiroptères seront examinés ici en fonction du type de leur abri diurne : nous savons les lacunes d'une classification basée exclusivement sur cet élément.

Les subdivisions pourraient s'établir suivant de nombreux critères différents, dont nous avons retenu les deux suivants :

- l'isolement plus ou moins marqué de l'abri par rapport au milieu externe;
- la nature biotique ou abiotique du substrat de la paroi de la cavité ou du point de suspension.

A. — Cheiroptères internes et externes.

Nous appelons Cheiroptère « interne » celui dont l'abri diurne n'est pas en contact direct avec l'extérieur tandis qu'une espèce « externe » ne suppose aucun isolement quelconque par rapport au milieu externe.

L'absence d'un contact direct avec l'extérieur nécessite l'existence d'une cavité déterminée et bien isolée topographiquement, avec obligatoirement une ou, moins souvent, plusieurs issues qui constituent des points de passages obligés pour la Chauve-souris; une disparition presque complète de la lumière est également de rigueur et l'obscurité est presque totale aux extrémités des cavités (fig. 7). Remarquons dès maintenant qu'un isolement thermique et hygrométrique n'est pas exigé; nous verrons d'ailleurs que ce dernier n'est que très rarement réalisé complètement.

Il s'agit donc principalement des micro-biotopes endoxyles (trous d'arbres, fissures) et endogés (terriers, grottes, souterrains). Les Cheiroptères vivant temporairement dans ces divers abris peuvent être considérés comme partiellement « cavernicoles », au sens le plus large du terme. Par extension, nous parlons de « milieu ou abri interne ou externe ».

La classification des Cheiroptères du Parc National de la Garamba en espèces internes et externes est rigoureuse et ne souffre guère d'exceptions.

Certains types d'abris paraissent former une transition entre les milieux internes et externes; la classification des espèces qui y vivent est malaisée :

Hipposideros beatus maximus, *Rhinolophidae* de petite taille, est trouvé presque exclusivement en dessous des pseudo-cavités formées par les racines libres de certains buissons et essences rivulaires, où l'obscurité paraît déjà assez accentuée; l'absence d'un orifice bien déterminé --- point de passage obligé --- nous interdit de considérer cette espèce comme interne. *Epomophorus anurus*, Roussette de grande taille, est parfois découvert dans un milieu similaire.

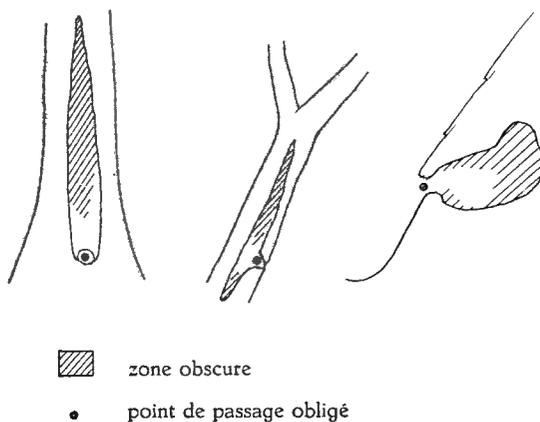


FIG. 7. — Représentation schématique des types principaux d'abris des Cheiroptères internes, montrant la zone obscure et le point de passage obligé.

Nous avons dit plus haut quelques mots au sujet de l'importance assez limitée de l'isolement thermique et hygrométrique dans les cavités habitées par les Cheiroptères, au Parc National de la Garamba. Les gîtes diurnes des espèces dites « forestières » le montrent avec beaucoup de clarté. Les cavités d'arbres creux, en galerie forestière, constituent de simples abris où les conditions micro-climatiques sont très similaires à celles de la strate inférieure de la forêt; l'isolement est plus marqué en savane, où les différences sont plus accentuées entre le milieu externe et interne et où le gîte diurne, en plus d'un simple abri, constitue un véritable îlot micro-climatique, du moins dans certains cas. Nous verrons que la recherche de la sécurité joue un rôle beaucoup plus important; les Cheiroptères semblent exiger avant tout un isolement par rapport aux facteurs biotiques nuisibles.

Les Cheiroptères manifestent-ils des adaptations au milieu « souterrain » ? Les caractères morphologiques des yeux doivent être envisagés avec prudence, puisque ces organes sont aussi réduits chez des espèces externes typiques (*Nycteris hispida*) que chez des espèces internes, très proches au point de vue systématique (*Nycteris nana*, *Nycteris arge*, etc.).

On constate cependant, dans l'ensemble, une réduction moins marquée de la taille des yeux chez beaucoup d'espèces externes (*Lavia frons*).

Espèces externes :

<i>Epomops franqueti</i> .	<i>Taphozous sudani</i> (partim).
<i>Epomophorus anurus</i> .	<i>Taphozous nudiventris</i> .
<i>Micropteropus pusillus</i> .	<i>Nycteris hispida</i> .
<i>Myonycteris wroughtoni</i> .	<i>Lavia frons</i> .
<i>Taphozous mauritianus</i> .	<i>Hipposideros beatus maximus</i> .

Espèces internes :

<i>Taphozous sudani</i> (partim).	<i>Tadarida pumila</i> .
<i>Nycteris arge</i> .	<i>Tadarida limbata</i> .
<i>Nycteris nana</i> .	<i>Tadarida midas</i> .
<i>Nycteris grandis</i> .	<i>Tadarida faradjtus</i> .
<i>Nycteris thebaica</i> .	<i>Tadarida condylura</i> .
<i>Nycteris luteola</i> .	<i>Tadarida trevori</i> .
<i>Rhinolophus abae</i> .	<i>Otomops martiensseni</i> .
<i>Rhinolophus landeri</i> .	<i>Eptesicus minutus</i> .
<i>Rhinolophus alcyone</i> .	<i>Eptesicus garambae</i> .
<i>Hipposideros cyclops</i> .	<i>Eptesicus rendalli</i> .
<i>Hipposideros abae</i> .	<i>Pipistrellus nanus</i> .
<i>Hipposideros caffer centralis</i> .	<i>Pipistrellus culex</i> (?).
<i>Hipposideros nanus</i> .	<i>Nycticeius schlieffeni</i> .
<i>Tadarida ansorgei</i> .	<i>Scotophilus nigrita</i> .

Le tableau (fig. 8) montre clairement que la majorité des Cheiroptères du Parc National de la Garamba peuvent être considérés comme internes.

B. — Cheiroptères phytophiles et lithophiles.

La nature du substrat du support — pour les espèces de contact — ou du point de suspension — pour les espèces libres — permet aussi de subdiviser écologiquement les Cheiroptères :

— contact plus ou moins prononcé avec un substrat végétal (tronc, branche, bourgeons) : espèces « phytophiles » ;

— contact plus ou moins prononcé avec un substrat minéral (roche, sol d'un souterrain ou d'un terrier) : espèces « lithophiles ».

Par extension, nous parlerons aussi d'abri phytophile et lithophile.

L'emploi des termes « biophile » et « abiophile » pourrait également être envisagé.

La classification des Cheiroptères, selon le critère que nous venons d'examiner, paraît un peu moins rigoureuse que celle qui est basée sur l'isolement du milieu extérieur (internes et externes); on observe de plus des transitions nettes et fréquentes entre espèces phytophiles, lithophiles et également

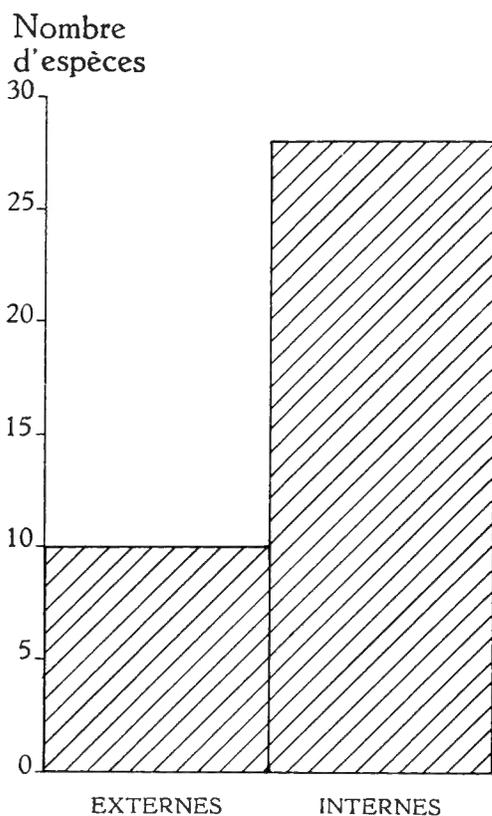


FIG. 8. — Schéma comparatif du nombre d'espèces externes et internes, au Parc National de la Garamba.

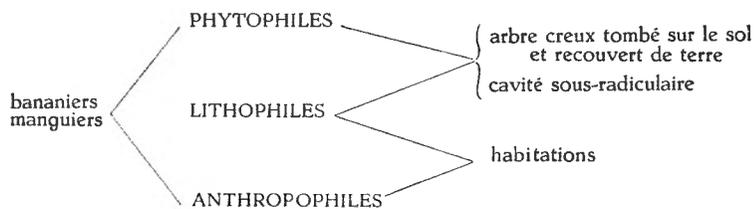


FIG. 9. — Transitions écologiques entre Cheiroptères phytophiles, lithophiles et anthropophiles.

anthropophiles (fig. 9). Dans la plupart des cas, les Cheiroptères adaptés secondairement au milieu humain paraissent des espèces lithophiles; ils feront l'objet d'un chapitre spécial.

Espèces phytophiles :

<i>Epomops franqueti.</i>	<i>Tadarida pumila.</i>
<i>Epomophorus anurus.</i>	<i>Tadarida limbata.</i>
<i>Micropteropus pusillus.</i>	<i>Tadarida condylura.</i>
<i>Myonycteris wrightsoni.</i>	<i>Tadarida midas.</i>
<i>Nycteris arge.</i>	<i>Tadarida faradjius.</i>
<i>Nycteris nana.</i>	<i>Tadarida trevori.</i>
<i>Nycteris grandis.</i>	<i>Otomops martiensseni.</i>
<i>Nycteris hispidus.</i>	<i>Eptesicus minutus.</i>
<i>Lavia frons.</i>	<i>Eptesicus garambae.</i>
<i>Rhinolophus alcyone.</i>	<i>Pipistrellus nanus.</i>
<i>Hipposideros cyclops.</i>	<i>Nycticeius schlieffeni.</i>
<i>Hipposideros beatus maximus.</i>	<i>Scotophilus nigrita.</i>

Espèces lithophiles :

<i>Taphozous sudani.</i>	<i>Hipposideros abae.</i>
<i>Nycteris thebaica.</i>	<i>Hipposideros nanus.</i>
<i>Nycteris luteola.</i>	<i>Tadarida ansorgei.</i>
<i>Rhinolophus abae.</i>	<i>Tadarida major.</i>
<i>Rhinolophus landeri.</i>	

Espèces anthropophiles ou semi-anthropophiles :

<i>Taphozous mauritanus.</i>	<i>Eptesicus rendalli.</i>
<i>Taphozous nudiventris.</i>	<i>Pipistrellus culex</i> (?)
<i>Tadarida condylura.</i>	

Epomophorus anurus, *Hipposideros caffer centralis* et *Pipistrellus nanus* peuvent aussi être considérées comme partiellement anthropophiles.

Le tableau (fig. 10) nous montre que les Chauves-souris du Parc National de la Garamba sont réparties en nombre à peu près égal en espèces lithophiles et phytophiles.

C. — Classifications écologiques et éthologiques.

La subdivision des Cheiroptères d'après des caractères éthologiques — mode de suspension — peut être utilisée conjointement avec les classifications basées sur des éléments purement écologiques. Nous verrons plus loin que, dans l'abri diurne, certaines espèces se trouvent en contact intime avec la paroi, soit ventralement, soit même dorso-ventralement, tandis que d'autres se suspendent librement par les pattes postérieures, le corps restant isolé.

Cette subdivision peut être combinée avec celle qui est basée sur l'isolement de l'extérieur : nous obtenons ainsi une classification étho-écologique des Cheiroptères, très précise et rigoureuse; elle sera utilisée dans le reste du travail.

« Externes libres » : absence d'un abri diurne interne isolé topographiquement — individus suspendus librement par les pattes postérieures; buissons, couronne des arbres.

« Externes de contact » — absence d'un abri diurne interne isolé topographiquement — individus en contact direct avec la paroi; tronc d'arbre ou rocher.

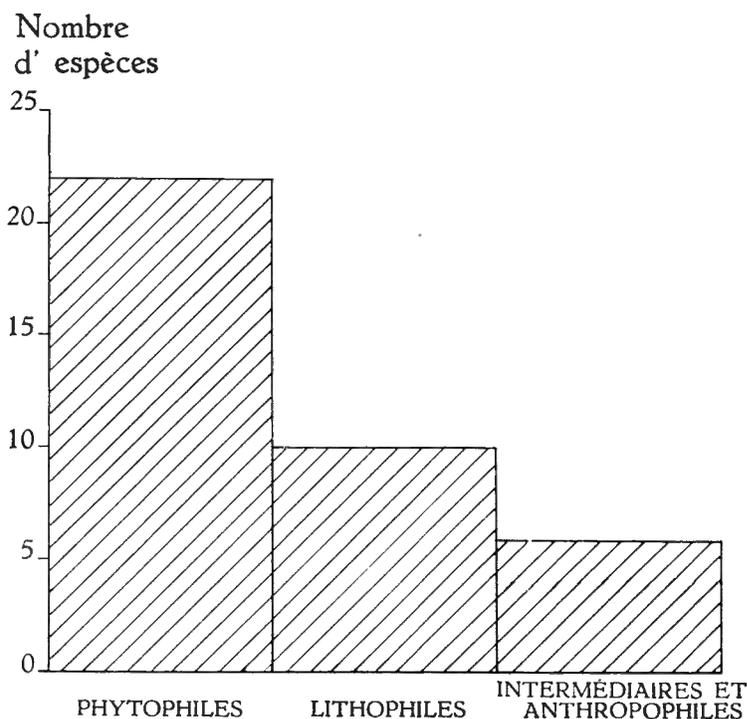


FIG. 10. — Schéma comparatif du nombre d'espèces phytophiles et lithophiles au Parc National de la Garamba.

« Internes libres » : abri diurne interne bien isolé topographiquement — individus suspendus librement par les pattes postérieures; généralement creux d'arbre de grandes dimensions ou grotte (au sens large du terme).

« Internes de contact » : abri diurne interne bien isolé topographiquement — individus en contact direct avec la paroi; cavité étroite ou fissure d'arbre ou de rocher.

La subdivision en espèces phytophiles et lithophiles peut être utilisée conjointement : le tableau (fig. 11) représente schématiquement les diffé-

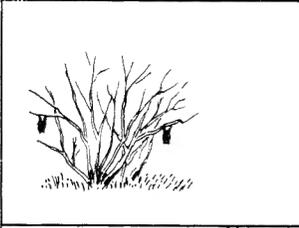
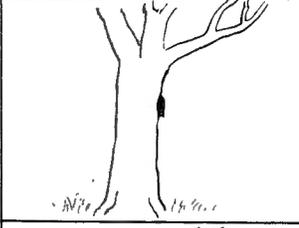
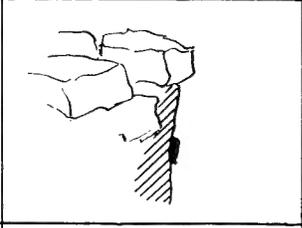
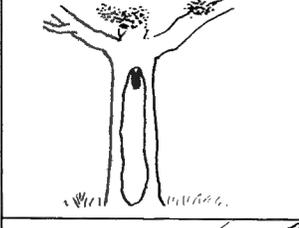
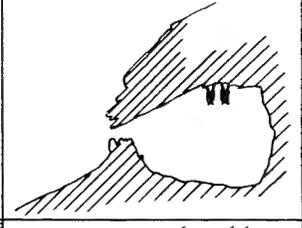
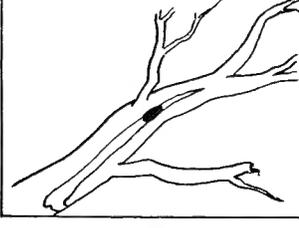
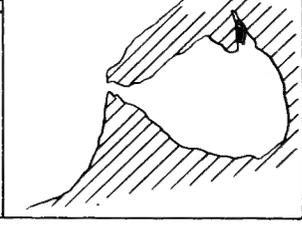
	PHYTOPHILE	LITHOPHILE
1. Externe libre		
2. Externe de contact		
3. Interne libre		
4. Interne de contact		

FIG. 11. — Représentation schématique des abris diurnes des Cheiroptères, en fonction des caractères écologiques et éthologiques.

rentes possibilités en fonction de l'abri et du mode d'accrochage des Cheiroptères, tandis que la classification étho-écologique générale apparaît au tableau (fig. 12).

Cette classification, qui envisage également les espèces anthropophiles, est rigoureuse; elle tient compte des exigences morphologiques de l'espèce, se manifestant dans son éthologie, et des caractéristiques du biotope diurne.

On remarque (fig. 13) le nombre très inégal d'espèces dans les divers groupes.

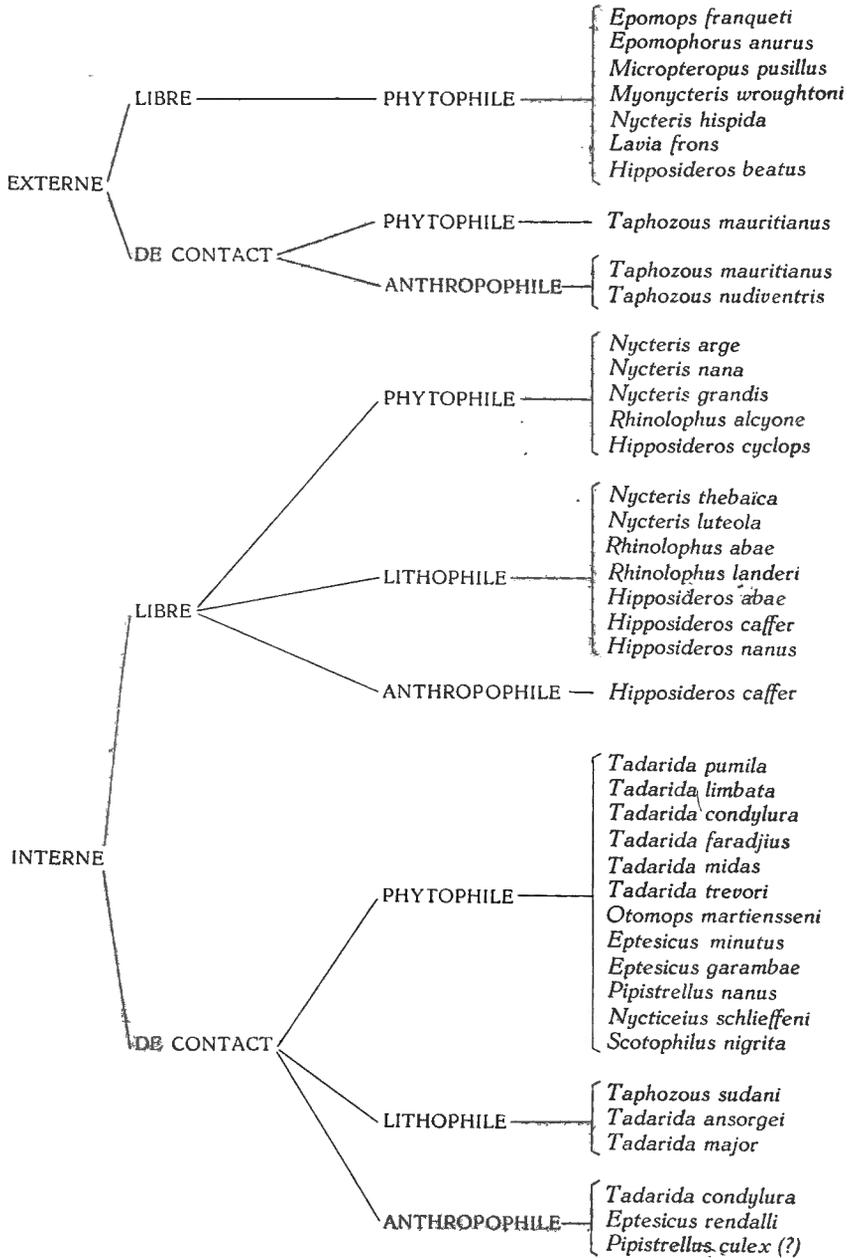


FIG. 12. — Classification des Cheiroptères du Parc National de la Garamba, en fonction des caractères écologiques et éthologiques.

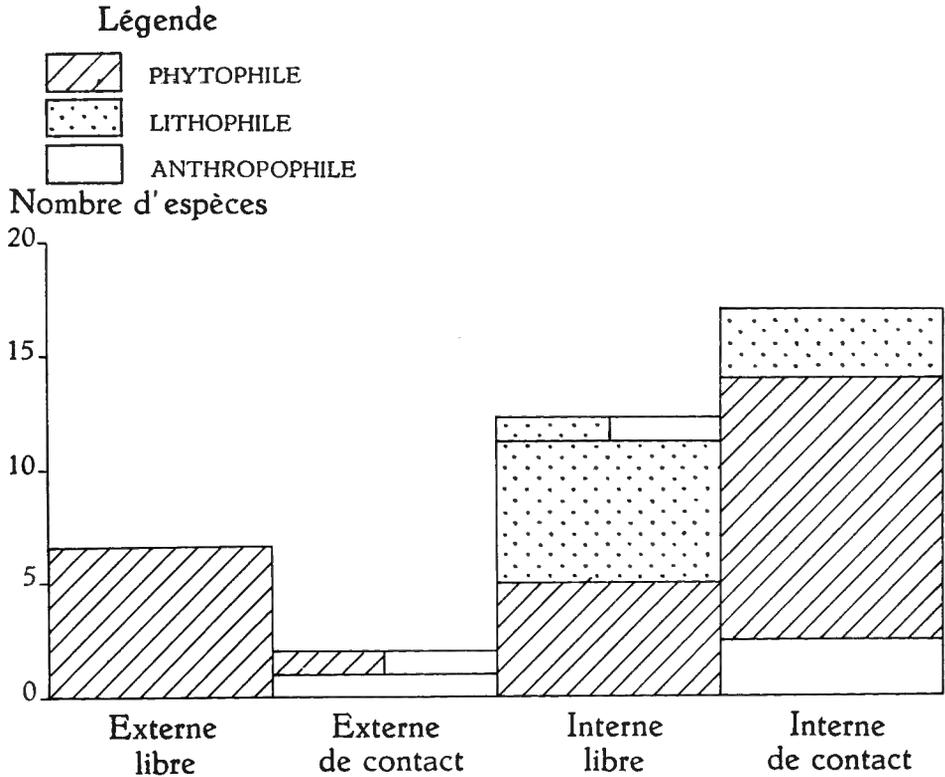


FIG. 13. — Schéma comparatif du nombre d'espèces, classées d'après les caractères écologiques et éthologiques.

D. — Dimensions de l'abri. — Déplacements.

Les classifications envisagées ci-dessus permettent de tirer les conclusions suivantes :

1. Les abris des espèces internes de contact sont nécessairement de dimensions restreintes tandis que les Cheiroptères libres ont un gîte diurne plus vaste.

2. L'abri interne, bien isolé topographiquement, est généralement localisé et habité de façon plus ou moins permanente tandis que le gîte externe, mal localisé, est souvent trouvé dans de nombreuses zones et donc fréquenté de façon très temporaire. Les Cheiroptères externes sont donc moins sédentaires que les espèces internes, contraintes de réintégrer chaque jour un abri bien précis. Le tableau (fig. 14) illustre ces observations.

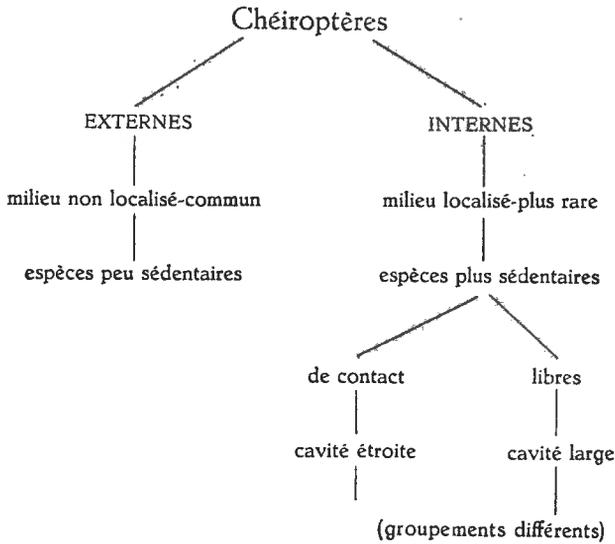


FIG. 14. — Caractères écologiques des Cheiroptères et conséquences.

E. — Espèces forestières et de savane.

Nous avons vu plus haut les raisons qui s'opposent à une classification de base, en Cheiroptères de forêt et de savane. Nous avons observé d'autre part que la présence de certains types d'abris est liée directement à l'existence d'un « biotope » botanique déterminé. La classification ci-après n'a donc d'autre prétention que de permettre la comparaison avec les éléments communiqués par les auteurs H. LANG et J. CHAPIN, 1917, V. AELLEN, 1952, D. ROSEVAER, 1953; elle est établie de façon très empirique en fonction du « macro-biotope » diurne.

Espèces forestières :

Epomops franqueti.

Nycteris arge.

Nycteris nana.

Nycteris grandis.

Rhinolophus landeri.

Hipposideros cyclops.

Hipposideros abae.

Hipposideros caffer centralis.

Hipposideros beatus maximus.

Tadarida pumila (?).

Espèces de savane :

Micropteropus pusillus.

Myonycteris wroughtoni.

Taphozous sudani.

Taphozous nudiventris.

Nycteris thebaica.

Rhinolophus abae.

Hipposideros nanus.

Tadarida ansorgei.

Tadarida major.

Tadarida midas.

Tadarida condylura.

Tadarida faradjius.

Tadarida trevori.

Otomops martiensseni.

Eptesicus garambae.

Nycticeius schlieffeni.

La classification des espèces suivantes n'est guère réalisable (éléments insuffisants, aucune spécificité, facteurs anthropiques) :

Epomophorus anurus.

Taphozous mauritanus.

Nycteris luteola.

Lavia frons.

Eptesicus minutus.

La forêt semble, à première vue, un « milieu » plus favorable aux Cheiroptères tandis que l'alternance de savanes et de galeries permet l'existence



Photo J. VERSCHUREN.

FIG. 15. — PFN. K. 18/d/8. Orifice d'une cavité dans un arbre creux de galerie forestière.

des abris diurnes les plus variés. C'est la raison pour laquelle on a trouvé dans la réserve naturelle une espèce apparemment typique de la grande forêt (*Nycteris grandis*) à côté d'une Chauve-souris paraissant caractéristique des régions désertiques (*Taphozous nudiventris*).

III. — LES ABRIS DES CHEIROPTÈRES DU PARC NATIONAL DE LA GARAMBA.

Les classifications examinées plus haut sont illustrées par l'examen systématique des principaux types d'abris diurnes des Cheiroptères de la réserve naturelle, sans entrer dans des descriptions détaillées qui peuvent être trouvées dans la seconde partie de ce travail.

A. — **Cheiroptères phytophiles.****1. Internes.**

a) ARBRES CREUX DE GALERIES.

Le tronc de certaines grandes essences de galeries forestières est souvent creux; la cavité ne se prolonge habituellement pas dans les branches; sa

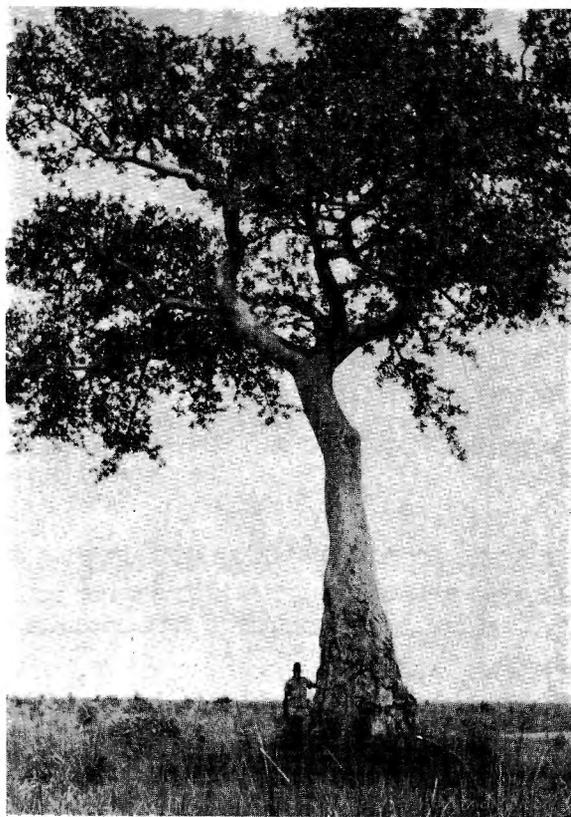


Photo H. DE SAEGER.

FIG. 16. — II/hd/4. *Vitex Doniana*,
essence typique de savane, dont les creux fissurés sont habités
par des *Molossidae* phytophiles.

hauteur peut dépasser parfois 20 à 30 m et son diamètre atteindre près d'un mètre. L'issue inférieure est généralement de grandes dimensions, tandis que les orifices supérieurs font défaut ou sont très réduits. Les parois internes, très rugueuses, sont parsemées de nombreuses anfractuosités. La formation d'une grande cavité intérieure semblerait physiologique chez beaucoup d'espèces et pourrait être attribuée dans de nombreux cas à la sénescence.

Ces arbres creux de galerie sont habités exclusivement par des Cheiroptères libres.

Espèces typiques :

<i>Nycteris arge.</i>	<i>Rhinolophus alcyone.</i>
<i>Nycteris nana.</i>	<i>Hipposideros cyclops.</i>
<i>Nycteris grandis.</i>	

b) CAVITÉS FISSURÉES DES ARBRES DE SAVANE.

Ce type d'abri est essentiellement différent du précédent : il s'agit de longues fissures étroites dans les branches, mais beaucoup plus rarement dans le tronc, des essences de savane, surtout *Vitex Doniana*. La largeur des fissures ne dépasse habituellement pas 6 à 7 cm et le diamètre des issues est à peine suffisant pour permettre le passage des Chauves-souris. Ce type d'abri est fréquenté exclusivement par les Cheiroptères de contact; le vol est évidemment exclu à l'intérieur de la cavité, contrairement au milieu précédent; les animaux se meuvent en grimpant contre les parois.

Espèces typiques :

<i>Tadarida limbata.</i>	<i>Otomops martiensseni.</i>
<i>Tadarida midas.</i>	<i>Eptesicus minutus.</i>
<i>Tadarida condylura</i> (partim).	<i>Nycticeius schlieffeni.</i>
<i>Tadarida faradjius.</i>	<i>Scotophilus nigrita.</i>
<i>Tadarida trevori.</i>	

c) CAVITÉS SOUS LES ÉCORCES DES ESSENCES DE SAVANE.

Les abris de ce type sont fréquemment détruits par les grands Mammifères, surtout les Éléphants, qui viennent se frotter contre les troncs.

Espèce typique :

Eptesicus garambae.

d) MERISTÈMES TERMINAUX DES BANANIERS, *MUSA* SP.

Un micro-biotope, bien déterminé, se forme à l'extrémité supérieure des bananiers.

Espèce typique :

Pipistrellus nanus.

2. Externes.

a) BUISSONS.

Les buissons épais des formations rivulaires (entre autres *Canthium* sp.) des galeries forestières — dégradées ou non — formant un dense couvert, sont utilisés comme abri diurne (fig. 17) par de nombreux petits Cheiroptères, de même que les îlots de *Phoenix reclinata* et, selon d'autres auteurs, les massifs de papyrus; la végétation des ravins terminaux des têtes de source constitue un milieu assez similaire (fig. 18). Ces biotopes sont examinés en détails par ailleurs (*Nycteris hispida*).



Photo J. VERSCHUBEN.

FIG. 17. — II/ge/9. Buissons rivulaires de *Canthium* sp.

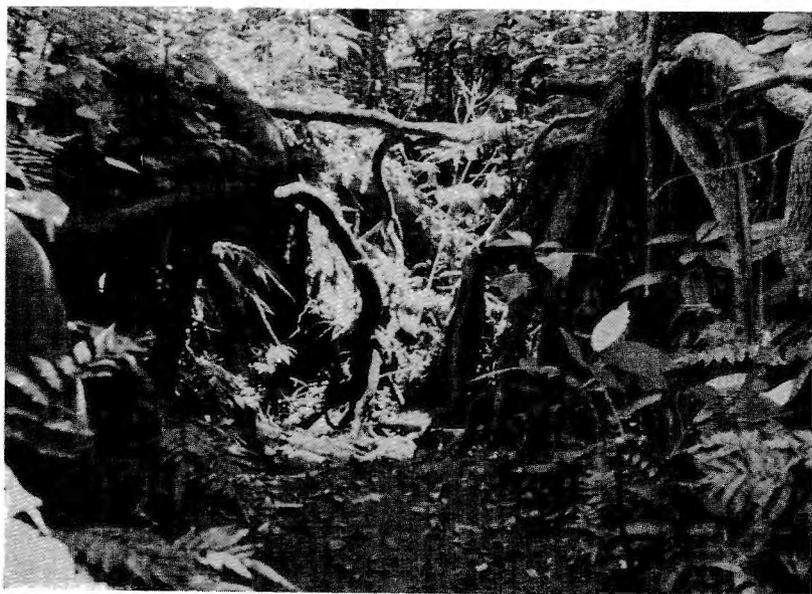


Photo H. DE SAEGER.

FIG. 18. — PP. K. 72. Ravin d'érosion en tête de source de rivière, avec enchevêtrement de racines dénudées.

Espèces typiques :

Epomophorus anurus (partim).*Nycteris hispida*.*Hyposideros beatus maximus*.

Lorsqu'il s'agit de buissons dans des galeries très denses, on peut trouver aussi *Epomops franqueti*.

b) BUISSONS DE SAVANE.

Les nombreux petits buissons, qui dominent les graminées et forment un élément important du paysage botanique de la savane de la réserve naturelle, n'offrent guère d'abris aux Cheiroptères, sauf à deux petites Roussettes.

Espèces typiques :

Micropteropus pusillus.*Myonycteris wroughtoni*.

c) STRATE MOYENNE ET SUPÉRIEURE DES ESSENCES DE GALERIES PLUS OU MOINS DÉGRADÉES.

Nous assimilons à ce biotope les manguiers et d'autres arbres introduits par l'Homme.

Espèces typiques :

Epomophorus anurus (partim).*Lavia frons*.

La strate supérieure des essences des galeries denses n'a pu être examinée tandis que la couronne des arbres de savane est généralement désertée par les Chauves-souris.

d) TRONCS DES ESSENCES DE GALERIES (fig. 19).

Contrairement aux trois milieux précédents fréquentés par des Cheiroptères libres qui se suspendent aux anfractuosités ou aux extrémités des petites branches, les troncs sont habités par une espèce de contact qui se déplace en grim pant le long de ceux-ci.

Espèce typique :

Taphozous mauritanus (partim).

B. — Cheiroptères lithophiles.

1. Internes.

a) GROTTES.

Une grotte, au sens précis du terme, s'observe principalement dans le calcaire où elle peut atteindre des dimensions considérables; ce type d'abri manque au Parc National de la Garamba. On le retrouve à Thysville, au mont Hoyo, etc. Une espèce typique paraît *Miniopterus inflatus*; les *Roussettus* sp. y semblent également communes.

b) CAVITES SOUTERRAINES GRANITIQUES (fig. 20).

Les blocs granitiques, très abondants dans la plupart des affleurements rocheux de la réserve naturelle, laissent parfois subsister entre eux des espaces assez vastes et pouvant atteindre des dimensions importantes. Il se forme ainsi un milieu semi-cavernicole, à orifice principal bien localisé; de nombreuses fissures étroites permettent une certaine aération et empêchent la formation d'un vrai micro-climat.



Photo-H. DE SAEGER.

FIG. 19. — II/fd/16. Tronc d'*Irvingia Smithii* en galerie forestière.

Espèces typiques :

*Taphozous sudani.**Nycteris thebaica.**Rhinolophus landeri* (partim).*Rhinolophus abae.**Hipposideros abae* (partim)*Hipposideros caffer centralis* (partim).*Hipposideros nanus.*

Toutes ces espèces, sauf la première, se suspendent librement; le vol est généralement possible à l'intérieur de ces abris.



Photo H. DE SAEGER.

FIG. 20. — Ndelele. Accumulation de blocs rocheux granitiques provoquant la présence de cavités souterraines.



Photo J. VERSCHUREN.

FIG. 21. — PP. K. 72/d/8. Orifice d'un canal naturel d'écoulement des eaux.

c) CAVITES SOUTERRAINES NON GRANITIQUES.

1. Mode de formation abiotique : leur origine est très variable : canal d'écoulement naturel des eaux dans le kaolin (fig. 21), cavités sous la dalle latéritique; les issues sont généralement petites et il n'y a guère de fissures secondaires mettant en communication avec l'extérieur. Les dimensions peuvent être considérables et conviennent donc aux Cheiroptères libres.

Espèces typiques :

Nycteris luteola (partim).*Rhinolophus landeri* (partim).*Hipposideros abae* (partim).*Hipposideros caffer centralis* (partim).*Hipposideros nanus* (partim).

2. Mode de formation biotique : terriers d'Oryctérope ou éventuellement d'autres Mammifères, encore habités ou non par l'hôte, cavités creusées dans le sol par certains Ongulés (fig. 22) : ces abris peuvent atteindre de grandes dimensions.

Malgré leur origine différente, ces deux types de cavité présentent des caractéristiques similaires et sont donc fréquentés par les mêmes espèces.

d) FISSURES ROCHEUSES.

Cavités très étroites formées entre des blocs rocheux, habituellement granitiques; d'autres fissures sont dues au morcellement pelliculaire de la roche exposée au soleil, souvent le long des parois verticales. Ces abris sont habités exclusivement par des espèces de contact :

Taphozous sudani (partim).*Tadarida ansorgei*.*Tadarida major*.

La classification de certains abris présente des difficultés sérieuses (arbres creux tombés sur le sol, cavités rivulaires et inter-radiculaires, etc.); ils sont habités par *Epomophorus anurus* et *Hipposideros beatus maximus*.

C. — Cheiroptères anthropophiles (fig. 24).

1. Murs extérieurs des constructions européennes :

Taphozous mauritanus (partim).*Taphozous nudiventris*.

2. Fissures dans le toit d'habitations européennes :

Tadarida condylura.

3. « Greniers » et « combles » des maisons; également huttes abandonnées :

Hipposideros caffer centralis (partim).*Tadarida condylura* (partim).

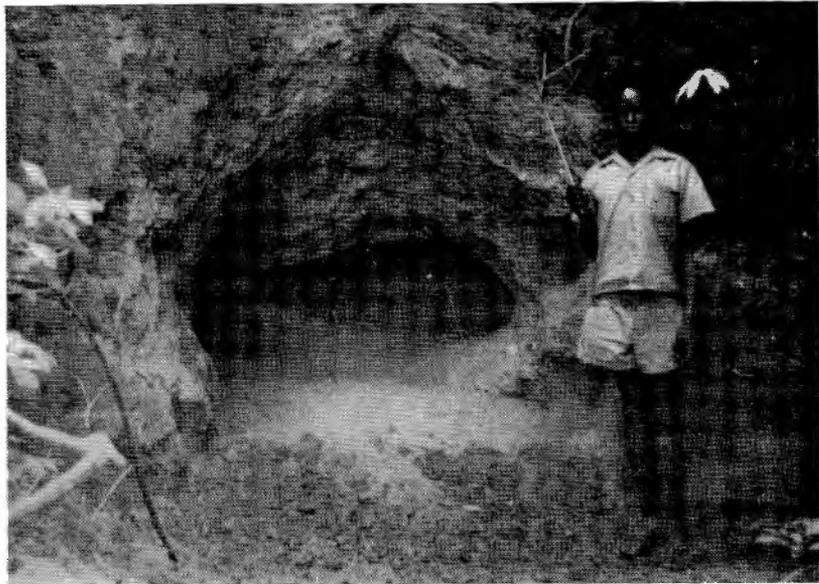


Photo J. VERSCHUREN.

FIG. 22. — Keroma/9. Cavité souterraine creusée dans le kaolin par les Potamochères (*Potamochoerus* sp.).



Photo H. DE SAEGER.

FIG. 23. — Mpaza. Fissure rocheuse étroite dans un affleurement granitique.



Photo J. P. HARROY.

FIG. 24. — Gangala na Bodio. Gîte d'installation européen.
A droite : Manguier (*Mangifera indica*).

4. Chaumes des huttes indigènes et des gîtes temporaires :

Eptesicus rendalli.

5. Caves des habitations européennes :

Hipposideros caffer centralis (partim).

On peut noter encore les cavités souterraines artificielles, les mines abandonnées, les carrières, etc; ces milieux ne sont pas représentés dans la région du Parc National de la Garamba.

Les plantations de manguiers et de bananiers (espèces typiques : *Epomophorus anurus* et *Pipistrellus nanus*) trouveraient leur place ici.

IV. — LES FACTEURS ÉCOLOGIQUES.

Cette analyse des facteurs écologiques sera limitée à l'examen des éléments qui interviennent dans le choix de l'abri diurne.

A. — Facteurs climatiques.

1. Luminosité.

L'importance de ce facteur est capitale dans le choix de l'abri diurne de la plupart des Cheiroptères : nous avons vu que la réduction de la luminosité intervenait comme élément de base dans la classification écologique des Cheiroptères. Les espèces externes — minorité parmi les Cheiroptères — paraissent relativement indifférentes à ce point de vue; mais cette indifférence n'est cependant pas totale, puisque la plupart de ces Chauves-souris s'abritent dans des endroits à couvert assez dense, où la lumière est déjà fortement atténuée. Le rôle de la luminosité paraît toutefois presque négligeable chez les Mégacheiroptères, fréquemment exposés presque en plein soleil, chez *Lavia frons* et, dans certains des cas, chez *Taphozous mauritanus*.

Le rôle de l'obscurité est beaucoup plus important chez les Cheiroptères cavernicoles; nous verrons plus loin que ce facteur agit de façon beaucoup plus efficace que l'humidité, la température ou même que le substratum dans le choix des abris. L'absence de lumière est presque totale dans la plupart des abris internes, sauf près des orifices, zones habituellement évitées par les Cheiroptères. La lumière décroît très rapidement à l'intérieur des cavités dans les milieux endoxyles et endogés dès que le trajet des rayons est interrompu par un obstacle.

L'importance de la luminosité se manifeste encore dans l'actogramme des Cheiroptères, les heures de rentrée et de sortie de l'abri variant en fonction des modifications régulières des heures du coucher et du lever du soleil.

Remarquons d'autre part que — du moins dans la région explorée — les Cheiroptères paraissent manifester une indifférence totale aux lumières nocturnes d'origine anthropique.

L'importance de la luminosité comme facteur écologique de l'abri diurne présente des variations complètement indépendantes de la position systématique des espèces (*Nycteridae* et, en particulier, *Nycteris hispida*).

2. Humidité.

Les rapports entre la température et l'humidité sont très étroits et nos conclusions doivent faire appel au complexe constitué par ces deux facteurs.

Les recherches les plus récentes ont mis l'accent sur l'importance considérable de l'humidité ambiante sur les Cheiroptères. Elles ont montré que la survie d'individus capturés pendant l'hibernation et conservés en captivité est considérablement plus longue en atmosphère humide qu'en atmosphère sèche. On n'ignore d'ailleurs pas que l'humidité des grottes des régions

tempérées se maintient en permanence à près de 100 %. Il convient toutefois de faire remarquer que l'influence de l'humidité est surtout à envisager dans le cas d'animaux léthargiques; cet élément perd beaucoup de son importance, dans les régions à climat tempéré, pendant la saison chaude. Le rôle de ce facteur semble donc, à priori, secondaire dans les régions chaudes où les animaux ne sont jamais réellement léthargiques.

Les variations locales — in situ — du degré hygrométrique de l'air dans les grottes européennes paraissent d'autre part complètement insuffisantes pour expliquer les localisations bien déterminées des Cheiroptères dans ces abris, ainsi que nous l'ont montré des observations récentes.

Les mesures de l'humidité effectuées dans les abris diurnes des Cheiroptères n'ont de signification que comparées à celles du biotope environnant. Dans un sens plus général, les divers éléments intervenant dans le micro-climat (trou d'arbre, fissure) sont utilisables seulement après avoir été mis en parallèle avec ceux de l'éco-climat (galerie, savane); ces derniers sont à comparer avec les éléments constitutifs du macro-climat (conditions standard).

L'isolement hygrométrique par rapport au milieu environnant n'est guère réalisé complètement dans les abris diurnes des Cheiroptères.

a) Cheiroptères externes : isolement presque nul. — Pas de véritable micro-climat; l'humidité est celle de l'éco-climat.

b) Cheiroptères internes : L'isolement est presque nul dans les micro-cavernes des galeries forestières; l'humidité se maintient en permanence à un niveau élevé qui est celui de la strate inférieure de la forêt; le micro-climat — limité à sa composante hygrométrique — ne se différencie guère de l'éco-climat. En savane, l'isolement est plus marqué et le micro-climat présente des différences nettes avec l'éco-climat toujours limité à sa composante hygrométrique.

c) Cheiroptères internes : isolement total. — Celui-ci est réalisé presque exclusivement dans les grandes grottes et n'est donc guère observé au Parc National de la Garamba.

L'absence d'un isolement hygrométrique dans la plupart des abris diurnes des Cheiroptères nous permet donc d'exclure une humidité fixe et invariable à l'intérieur de ceux-ci; ses variations sont parallèles à celles du milieu extérieur, mais toutefois plus ou moins amorties, selon le degré de l'isolement.

Cet amortissement intervient principalement dans le sens d'un relèvement des minima.

Les variations locales d'humidité, à l'intérieur des cavités souterraines de l'orifice jusqu'aux extrémités, paraissent sans influence sur la localisation topographique des Cheiroptères à l'intérieur de leurs abris.

3. Température.

L'isolement des abris diurnes au point de vue thermique peut être comparé à celui que nous avons examiné pour l'humidité; presque nul dans les cavités forestières, il est plus marqué en savane et semble complètement réalisé dans les grandes grottes.

Les variations journalières de la température dans le micro-biotope sont parallèles à celles qui interviennent dans l'éco- et le macro-climat; mais leur amplitude est fortement diminuée, les minima étant relevés et les maxima abaissés.

Le problème de la régulation thermique des Cheiroptères tropicaux ne peut être envisagé ici. M. EISENTRAUT (1940) a fait récemment une étude critique de la question. Les espèces tropicales peuvent être considérées comme homéothermes et les températures ne tombent jamais assez bas pour que l'animal devienne, même temporairement, poikilotherme.

Certaines espèces peuvent résister à des températures extrêmement élevées : le *Molossidae Tadarida ansorgei* peut supporter jusqu'à 40° C dans son abri diurne rocheux. La résistance à l'exposition solaire directe est beaucoup moins prononcée.

4. Absence d'un isolement thermique et hygrométrique. — Mesures et preuves.

Nos conclusions sur l'absence d'un véritable isolement thermo-hygrométrique dans les abris diurnes sont basées sur une série de mesures prises systématiquement dans ceux-ci et comparées à celles du biotope environnant et du milieu standard.

Les éléments les plus valables ont été acquis grâce au psychromètre à ventilation, qui permet de déterminer la température et l'humidité; cette dernière est exprimée en humidité relative calculée d'après les tables et abaques (BERNARD); elle tient compte des corrections instrumentales et de l'altitude. Nous n'avons pas approfondi le problème de la mesure exprimant le mieux l'humidité de l'atmosphère locale (humidité relative, déficit de saturation, etc.) et avons négligé toutes les conclusions climatologiques qui ne sont pas en rapport avec le problème examiné; des mesures très précises peuvent être effectuées à intervalles réguliers, pendant un cycle journalier entier; le thermohygrographe enregistreur communique des données moins exactes. Dans certains cas, nous possédons exclusivement les résultats de mesures psychrométriques à un moment donné; ces éléments, dont l'extrapolation peut être dangereuse, confirment toutefois les observations de base. Les conditions « standard » se rapportent à l'humidité et la température mesurées dans l'abri « standard » défini par les climatologues, ou dans un milieu présentant les mêmes caractéristiques.

a) ABRIS EXTERNES.

Type d'abri : I. — Buissons de *Canthium*, en galerie forestière dégradée (fig. 17).

Localité : II/fd/17, riv. Garamba.

Date : 11.III.1952 (fin de saison sèche).

Heure : 11 h.

Espèce : *Nycteris hispida*.

	Thermomètre sec (centigrades)	Thermomètre humide (centigrades)	Humidité
A. Point de suspension du Cheiroptère à 58 cm du sol, sous couvert	27,5	17	35 %
B. A 48 cm du sol, sous couvert	27,8	17,5	37,5 %
C. A 58 cm du sol, sans couvert	28	17	33 %
D. A 48 cm du sol, sans couvert	30,5	17,2	26 %
E. A 1 cm du sol, sous couvert	23,5	17	53 %
F. A 1 cm du sol, sans couvert	24,8	19,5	62 %

Conclusions.

1. L'isolement thermique et hygrométrique par rapport à la savane est négligeable dans la galerie dégradée.

2. Le point de suspension des Cheiroptères n'est pas fonction d'un abaissement local de la température ou de l'humidité.

Type d'abri : II. — Extrémité de ravin d'érosion, en tête de source, sous galerie (fig. 18).

Localité : II/me/8.

Date : 17.VIII.1952 (saison des pluies).

Heure : 12 h.

Espèce : *Nycteris hispida*.

	Thermomètre sec	Thermomètre humide	Humidité
Conditions standard (savane)	26	23,5	82 %
1 m du sol en galerie	24,8	23	86 %
Point de suspension des Cheiroptères dans le ravin	24	22,5	89 %
1 cm du sol dans le ravin	23	22	92 %

Conclusions.

Isolement écologique du point de suspension nul par rapport à la galerie environnante; humidité et température de la galerie presque semblables à celles de la savane.

Type d'abri : III. — Abri sous racines rivulaires; galerie forestière dégradée (fig. 25).

Localité : II/fd/16 (Nambira-Garamba).

Date : 15.I.1952 (saison sèche).

Heure : 11 h.

Espèce : *Epomophorus anurus*.

	Thermomètre sec	Thermomètre humide	Humidité
Point de suspension des Cheiroptères (A)	31	18	28 %
Point de chute des excréments (B) ...	30	18	31 %
Niveau : 25 cm au-dessus de l'eau (C)	25	18	52 %
Conditions standard (D)	34	20	28 %
Sur le sol (sous graminées — hors galerie) (E)	35,5	19	25,5 %
Niveau du point de suspension des Cheiroptères, mais en dehors de l'abri (F)	30	18	31 %
Point de suspension annexe des Cheiroptères après fuite (G)	35	18	22,5 %

Conclusions.

1. Importance primordiale du substratum (point de suspension) dans la localisation des Cheiroptères puisque l'isolement thermique et hygrométrique est plus marqué en d'autres points de l'abri.

2. Température et humidité du point de suspension presque similaires à celles du milieu standard; les exigences d'*Epomophorus anurus* sembleraient nulles au point de vue température et humidité, ce que confirment les caractéristiques climatiques de l'abri annexe.

Type d'abri : IV. — Idem (fig. 25).

Localité : Idem.

Date : 13.III.1951 (saison sèche).

Heure : 10 h.

Espèce : Idem.

	Thermomètre sec	Thermomètre humide	Humidité
Point de suspension des Cheiroptères (A)	28	22,5	64 %
Conditions standard (D)	32,5	24	50 %
Niveau du point de suspension des Cheiroptères, mais en dehors de l'abri (F)	29,7	22,5	55 %

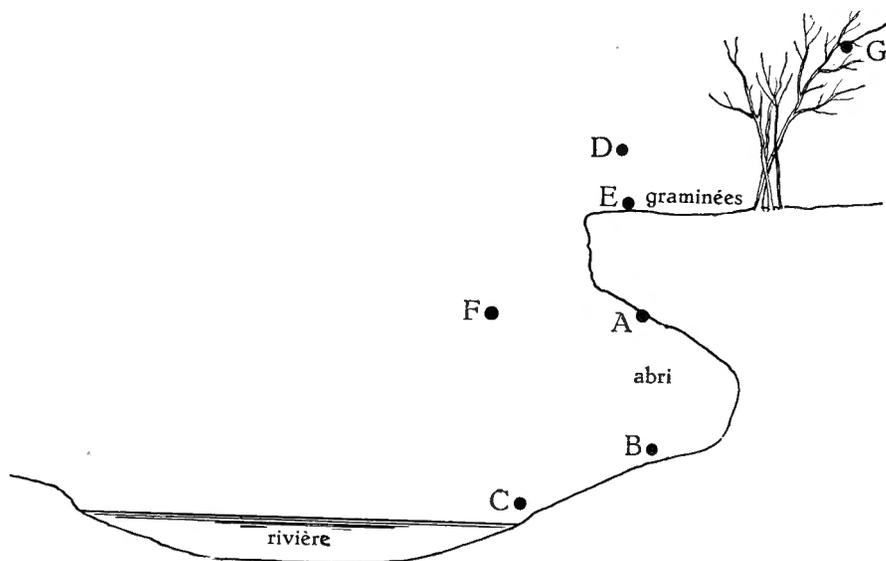


FIG. 25. — Localisation des mesures d'humidité et de température dans un abri rivulaire et parties environnantes.

b) ABRIS INTERNES PHYTOPHILES.

Type d'abri : I. — Creux de grandes dimensions dans tronc essence galerie dense (*Klainedoxa gabonensis*) (fig. 26).

Localité : Inimvua/9.

Date : 15.V.1952.

Heure : 11 h.

Espèce : *Hipposideros cyclops*.

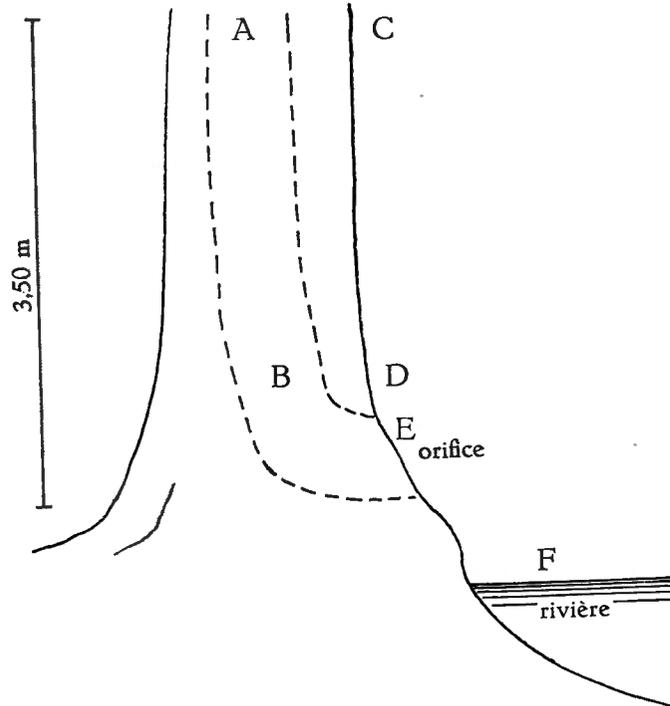


FIG. 26. — Localisation des mesures d'humidité et de température dans un arbre creux, en galerie forestière.

	Thermomètre sec	Thermomètre humide	Humidité
Localisation A	25	22	77 %
Localisation B	25,5	22	74,5 %
Localisation C	28	22,5	63 %
Localisation D	27	23	72 %
Localisation E	27	22,5	69 %
Localisation F	25	23	86 %

Conclusions.

1. Isolement thermo-hygrométrique très faiblement prononcé, presque nul au point de vue de l'humidité, un peu plus accentué au point de vue de la température.

2. L'écartement de l'orifice est sans influence marquée sur l'humidité et la température à l'intérieur de l'abri.

Type d'abri : II. — Fissure dans creux du tronc d'un arbre, en savane de crête (*Vitex Doniana*) (fig. 27).

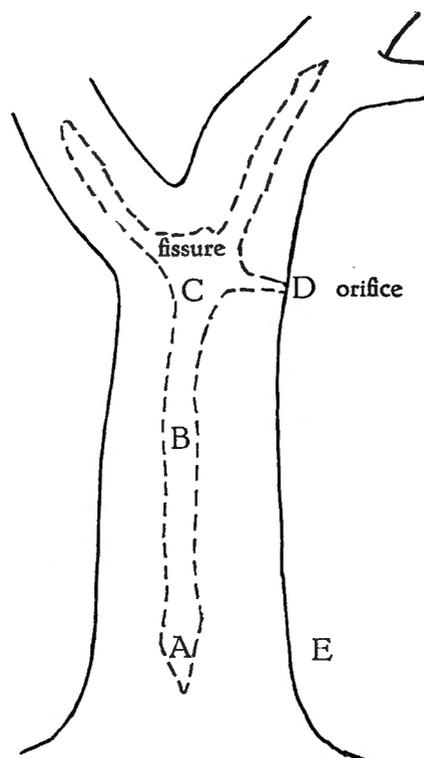


FIG. 27. — Localisation des mesures d'humidité et de température dans un arbre fissuré en savane (*Vitex Doniana*).

Localité : II/gd/4.

Date : 29.V.1952.

Heure : Cycle entier.

Espèces : *Tadarida condylura*, *faradjus*, *midas*.

Journée typique de saison des pluies : ciel serein le matin, se couvrant progressivement, le couvert ne dépassant pas $\frac{6}{8}$ de cumulus. Pluie non orageuse le soir. Les mesures effectuées ne doivent pas correspondre exactement

à celles de l'abri des *Molossidae*, car ces derniers s'enfoncent plus profondément dans les fissures, à un niveau où le psychromètre n'est pas en mesure de pénétrer. L'isolement pourrait donc être en réalité plus marqué.

Heures	6,30			8			9,30		
	T	t	H/R	T	t	H/R	T	t	H/R
A	23	22	91,5 %	23,5	22,3	88 %	24,5	22,8	87 %
B	23	22	91,5 %	23,8	22,2	86,5 %	25	23	86 %
C	22,5	22	96 %	23,8	22,2	86,5 %	25	22,8	83 %
D	21	20,8	100 %	24	21,8	83 %	26,5	23,4	83 %
E	22	20	83 %	24	22	84 %	27,5	24	76 %

Heures	11			12,45			14,15			15,45		
	T	t	H/R	T	t	H/R	T	t	H/R	T	t	H/R
A	25,2	23	86 %	26,9	24	79 %	27	23,5	75 %	27	23,2	73 %
B	25,8	23,2	80 %	27,2	24	79 %	28	23,4	69 %	27	23,2	73 %
C	26,5	23,4	83 %	28	24	73 %	28	23,5	70 %	27	23,2	73 %
D	27,2	23,2	73 %	28,5	23,6	70 %	29,5	24	65 %	29	23	61 %
E	28	24	73 %	29	24	63 %	30	25	68 %	29,2	23,5	63 %

Heures	17			18,30			20			6,30 (30.V)		
	T	t	H/R	T	t	H/R	T	t	H/R	T	t	H/R
A	26,5	24	82 %	26	24,2	87 %	23	21	84,4 %	22	20,8	90 %
B	27,2	24,6	81 %	27	24,5	82 %	23	21	84,4 %	22,5	21	90 %
C	28	24,1	73 %	28	24,5	76 %	23	20,5	80,5 %	22,5	21	88 %
D	29	24,5	65 %	27	24	79 %	22	20	84,4 %	21	20,2	92 %
E	28,5	23,8	75 %	24,5	24	95 %	22	20	84,4 %	20,7	20,4	98 %

T = Lecture au thermomètre sec.
t = Lecture au thermomètre humide.
H/R = Humidité relative.

Conclusions.

1. L'isolement thermique et, dans une moindre mesure, hygrométrique est plus marqué que dans les creux d'essences de galerie, sans être cependant fortement accentué.

2. L'isolement croît faiblement en fonction de la distance de l'orifice de l'abri.

3. L'amortissement des variations dans la cavité s'applique surtout aux minima d'humidité et maxima de température du milieu de la journée.

4. Le temps de latence entre les variations extérieures et les modifications correspondantes à l'intérieur est pratiquement nul.

c) ABRIS INTERNES LITHOPHILES.

Type d'abri : I. — Pseudo-grotte formée par l'accumulation de blocs granitiques, en savane de crête (fig. 30). (A = conditions standard.)

Localité : Ndelele R.

Date : 22.VI.1952.

Heure : Cycle journalier partiel.

Espèces : *Taphozous sudani* et *Rhinolophus abae*.

Schéma des localisations des mesures : fig. 30.

Thermohygrogrammes comparés : fond de l'abri et conditions standard : figs. 28 et 29.

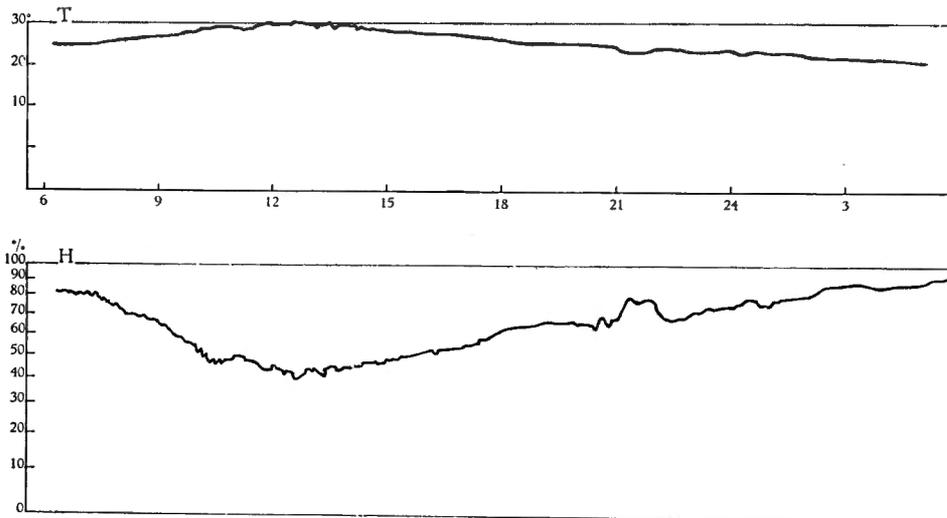


FIG. 28. — Thermohygrogramme schématisé en conditions standard.
Delele, 22.VI.1952.

Heures	Thermomètres sec et humide					Humidité relative				
	Localisations					Localisations				
	A	B	C	D	E	A	B	C	D	E
7	23	23	23	24	24	84,4 %	84,4 %	84,4 %	84,5 %	84,5 %
	21	21	21	21	22					
8	26	26	25	25	25	74 %	65 %	71 %	71 %	71 %
	22	21	21	21	21					
9,30	28	27	26,5	25	26	64 %	59 %	64 %	71 %	71 %
	22,6	21	21,5	21	21,4					
11,30	29	27	25	26	25	58 %	59 %	71 %	65 %	72,5 %
	22,5	21	21	21	20,5					
14	30	28,8	28	27	27	51 %	56 %	58 %	59 %	56 %
	22,2	22	21,5	21	20,5					
15,30	28	28	28	27,5	27	54 %	54 %	54 %	57 %	59 %
	21	21	21	21	21					

Conclusions.

1. L'isolement thermique, encore loin d'être complètement réalisé, est beaucoup plus marqué que dans les milieux précédents par rapport aux conditions standard; l'écart entre le minimum et le maximum diurne n'est que 3° contre 7°5.

2. L'isolement hygrométrique est beaucoup plus réduit, même au milieu de la journée.

3. Les variations externes de température se manifestent avec un certain retard dans la cavité.

Des mesures complémentaires effectuées en saison sèche donnent des résultats différents; 11.III.1952/15 h. : 34 — 20 ou 28 % en milieu standard contre 32 — 20 ou 32 % à l'extrémité de la cavité. L'isolement est presque nul.

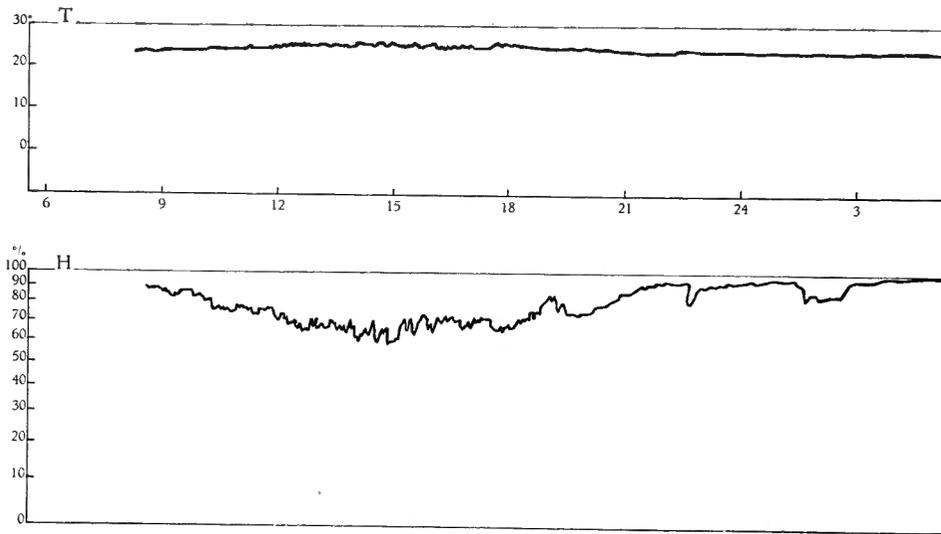


FIG. 29. — Thermohygrogramme schématisé dans une cavité souterraine granitique. Delele, 22.VI.1952.

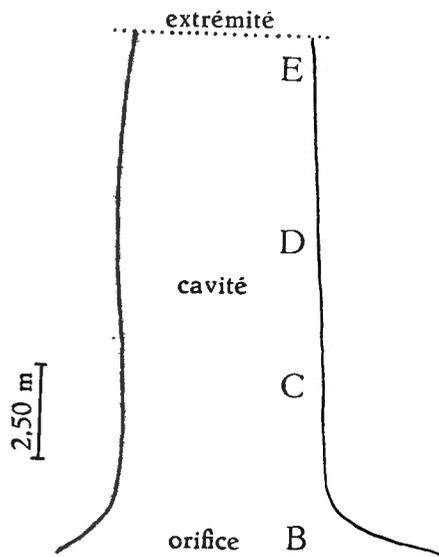


FIG. 30. — Localisation des mesures d'humidité et de température dans une cavité souterraine granitique (coupe longitudinale).

Type d'abri : II. — Cavité souterraine sous la dalle latéritique, en galerie.

Localité : II/dd/8, Nakobo.

Date : 9.VIII.1952.

Heure : 9 h. ciel couvert.

Espèces : *Hipposideros caffer centralis* et *Hipposideros abae*.

	Thermomètre sec	Thermomètre humide	Humidité
Conditions standard	22,2	20,5	87 %
Galerie forestière	21,5	20,5	92 %
Entrée de la cavité	22,5	21,5	92 %
Fond de la cavité	22,5	22,5	100 %

Le déficit de saturation est donc nul au fond de la cavité.

Type d'abri : III. — Cavité souterraine dans le kaolin, en galerie dense.

Localité : Aka/9.

Date : 16.V.1952.

Heure : 9 h.

Espèces : *Rhinolophus landeri*, *Hipposideros abae* et *Hipposideros caffer centralis*.

	Thermomètre sec	Thermomètre humide	Humidité
Conditions standard	26	22,5	75 %
Entrée de la cavité/galerie	25	22	78 %
Fond de la cavité	23,8	22,6	91 %

Type d'abri : IV. — Idem.

Localité : Maleli/8.

Date : 18.III.1952.

Heure : 11 h.

Espèce : Idem.

	Thermomètre sec	Thermomètre humide	Humidité
Conditions standard	26	23	78 %
Entrée de la cavité/galerie	24	22,5	92 %
Fond de la cavité	23	22	92 %

Conclusion (III et IV).

L'isolement thermique et hygrométrique est beaucoup plus accentué que dans les abris examinés jusqu'ici; les variations de température et d'humidité sont doublement amorties, par rapport au milieu standard, grâce à la galerie forestière et à la localisation endogée.

Type d'abri : V. — Terrier abandonné d'Oryctérope, en savane de crête; hautes graminées.

Localité : II/gd/4.

Date : 4 et 5.VII.1952.

Espèce : *Nycteris luteola*.

a) Comparaison entre le milieu standard (fig. 31) et le niveau supérieur du terrier (0,75 m de l'entrée) (fig. 32) : thermohygrogrammes (fig. 31-32) (5.VII.1952).

Conclusion.

Isolement thermique et hygrométrique presque complètement réalisé.

b) Comparaison entre le niveau du sol, sous graminées (fig. 33) et l'extrémité du terrier (2,50 m de l'entrée) (fig. 34) : thermohygrogrammes (fig. 33-34) (4.VII.1952).

Conclusions.

Isolement thermique complètement réalisé, la température se maintenant à 25 ° C : légère variation de l'humidité; on remarque que le minimum de cette dernière est atteint à la fin de la nuit.

Type d'abri : VI. — Cavité souterraine à issue très petite, dans le kaolin; galerie dense.

Localité : Keroma/9.

Date : 23.IV.1952.

Heure : 14 h.

Espèce : *Hipposideros caffer centralis* et *Hipposideros abae*.

La température régnant à l'intérieur de la grotte de la Keroma est nettement supérieure à celle mesurée dans les conditions standard. Ce fait paraît en rapport direct avec la présence dans un espace très restreint de plusieurs milliers de Cheiroptères, en pleine activité et développant un métabo-

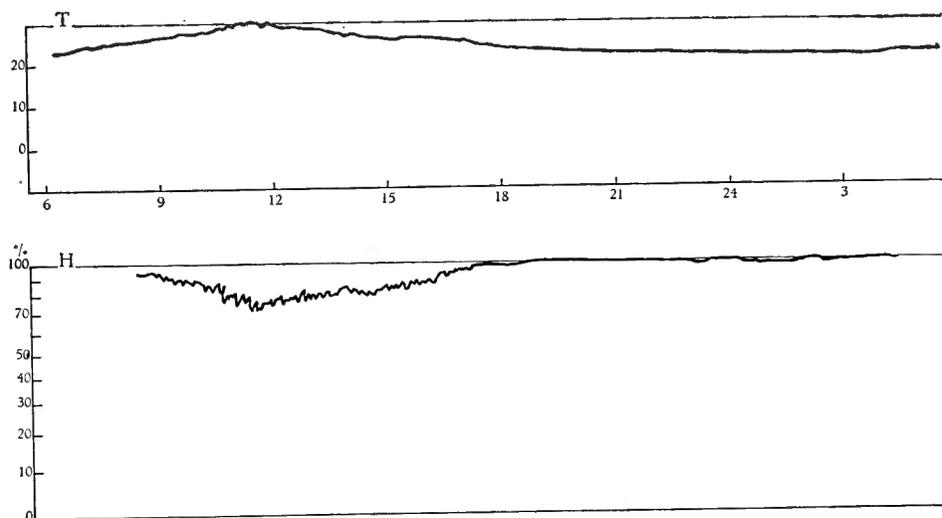


FIG. 31. — Thermohygrogramme schématisé, en conditions standard.
II/gd/4, 5.VII.1952.

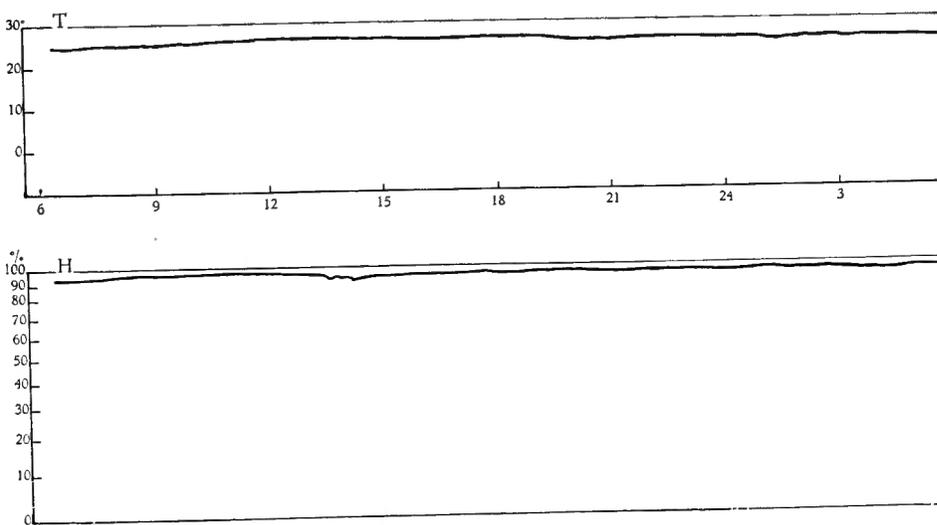


FIG. 32. — Thermohygrogramme schématisé, à l'entrée d'un terrier d'Oryctérope.
II/gd/4, 5.VII.1952 (à comparer avec la fig. 31).

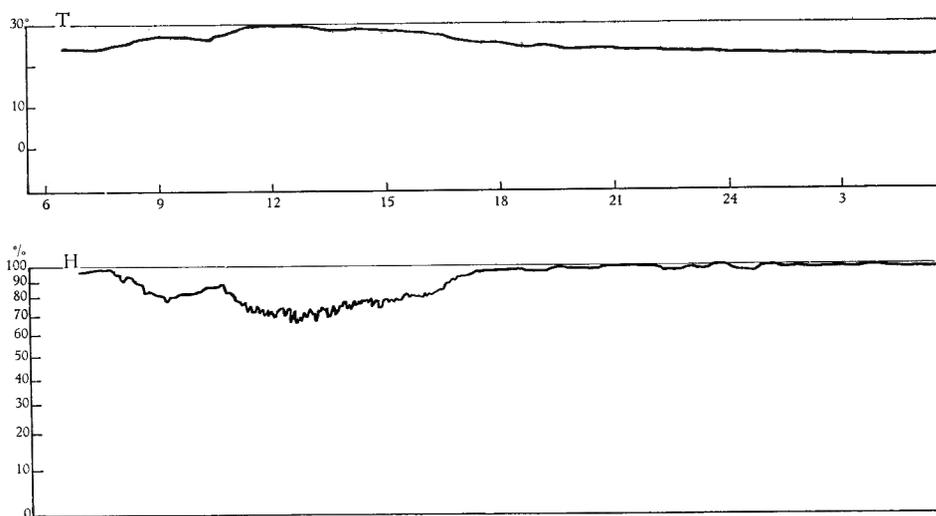


FIG. 33. — Thermohygrogramme schématisé, sur le sol, sous les graminées.
II/gd/4, 4.VII.1952.

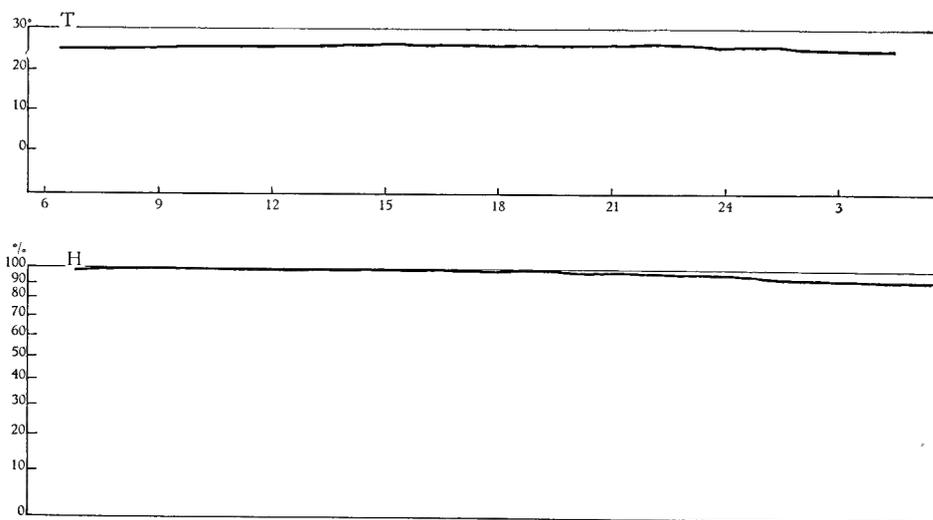


FIG. 34. — Thermohygrogramme schématisé, au fond d'un terrier d'Oryctérope.
II/gd/4, 4.VII.1952 (à comparer avec la fig. 33).

lisme intense, suffisant pour modifier totalement la température. Notons à ce sujet que le séjour de l'observateur dans des galeries très étroites, pendant un temps assez prolongé, est suffisant pour fausser complètement les mesures d'humidité et de température.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES DES MESURES RELATIVES A LA TEMPÉRATURE ET L'HUMIDITÉ.

1. L'isolement thermique et hygrométrique est nettement moins marqué que prévu; il n'est pratiquement guère réalisé complètement dans les abris diurnes du Parc National de la Garamba, où les grandes grottes font défaut.

2. Les conditions locales de température et d'humidité sont donc complètement insuffisantes pour expliquer à elles seules le choix des micro-biotopes par les Chauves-souris et la localisation de celles-ci à l'intérieur des abris.

3. L'isolement thermique et hygrométrique, par rapport aux conditions standard, augmente progressivement dans le sens suivant :

- milieu externe, en savane : pratiquement conditions standard;
- milieu externe de transition;
- milieu interne phytophile (galerie ou savane : cfr. supra);
- milieu interne lithophile, non réellement hypogé par rapport à la surface du sol (accumulation de roches);
- milieu interne lithophile, strictement hypogé, de dimensions restreintes;
- milieu interne lithophile, strictement hypogé, de grandes dimensions : isolement total.

4. Les variations diurnes de la température et de l'humidité, observées en milieu standard, sont d'abord modifiées par l'existence d'une végétation déterminée et amorties ensuite par une paroi séparant de l'extérieur. L'isolement thermique et hygrométrique d'un point déterminé de l'abri par rapport aux conditions standard est fonction directe de la végétation environnante, de la nature et de l'épaisseur de l'isolant matériel, de la distance de l'issue et fonction inverse de la grandeur de l'orifice et du déplacement d'air.

5. Déplacement de l'air.

Le déplacement de l'air paraît un facteur très important dans le choix des abris diurnes des Cheiroptères. Malgré l'impossibilité d'effectuer des mesures à l'anémomètre, on remarque une immobilité presque totale de l'air dans les cavités habitées par les Chauves-souris; ces dernières se localisent toujours en dehors des zones à violents courants aériens. Les galeries souterraines à deux issues sont généralement évitées pour cette raison.

Les observations effectuées en Europe confirment d'ailleurs la localisation presque exclusive des individus léthargiques à l'intérieur des grottes, en fonction des mouvements aériens éventuels.

Les espèces externes paraissent également sensibles à cet élément climatique et évitent les stations exposées.

Des mesures précises sont à souhaiter pour confirmer les observations empiriques relatives à ce facteur, dont les rapports sont étroits avec l'humidité et surtout l'évaporation.

B. — Facteurs non climatiques.**1. Nature du sol.**

Les facteurs édaphiques paraissent sans importance directe sur le choix de l'abri diurne. Leur rôle indirect est considérable puisqu'ils sont responsables de la formation de certaines cavités souterraines. Leur action sur la végétation est capitale : ils interviennent donc indirectement sur la population entomologique d'une région et par le fait même sur les possibilités alimentaires offertes aux Chauves-souris.

2. Structure de la paroi.

Cet élément est fonction du précédent dans les abris lithophiles. L'existence d'une paroi verticale et rugueuse s'impose chez les espèces de contact (fissures rocheuses ou arbres creux), tandis que les Cheiroptères libres exigent pour leur suspension des voûtes parsemées d'anfractuosités.

3. Structure de l'abri.

L'abri de chaque espèce doit répondre à des caractères morphologiques bien déterminés.

- chez les Cheiroptères externes, la présence d'un simple couvert, en rapport avec la diminution de la luminosité, est seule à envisager;
- chez les Cheiroptères internes, la nature et la structure du substratum (cfr. plus haut), les dimensions des issues, la hauteur par rapport au niveau du sol et surtout les dimensions de la cavité paraissent les facteurs essentiels.

La grandeur de l'abri est en rapport avec les exigences éthologiques des espèces : les Cheiroptères de contact se contentent d'une fissure étroite, suffisante pour grimper, tandis que les espèces libres réclament des espaces fermés plus vastes, permettant le vol à l'intérieur de ceux-ci.

Le niveau de l'orifice par rapport au sol acquiert de l'importance chez les Chauves-souris (*Molossidae*) partiellement incapables de s'envoler directement du sol.

4. Proximité d'eau libre.

Ce facteur intervient surtout dans les exigences relatives au biotope d'activité. Une étendue d'eau libre (marais, étang, cours d'eau) semble indispensable à la plupart des Cheiroptères, sauf, semble-t-il, certains *Molossidae*. Cette exigence paraît aussi plus impérieuse pour les espèces externes que pour les internes.

5. Excréments.

Le guano joue un rôle écologique non négligeable dans l'écologie des abris diurnes de certains Cheiroptères internes. Les observations exposées plus loin (cfr. *Tadarida midas*) nous montreront l'importance de cet élément dans le maintien de l'humidité; dans certains cas, il peut constituer une défense efficace contre les ennemis. La destruction des excréments s'effectue de plusieurs façons (feu, bactéries, insectes coprophages).

6. Facteurs biotiques.

a) Environnement ou macro-biotop. — Nous avons vu que l'aspect du milieu botanique dont fait partie l'abri diurne semblait assez peu important; son rôle est à envisager plutôt en fonction des zones d'activité nocturne.

b) Essence (espèces phytophiles). — L'essence paraît sans importance directe sur le choix de l'abri diurne, pour autant que les exigences de base soient réalisées (type de paroi, existence de cavité). En pratique, on constate une apparente spécificité, car certaines essences réalisent mieux les conditions nécessaires à la formation de cavités endoxyles.

c) Sécurité. — L'inaccessibilité de l'abri diurne aux ennemis des Cheiroptères paraît un élément déterminant dans le choix de celui-ci. Cette sécurité peut être obtenue par la localisation topographique (parois rocheuses), par la constitution morphologique (issue très petite), ou par certaines conditions micro-climatiques (obscurité). La sécurité joue également un rôle très important chez les Cheiroptères externes. Le problème des ennemis et moyens de défense sera examiné en détails dans le chapitre consacré à l'éthologie.

d) Associations. Facteurs psychologiques. — Les facteurs d'associations (groupements extra-spécifiques, sociabilité) et les facteurs psychologiques (territoire, zone d'épargne, etc.) jouent un rôle déterminant dans le choix de l'abri. Ces problèmes seront étudiés plus loin.

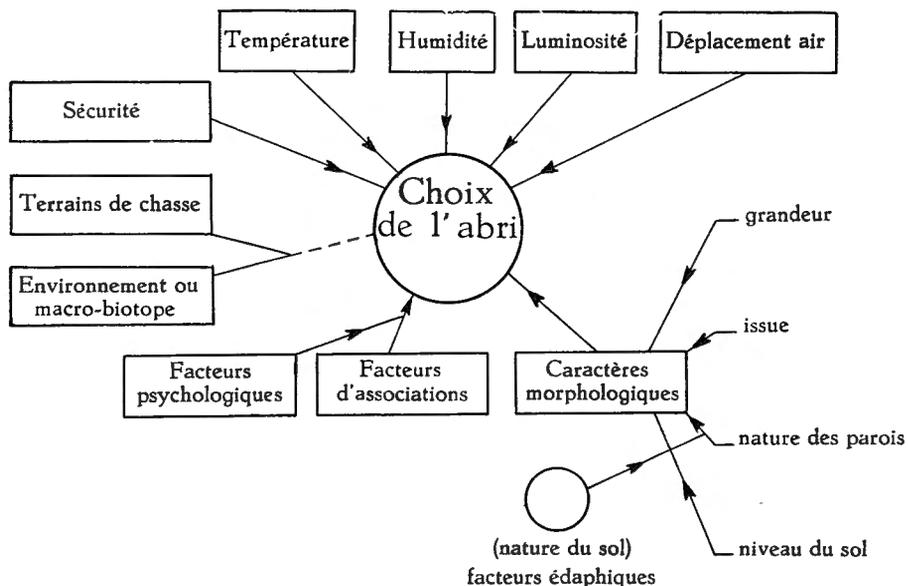


FIG. 35 — Représentation schématique des facteurs influençant le choix de l'abri diurne par les Cheiroptères.

C. — Facteurs essentiels et secondaires.

Le choix de l'abri diurne des Cheiroptères est donc déterminé par une série de facteurs différents. Le rôle des facteurs climatiques ne doit pas être surestimé; parmi ceux-ci, l'absence de déplacements d'air et une faible luminosité nous ont paru plus importants qu'une température ou une humidité donnée. Si on examine les facteurs non climatiques, trois éléments paraissent se situer à l'avant-plan : les caractéristiques morphologiques propres de l'abri, variant avec chaque espèce, la sécurité et les facteurs psychologiques et d'association.

L'examen du rôle respectif des différents facteurs dans chaque type de micro-biotope trouverait sa place ici; cette étude nous mènerait trop loin et elle n'est pas entreprise dans le cadre général de nos travaux.

CHAPITRE 2.**SEX-RATIO ET POPULATIONS.****I. — LA SEX-RATIO.****A. — Généralités.**

Les mâles et les femelles sont en nombre égal chez de nombreux Mammifères sauvages, tandis que chez certaines espèces, les mâles sont déficitaires, ce qui conduit nécessairement à la polygamie plus ou moins accentuée; dans des cas plus rares, les femelles paraissent en minorité.

Ces différentes possibilités peuvent également se présenter chez les Cheiroptères. Le grand nombre de Chauves-souris trouvées au Parc National de la Garamba permet de tirer des conclusions à ce sujet. Nous insistons ici sur l'importance capitale de captures ou d'observations nombreuses pour que des généralisations puissent être envisagées; il est évident que les espèces dont nous n'avons découvert que quelques spécimens ne peuvent être examinées au point de vue de la sex-ratio. Rappelons également que beaucoup de Cheiroptères forment des rassemblements mono-sexuels, du moins à certaines périodes de l'année (maternités) : ce fait risque de fausser complètement certains résultats.

B. — Sex-ratio générale.

En nous limitant uniquement aux individus adultes, nous obtenons :

Mâles : 403.

Femelles : 547.

Sur un total de 950 individus de 38 espèces, très irrégulièrement représentées, nous avons donc 57,6 % de femelles et 42,4 % de mâles.

En faisant abstraction d'*Hipposideros caffer centralis* et *Hipposideros abae*, les valeurs sont respectivement :

Mâles : 231.

Femelles : 276.

Sur un total de 507 individus de 36 espèces, irrégulièrement représentées, nous obtenons donc 54,1 % de femelles et 45,9 % de mâles.

Il ressort de ces chiffres que la sex-ratio générale des Cheiroptères du Parc National de la Garamba est à peu près égale à l'unité, avec une légère prédominance des femelles. Cette valeur n'a pas une grande signification à cause de l'hétérogénéité des composantes qui ont permis d'obtenir le résultat.

C. — Sex-ratio par familles systématiques.

Les éléments ne sont pas encore très significatifs par suite de l'importance inégale des différents genres et espèces. Nous obtenons :

	Mâles	Femelles
<i>Pteropidae</i>	15	16
<i>Emballonuridae</i>	9	13
<i>Nycteridae</i>	65	71
<i>Megadermidae</i>	18	13
<i>Rhinolophidae</i>	206	317
<i>Molossidae</i>	47	73
<i>Vespertilionidae</i>	46	46

Exprimés en pourcentages, nous obtenons les résultats suivants (fig. 36) :

	Mâles	Femelles
<i>Pteropidae</i>	48,3 %	51,7 %
<i>Emballonuridae</i>	41,0 %	59,0 %
<i>Nycteridae</i>	47,8 %	52,2 %
<i>Megadermidae</i>	58,0 %	42,0 %
<i>Rhinolophidae</i>	39,4 %	60,6 %
<i>Molossidae</i>	39,2 %	60,8 %
<i>Vespertilionidae</i>	50,0 %	50,0 %

Nous pouvons donc tirer les conclusions suivantes pour la sex-ratio « brute » des familles, sans tenir compte de l'influence inégale des composantes :

1. — Valeurs très variables selon les familles.
2. — Aucun cas de sex-ratio très inégale.
3. — Trois familles à considérer comme ayant une sex-ratio brute égale à l'unité : *Pteropidae*, *Nycteridae* et *Vespertilionidae*.

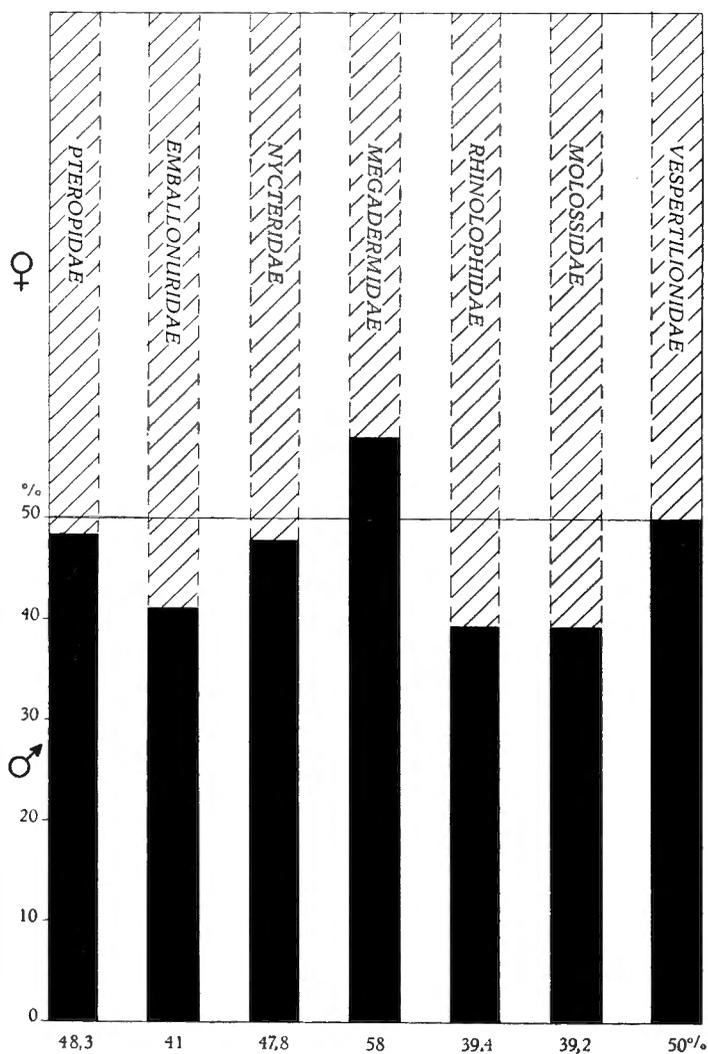


FIG. 36. — Sex-ratio brute, par famille systématique.

4. — Dans deux cas, sex-ratio favorable aux femelles et polygamie donc à prévoir chez certaines espèces : *Rhinolophidae* et *Molossidae*.

5. — Sex-ratio apparemment favorable aux mâles dans une seule famille : *Megadermidae* (chiffres insuffisants pour être significatifs).

6. — Éléments trop peu nombreux chez les *Emballonuridae*.

L'examen des diverses espèces confirme dans l'ensemble ces résultats.

D. — Sex-ratio par groupes éthologiques et écologiques.

	Mâles	Femelles
a) Libres	304 ou 42,1 %	417 ou 57,9 %
De contact	102 43,4 %	132 56,6 %
b) Internes	319 41,1 %	458 58,9 %
Externes	60 39,2 %	93 60,8 %
c) Lithophiles	205 39,3 %	317 60,7 %
Phytophiles	204 48,1 %	220 51,9 %

Nous n'avons pas tenu compte de certaines espèces douteuses [*Taphozous mauritanus*, *Pipistrellus culex* (?)].

Conclusions.

1. La sex-ratio, légèrement favorable aux femelles, est relativement indépendante de la position écologique des Chauves-souris.

2. La classification éthologique, basée sur le caractère libre ou de contact des Chiroptères, donne des résultats à peu près similaires à la sex-ratio brute générale.

3. Une répartition des sexes nettement en faveur des femelles s'observe chez des Chauves-souris très différentes au point de vue écologique (*Tadarida midas*, espèce de contact phytophile vraisemblablement polygame comme *Hipposideros abae*, espèce libre lithophile).

Remarquons encore que la sex-ratio semble généralement plus en faveur des femelles chez les Chiroptères grégaires que chez les espèces solitaires ou semi-grégaires à tendance solitaire, qui forment parfois des « couples » ou familles homogènes.

E. — Sex-ratio spécifique.

Trois conditions sont indispensables pour pouvoir établir la sex-ratio spécifique nette :

- nombre suffisant d'observations,
- matériel provenant de plusieurs localités,
- matériel récolté à différents moments de l'année.

Les deux dernières conditions ont pour but d'éliminer l'influence des rassemblements sexuels locaux et temporaires.

Comme plus haut, nous tenons compte seulement des adultes; les espèces où le nombre de captures est proche de l'unité ne sont pas examinées. Certains exemplaires non conservés peuvent intervenir dans ces totaux.

	Mâles	Femelles
Pteropidae :		
<i>Epomophorus anurus</i>	12	12
Emballonuridae :		
<i>Taphozous mauritanus</i>	6	9
<i>Taphozous sudani</i>	3	3

Nycteridae :		
<i>Nycteris arge</i>	8	2
<i>Nycteris nana</i>	13	13
<i>Nycteris hispida</i>	40	48
<i>Nycteris luteola</i>	2	6
Megadermidae :		
<i>Lavia frons</i>	18	13
Rhinolophidae :		
<i>Rhinolophus abae</i>	4	7
<i>Hipposideros cyclops</i>	13	23
<i>Hipposideros abae</i>	77	137
<i>Hipposideros caffer centralis</i> ...	95	135
<i>Hipposideros beatus maximus</i> ...	7	3
<i>Hipposideros nanus</i>	4	13
Molossidae :		
<i>Tadarida ansorgei</i>	10	8
<i>Tadarida major</i>	4	4
<i>Tadarida condylura</i>	21	20
<i>Tadarida faradjius</i>	5	20
<i>Tadarida midas</i>	5	17
Vespertilionidae :		
<i>Eptesicus garambae</i>	8	16
<i>Pipistrellus nanus</i>	34	22

Conclusions :

1. — Des conclusions sérieuses concernant la sex-ratio spécifique peuvent être proposées seulement chez 8 espèces, le nombre de captures y étant relativement important.

	Mâles	Femelles
<i>Nycteris hispida</i>	45,4 %	54,6 %
<i>Lavia frons</i>	58,0 %	42,0 %
<i>Hipposideros cyclops</i>	38,6 %	62,4 %
<i>Hipposideros caffer centralis</i> ...	41,3 %	58,7 %
<i>Hipposideros abae</i>	36,1 %	63,9 %
<i>Tadarida condylura</i>	45,5 %	54,5 %
<i>Tadarida faradjius</i>	20,0 %	80,0 %
<i>Tadarida midas</i>	22,7 %	77,3 %
<i>Pipistrellus nanus</i>	60,6 %	39,4 %

2. — Chez les autres Cheiroptères, où le nombre d'observations est insuffisant, nous constatons cependant, dans la plupart des cas, une majorité de femelles; la sex-ratio y est sans doute aussi en leur faveur.

3. — Chez les huit espèces dont nous n'avons capturé que trois individus adultes ou moins, dans trois cas seulement les femelles l'emportent ou sont seules présentes :

Taphozous nudiventris;
Tadarida trevori;

Scotophilus nigrita (maternité ?);

tandis que dans cinq cas, les mâles sont plus nombreux ou présents seuls :

<i>Nycteris thebaica</i> ;	<i>Tadarida pumila</i> ;
<i>Rhinolophus landeri lobatus</i> ;	<i>Otomops martiensseni</i> .
<i>Rhinolophus alcyone</i> ;	

4. — 4 types principaux de sex-ratio paraissent se dégager :

a) Majorité très nette des femelles, grande polygamie : certains *Molossidae* (en particulier les phytophiles — pas tous) : *Tadarida midas*, *Tadarida faradjius*.

b) Majorité faible des femelles, petite polygamie : plusieurs *Rhinolophidae* (genre *Hipposideros*).

c) Equivalence des deux sexes : *Nycteris hispida*.

d) Femelles en légère minorité et mâles en sur-nombre : *Pipistrellus nanus*, *Lavia frons*.

La sex-ratio des espèces est, semble-t-il, indépendante de leur position systématique (*Tadarida midas* et *faradjius* sans doute polygames et *Tadarida ansorgei* et *major* monogames). Au point de vue écologique une sex-ratio favorable aux femelles paraît exclue chez les Cheiroptères libres externes (*Nycteris hispida*, *Lavia frons*, *Hipposideros beatus maximus*, *Epomophorus anurus*). La nécessité de mâles plus nombreux chez les Chauves-souris vivant à l'air extérieur, très dispersées et où les possibilités de rencontre sont plus rares, se comprend aisément, alors qu'elle est moins apparente chez les Cheiroptères internes qui s'abritent en étroit contact. Les espèces grégaires sont donc, en conséquence, plus souvent polygames que les espèces solitaires, comme nous l'avons déjà remarqué plus haut.

F. — Sex-ratio à la naissance et pendant la croissance.

Les éléments dont nous disposons sont insuffisants pour déterminer si la sex-ratio varie avec l'âge. On envisagera uniquement des résultats obtenus chez *Hipposideros caffer centralis* et *Hipposideros abae* (Keroma, 4584, avril 1952).

Hipposideros abae :

Mâles adultes	37 ou 37,7 %
Femelles adultes	61 62,3 %
	de tous les adultes;
Mâle juvéniles	40 ou 43,0 %
Femelles juvéniles	53 57,0 %
	de tous les juvéniles.

Hipposideros caffer centralis :

Mâles adultes	34 ou 49,3 %
Femelles adultes	35 50,7 %
	de tous les adultes;
Mâles juvéniles	34 ou 52,3 %
Femelles juvéniles	31 47,7 %
	de tous les juvéniles.

Remarquons au sujet d'*Hipposideros caffer centralis* que la sex-ratio d'une colonie déterminée est tout à fait différente de celle de la totalité des récoltes de cette espèce.

La sex-ratio paraît, dans les deux cas, plus favorable aux mâles juvéniles qu'aux mâles adultes. Ceci est dû sans doute à une mortalité plus marquée chez les mâles. Il n'est pas exclu qu'à la naissance, ou du moins au début du développement embryonnaire, la sex-ratio soit généralement en faveur des mâles et s'inverse avec l'âge, exactement comme dans la race humaine.

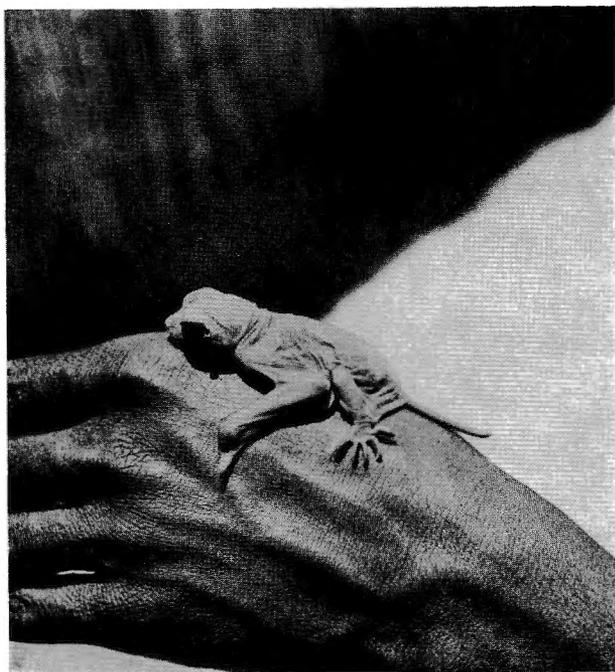


Photo H. DE SAEGER.

FIG. 37. — II/gd/4. Aspect caractéristique d'un jeune *Molossidae*.

II. — L'ÂGE DES CHEIROPTÈRES.

Non seulement le sexe, mais également l'âge des Chauves-souris doivent être connus pour procéder à l'étude d'une population :

A. — Le repérage des très jeunes individus ne présente pas de difficultés (embryons, nouveau-nés, etc.) (fig. 37).

B. — La détermination de l'âge des adultes est beaucoup plus malaisée. Nous n'examinons pas ici la longévité potentielle, qui sera envisagée plus

loin, mais bien l'âge au moment de l'examen. La méthode idéale est celle du baguage qui a donné des résultats remarquables en Europe; elle n'a guère encore été utilisée en Afrique. La détermination d'après les caractères morphologiques et en particulier ceux basés sur la dentition (K. ANDERSEN, 1917) est très aléatoire. Notons à ce sujet qu'en Europe, des individus (*Myotis mystacinus*) âgés certainement de plus de 10 ans, ne présentaient guère d'usure marquée des dents.

C. — La séparation des juvéniles et des adultes est relativement facile. Rappelons l'intervalle de temps considérable qui sépare le moment où le Cheiroptère est adulte au point de vue somatique et celui où il est apte à la reproduction. Les organes génitaux ne sont complètement développés que longtemps après la fin de la croissance.

Les points suivants doivent être examinés :

1. Aspect général macroscopique des genitalia : la prudence est de rigueur dans ce domaine en l'absence d'études histologiques, par suite des périodes d'involution des organes, selon les différents moments du cycle reproducteur.

2. Développement des organes sexuels secondaires : (mamelles, fausses mamelles, pilosité caractéristique des épaulettes, pilosité axillaire, etc.). Le développement des organes en question n'est cependant pas fonction uniquement de l'âge mais aussi du moment du cycle sexuel.

3. Développement morphologique général :

COLORATION.

Chez toutes les espèces où existent plusieurs phases (rouge et grise), les individus juvéniles présentent toujours la phase grise, tandis que la situation est plus complexe chez les adultes. Dans un lot d'individus à deux phases, les recherches de juvéniles pourront donc être limitées aux gris (*Rhinolophidae* et certains *Molossidae*).

Chez certaines Chauves-souris, la coloration paraît systématiquement fonction de l'âge (*Nycteridae*), les individus les plus jeunes étant toujours gris alors que les adultes sont toujours roussâtres.

LONGUEUR DE LA PILOSITÉ.

D'une longueur très variable à la naissance d'après les espèces, la pilosité croît de façon très régulière et spécifique chez tous les Cheiroptères.

Les jeunes *Molossidae* ont le poil presque ras, plus court que celui des adultes. Chez les *Nycteridae*, la situation est opposée : les juvéniles sont pourvus d'une dense pilosité qui décroît avec l'âge; les femelles adultes, en particulier, sont presque entièrement dépourvues de poils sur la partie ventrale.

Les réserves graisseuses font presque toujours défaut chez les jeunes individus et les crêtes du crâne sont moins marquées.

III. — COMPOSITION TOTALE D'UNE POPULATION.

A. — Généralités.

La connaissance du sexe et de l'âge des Cheiroptères permet de classer tous les individus.

Les éléments présents en permanence dans une population sont les suivants :

Mâles adultes	}	aux différents stades du cycle sexuel (repos, gestation, lactation).
Femelles adultes		
Mâles préadultes	}	développement somatique terminé, développement génital non achevé.
Femelles préadultes		

Selon la période de l'année on trouvera aussi des nouveau-nés et des juvéniles d'âges divers, dont le développement somatique n'est pas terminé.

B. — Étude d'une colonie déterminée.

Nous nous limitons ici à l'examen statique — sans étudier les variations chronologiques — de la colonie d'*Hipposideros caffer centralis* et *Hipposideros abae* de la Keroma. Le nombre d'individus capturés est suffisamment important pour être significatif; d'autre part, tous les individus, adultes et jeunes, sont à réaction de fuite centripète bien marquée.

23 avril 1952 :

Hipposideros caffer centralis :

Mâles adultes	34
Femelles adultes reproductrices	26
Femelles non reproductrices	9
Mâles juvéniles	34
Femelles juvéniles	31

Hipposideros abae :

Mâles adultes	37
Femelles adultes reproductrices	61
Femelles non reproductrices	22
Mâles juvéniles	40
Femelles juvéniles	53

Les pourcentages sont donc les suivants :

Hipposideros caffer centralis :

Mâles adultes	25,4 %
Femelles adultes reproductrices	19,4 %
Femelles non reproductrices	6,7 %
Mâles juvéniles	25,4 %
Femelles juvéniles	23,1 %

Hipposideros abae :

Mâles adultes	17,4 %
Femelles adultes reproductrices	28,8 %
Femelles non reproductrices	10,4 %
Mâles juvéniles	18,8 %
Femelles juvéniles	24,6 %

Les populations des deux espèces sont essentiellement différentes. Il est cependant prématuré de tirer des conclusions de ces chiffres : des éléments importants de la population font peut-être défaut au moment des observations, en particulier bon nombre d'adultes non reproducteurs. Comme on n'ignore pas que les Cheiroptères ne se reproduisent pas la première année, on devrait trouver un nombre de pré-adultes à peu près égal à celui des juvéniles, à moins d'admettre une mortalité extrêmement considérable durant les premiers mois de la vie. Les populations de ces deux *Rhinolophidae* seront étudiées plus en détails dans la deuxième partie du travail (systématique).

IV. — LA LONGÉVITÉ DES CHEIROPTÈRES.

A. — Généralités.

On n'ignore pas que la longévité potentielle des Cheiroptères est considérable. Des observations que nous poursuivons depuis plusieurs années en Europe, de même que les travaux de plusieurs auteurs (M. EISENTRAUT, 1949, L. BELS, 1952, P. VAN HEERDT et J. SLUITER, 1953, J. DORST, 1954) ont montré que les Cheiroptères de la région paléarctique peuvent atteindre un âge très avancé. Une longévité supérieure à dix ans peut se rencontrer, même chez des espèces de petite taille. Ces éléments relatifs à la longévité ont été acquis grâce à la méthode du baguage; cette technique n'a pas encore fait l'objet d'un emploi régulier pour les Chauves-souris d'Afrique. Les seuls éléments directs concernant des Roussettes tenues en captivité et qui ont effectivement vécu très longtemps.

La longévité potentielle considérable des Cheiroptères européens est indispensable au maintien de l'espèce : le nombre de jeunes ne dépasse que rarement l'unité lors de chaque mise-bas et les jeunes se reproduisent seulement à l'âge de deux ans.

Chez les Cheiroptères d'Afrique, la situation est quelque peu différente : s'il est certain que dans la majorité des cas, chaque portée ne comporte également pas plus d'un seul jeune, il semble établi que, chez diverses espèces, plusieurs mises-bas ont lieu annuellement. Le fait paraît certain chez *Nycteris luteola* (d'après L. HARRISSON-MATTHEWS, 1942).

La natalité apparemment un peu plus considérable que chez les Cheiroptères d'Europe, ne paraît cependant pas en mesure de maintenir les effectifs d'une espèce, si on n'admet pas une longévité considérable.

B. — Longévité potentielle et longévité moyenne.

Il est absolument certain que la longévité moyenne d'une espèce est très nettement inférieure à la longévité potentielle; la mortalité considérable des juvéniles en est une des principales raisons. Rappelons qu'en Europe la plupart des individus bagués ont été repris avant l'âge de quatre ans. La longévité potentielle ne représente qu'une valeur d'exception, mais qui a néanmoins son importance.

C. — Causes de la longévité.

Nous avons examiné ce problème dans un récent travail (1956).

Rappelons simplement qu'il ne convient pas de l'attribuer uniquement à l'absence d'ennemis. Nous examinons par ailleurs (Éthologie) les prédateurs dont les Chauves-souris constituent la proie normale (Rapaces, en particulier *Machaerhamphus anderssoni*). Nous verrons également que les Cheiroptères libres externes sont plus menacés que les autres espèces, sans qu'il y ait cependant de modifications apparentes dans la fécondité.

1. Des auteurs ont mis en avant la léthargie des Cheiroptères comme raison essentielle de leur longévité. Les Chauves-souris pourraient atteindre un âge avancé par suite de la dépense physiologique limitée aux périodes d'activité, entrecoupées de longs moments de repos. Cette explication, déjà insuffisante si on l'applique aux Chauves-souris d'Europe, dont la léthargie est en réalité beaucoup moins réelle qu'on ne l'avait cru jusqu'à présent, n'est pas à envisager chez les Cheiroptères des régions équatoriales.

2. La longévité des Chauves-souris semble plutôt en rapport avec la durée de la croissance. On n'ignore pas que l'âge maximum d'un animal est dans certaine mesure un multiple spécifique de la durée de sa croissance. Cette dernière semble à première vue rapide et ne paraît guère supérieure à trois mois chez un Cheiroptère; en réalité, il ne convient pas d'envisager la croissance somatique, mais bien la croissance génitale. Le temps nécessaire pour que les organes génitaux d'un Cheiroptère soient complètement développés et pour que l'animal soit en mesure de se livrer à une activité sexuelle est plusieurs fois supérieur à celui de la croissance somatique. C'est donc vraisemblablement la durée de la croissance génitale qui détermine la longévité potentielle des Cheiroptères.

V. — NOMBRE DE CHEIROPTÈRES RÉCOLTÉS.

A. — Nombre de Cheiroptères.

Il est absolument exclu de tenter de déterminer — même d'une façon très approximative — le nombre total de Chauves-souris fréquentant une région aussi étendue que le Parc National de la Garamba. Toute estimation est impossible. Des tentatives pourraient être effectuées en ce sens dans

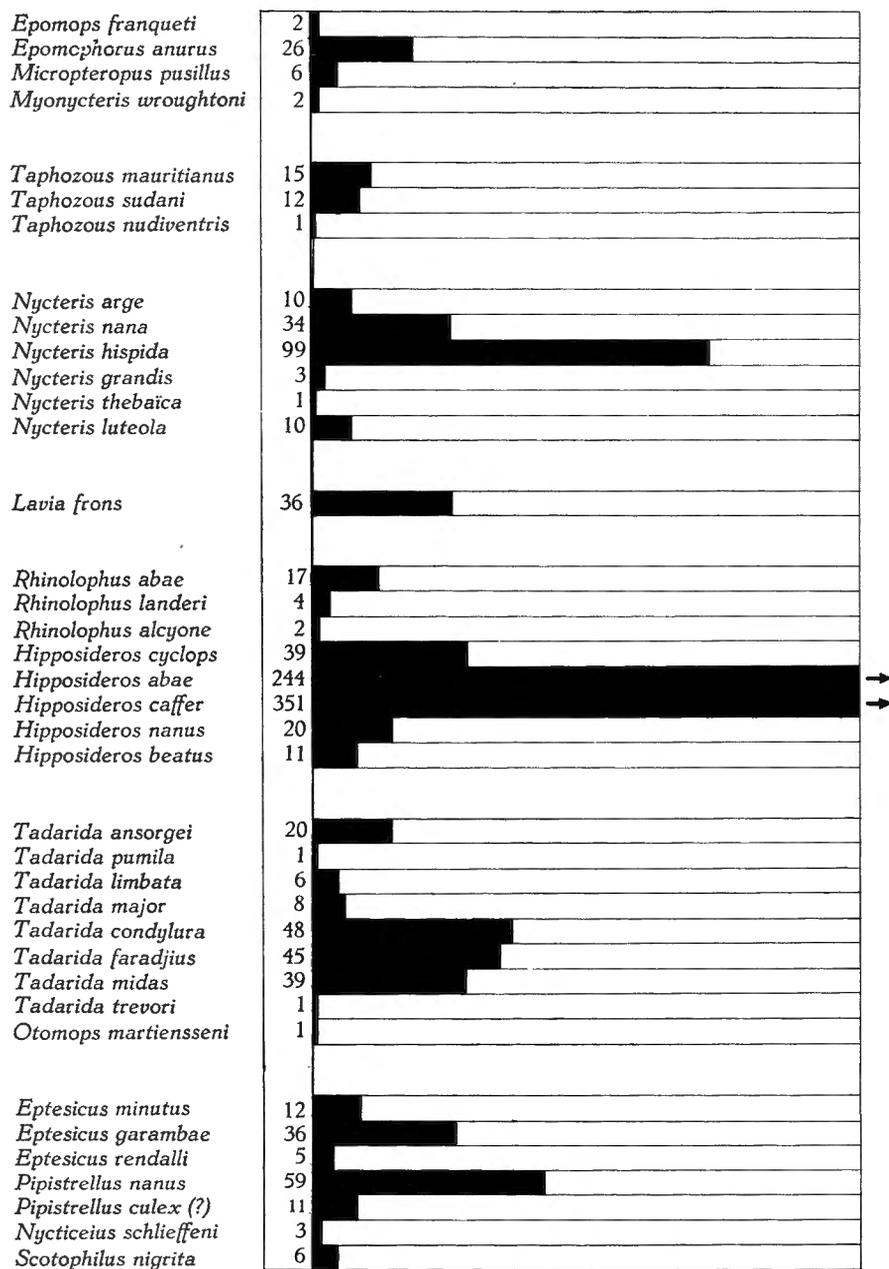


FIG. 38. — Tableau comparatif du nombre d'individus capturés au Parc National de la Garamba.

certaines régions européennes où les Chauves-souris sont beaucoup moins abondantes. Il est tout au plus possible de donner une estimation du nombre de Cheiroptères d'une zone très réduite.

B. — **Importance spécifique brute** (fig. 38).

Ce tableau est basé exclusivement sur le nombre d'individus récoltés. Quoique dépourvu de signification en ce qui concerne l'abondance réelle d'une espèce au Parc National de la Garamba, il montre la part prise par chacune d'entre elles dans l'importance du matériel.

1. 1.245 Cheiroptères ont été récoltés au total, répartis en 38 espèces.
2. 3 des espèces représentent à elles seules plus de la moitié des captures : *Nycteris hispida*, *Hipposideros caffer centralis* et *Hipposideros abae* comptent 694 individus ou 55,7 % du total.
3. 30 espèces sur 38 représentent 98,5 % du total des individus, les huit dernières espèces ne fournissant que 1,5 % des récoltes.

C. — **Importance des récoltes et classifications systématiques.**

La part de chaque famille systématique dans le total des récoltes est la suivante :

<i>Pteropidae</i>	36	ou	2,9 %
<i>Emballonuridae</i>	28		2,2 %
<i>Nycteridae</i>	156		12,5 %
<i>Megadermidae</i>	36		2,9 %
<i>Rhinolophidae</i>	688		55,6 %
<i>Molossidae</i>	168		13,5 %
<i>Vespertilionidae</i>	130		10,4 %

On peut donc envisager trois groupes de familles :

1. Les *Rhinolophidae* comprenant à eux seuls plus de la moitié des captures.
2. Les *Nycteridae*, *Molossidae* et *Vespertilionidae*, familles d'importance à peu près égale et représentant chacune un peu plus d'un dixième du total.
3. Les *Pteropidae*, *Megadermidae* et *Emballonuridae*, intervenant chacune pour environ $\frac{1}{30}$, soit au total un dixième de l'ensemble des captures.

Remarquons ici le rôle peu important joué par les Roussettes au Parc National de la Garamba; les Chiens-volants représentent un élément capital de la faune cheiroptérologique dans les régions purement forestières. Notons aussi que les *Vespertilionidae* perdent la première place qu'ils prennent habituellement dans les récoltes provenant des régions paléarctiques.

D. — Importance des récoltes et classifications écologiques.

a) Libres	916 ou 73,8 %
De contact	326 26,2 %

Le déséquilibre provient principalement de la présence des nombreux *Hipposideros abae* et *Hipposideros caffer centralis*.

b) Externes	198 ou 15,9 %
Internes	1.044 84,1 %
c) Phytophiles	530 ou 42,5 %
Lithophiles	708 56,3 %
Intermédiaires	15 1,2 %

CHAPITRE 3.

GROUPEMENTS ET SOCIABILITÉ.

Il est évident que dans la plupart des cas, on ne peut envisager de véritables associations chez les Cheiroptères. La présence obligatoire, réciproque et souvent permanente des constituants est exclue dans les groupements examinés; les vraies associations font d'ailleurs pratiquement défaut chez les Mammifères entre eux. On examinera seulement de véritables associations entre, d'une part, les Mammifères et leurs parasites, d'autre part, les Mammifères et les guanobies.

En envisageant le problème dans un sens plus général, nous pouvons distinguer cinq cas dans l'étude des Cheiroptères.

1. Les vraies associations. — Parasites et guanobies (cfr. plus loin).

2. La simple occupation en commun d'un abri similaire. — Les abris diurnes des Chauves-souris sont habités temporairement par de nombreux Vertébrés qui y trouvent des conditions écologiques spéciales; mais il est évident que l'existence de ceux-ci n'est nullement liée à l'existence des Cheiroptères. Nous songeons en particulier aux Batraciens, Reptiles et petits Rongeurs, généralement attirés principalement par un phototropisme négatif et une humidité plus accentuée. Un lien est cependant perceptible dans le cas des cavités souterraines creusées directement par les Ongulés et occupées par les Chauves-souris; même en ce cas, il n'y a aucun caractère d'obligation. Les abris diurnes des Cheiroptères sont habités aussi par une importante faune entomologique, mais dont la présence n'est pas nécessairement liée au séjour des Cheiroptères.

3. Les rassemblements de Cheiroptères d'espèces différentes. — Ces groupements n'ont aucun caractère obligatoire et la présence simultanée de deux espèces dans le même abri est due généralement à des facteurs écologiques similaires.

Dans certains cas cependant, un élément psychologique doit être envisagé, dû aux caractéristiques sociales d'une espèce, la sociabilité ne se manifestant pas seulement envers des individus de l'espèce. Dans tous les cas de rassemblements de Cheiroptères d'espèces différentes, nous parlerons de groupements extra-spécifiques.

4. Le comportement social des individus d'une espèce déterminée. — De nombreux facteurs écologiques, physiologiques et surtout psychologiques paraissent responsables de la tendance au grégarisme. Ici encore, les seuls éléments que nous possédons sont relatifs à une fraction limitée de l'actogramme journalier, à savoir le repos dans l'abri diurne.

5. Les groupements sexuels. — Les facteurs sexuels sont responsables de nombreux groupements bien déterminés chez les Cheiroptères.

Il est clair que notre étude devra se limiter à être forcément descriptive et se contentera de synthétiser les éléments communiqués dans l'examen des espèces.

I. — SYSTÉMATIQUE DES GROUPEMENTS ET DE LA SOCIABILITÉ.

A. — Véritables associations.

1. Parasites.

Il existe une véritable association entre la Chauve-souris, hôte, et ses parasites internes ou externes; ceux-ci ont été récoltés systématiquement et feront l'objet d'études ultérieures (Diptères pupipares, Acariens, Nématodes, etc.).

2. Guanobies.

La présence à l'intérieur des gîtes de Cheiroptères de dépôts, parfois assez importants, de guano a amené la présence d'une faune très spécialisée; les arbres creux, par exemple, donnent abri à de nombreux petits Invertébrés, depuis les xylophages, les détritophages, les guanophiles jusqu'aux véritables guanobies. L'examen systématique des récoltes faites dans ces milieux montrera vraisemblablement l'existence d'une micro-faune essentiellement différente selon les caractéristiques des excréments; les déjections des *Rhinolophidae* et des *Molossidae* ne présentent morphologiquement et sans doute chimiquement aucune similitude.

Les dépôts de guano et de détritrus des fissures ou trous d'arbres occupés par *Eptesicus garambae* et *Tadarida midas* sont fréquentés par des Blattes (larves et adultes), des Cancrelats et de nombreux *Reduviidae*. La taille de ces Invertébrés est comparable à celle des proies normales des Chauves-

souris. Ces dernières ne se nourrissent jamais des Insectes qui vivent dans ces cavités : incapacité physiologique ou morphologique de capturer sa proie en dehors du vol, spécialisation alimentaire très poussée ou plus vraisemblablement zone d'épargne ?

B. — Occupation en commun d'un abri similaire par des Cheiroptères et d'autres Vertébrés.

1. Vertébrés non-Mammifères.

a) BATRACIENS.

La pseudo-grotte de la Nakobo (II/dd/8) est occupée par de fréquents *Ranidae*, à proximité des *Hipposideros caffer centralis* et *Hipposideros abae*; il s'agit indiscutablement d'un phototropisme négatif et d'un hygrotropisme, en saison sèche. Rappelons qu'en Europe, il n'est pas exceptionnel de trouver des Crapauds (*Bufo bufo*) et des Salamandres (*Salamandra taeniata*) dans le fond de certaines cavernes, non loin des *Rhinolophus hipposideros*.

b) REPTILES.

La fréquence de Geckos (*Gekkonidae*) est à noter à l'intérieur des grands arbres creux de galeries forestières ou des cavernes; des groupements de ces Reptiles parfois assez nombreux se forment avec des Cheiroptères :

- avec *Rhinolophus alcyone alcyone* (4666);
- avec *Nycteris arge* (4380);
- avec *Hipposideros abae* et *Hipposideros caffer centralis* (II/dd/8);
- avec *Hipposideros cyclops* (4648);
- avec *Nycteris nana*.

Le phototropisme négatif est sans doute aussi à l'origine de ces groupements.

La présence de Serpents est plus étrange :

- 4376 : « Wopupe » — dialecte azande — avec des *Hipposideros cyclops* dans un grand creux d'arbre, en galerie forestière;
- 3514 : squelette de petit serpent dans une fissure avec des *Tadarida faradjius*.

Ces Reptiles chassent sans doute des petits Rongeurs arboricoles, quoiqu'il ne soit pas exclu qu'ils se nourrissent occasionnellement de Chauves-souris. Les Serpents « Bagawege » (1 mars 1951) sont très communs sur les branches des buissons rivulaires où se suspendent *Nycteris hispida* et *Epomophorus anurus* (confluent Nambira-Garamba).

c) OISEAUX.

Rappelons que *Machaerhamphus anderssoni* se nourrit principalement de Chauves-souris (H. LANG et J. CHAPIN, 1917); nous verrons plus loin qu'il convient de considérer les Rapaces diurnes et nocturnes comme des ennemis caractérisés des Cheiroptères.

- L'intérêt des observations suivantes est donc particulièrement accentué :
- Effraie, *Tyto alba affinis*, dans un creux d'arbre en galerie en même temps que *Nycteris nana* (3493);
 - Effraie, *Tyto alba affinis*, dans une caverne occupée par *Taphozous sudani* et *Rhinolophus abae*;
 - Hibou, sp. ?, dans roches près d'un arbre; colonie de *Tadarida midas* (4356-4357) (Fig. 39);
 - Hibou *Strigidae* gen. ? et son jeune, dans une fourche d'arbre, en savane, à moins d'un mètre du point de sortie d'une fissure occupée par des *Tadarida faradjus* (4735);
 - Hibou et *Tadarida midas* (4726).



Photo J. VERSCHUREN

FIG. 39. — Ndelele. Jeunes Hiboux, dans un nid établi à proximité d'une colonie de *Tadarida midas* (SUNDEVALL) (zone d'épargne).

Une zone d'épargne paraît donc nettement établie autour du nid ou du gîte habituel du Rapace nocturne.

Envers les autres Oiseaux, les Chauves-souris témoignent d'une indifférence presque complète : *Myrmecocichla nigra* nichant dans les terriers d'Oryctérope, occupés aussi par *Nycteris luteola*; petits Passereaux des buissons fréquentés également par *Nycteris hispida* et *Lavia frons*. Les Cheiroptères chassent, la nuit, au-dessus des feux de brousse, en même temps que les Engoulevents (*Caprimulgus*, *Macrodipteryx*, etc.).

Nous avons trouvé des nids d'Hirondelles, *Hirundo* sp., à proximité immédiate de *Nycteris hispida*, en galerie forestière et de *Taphozous sudani* et *Rhinolophus abae*, à l'entrée de pseudo-grottes granitiques. Rappelons ici les « associations » Chiens-volants Oiseaux rapportées par M. EISENTRAUT (1945) :

- Souterrains avec *Roussettus* et Pigeons de roches à Aden (THOMAS) et Chypre (BATES);
- Cocotiers, abri diurne des Roussettes (*Pteropus giganteus*) et abri nocturne de *Corvidae* à Ceylan (WILLEY).

Des colonies de *Molossidae* peuvent être établies dans des fissures, dans le tronc de grands *Khaya grandifoliola* dont la cime donne abri à de nombreux nids de Marabouts (*Leptoptilos crumeniferus*).

2. Autres Mammifères.

a) RONGEURS.

Les groupements entre Cheiroptères et Rongeurs sont purement accidentels, par suite de l'occupation d'un même abri; ils peuvent durer un temps assez long si le milieu est très spécialisé, sans avantage apparent pour chacune des parties. Ces deux groupes de Mammifères paraissent complètement indifférents l'un à l'autre.

Muridae : ceux-ci pénètrent occasionnellement dans les greniers occupés par *Tadarida condylura*; la fissure où fut trouvé d'autre part le seul *Tadarida pumila* est un biotope typique de *Dendromus* sp.

Leporidae : des *Lepus marjorita* s'abritent pendant la journée dans des cavités de massifs rocheux habités également par *Taphozous sudani* (Bia-dimbi).

Gliridae et *Sciuridae* : 4376 et 4648 : *Claviglis* sp. fréquente régulièrement les grands arbres creux, dans les galeries forestières, en même temps qu'*Hipposideros cyclops*.

Des débris abondants de fruits, nourriture des *Gliridae* ou des *Sciuridae*, ont été également trouvés à la base de cavités habitées par *Rhinolophus alcyone*. Il s'agit d'une simple similitude d'abri diurne chez des animaux nocturnes à phototropisme négatif.

Hystriidae : des piquants de Porcs-épics (*Hystrix* sp.) ont été trouvés au mont Uduku dans une pseudo-grotte granitique occupée par *Hipposideros nanus* et à la source de la Maleli dans une cavité souterraine, gîte de *Nycteris luteola* et *Rhinolophus landeri*. Ces abris étant très exigus, les contacts paraissaient assez accentués entre deux groupes de Mammifères très dissemblables.

b) CARNIVORES.

Il n'est pas exclu que certains Carnivores se nourrissent occasionnellement de Cheiroptères libres. Nous avons, d'autre part, trouvé dans une cavité souterraine proche de la source de la Pidigala, gîte diurne

de nombreux *Hipposideros caffer centralis* et *Hipposideros abae*, des excréments frais de Lions (*Leo leo*); ces cavernes peuvent également servir d'abris assez régulièrement aux Léopards (*Panthera pardus*) et Hyènes (*Crocotta crocuta*). Il est douteux que ces grands Carnassiers s'attaquent aux Chauves-souris.

c) TUBULIDENTATA.

Des *Nycteris luteola* ont été trouvés à plusieurs reprises dans des terriers d'Oryctérope (*Orycteropus afer*); sans pouvoir assurer que les cavités étaient encore habitées par le Mammifère termitophage dans



Photo J. VERSCHUREN.

FIG. 40. — Mont Bagunda. Formation d'une cavité souterraine par les *Suidae* et d'autres Ongulés, sur pente érodée.

chacun des cas, il est certain que le fait se produit au moins occasionnellement. Ce groupement n'est pas indifférent et les Cheiroptères en sont les bénéficiaires par suite de la création de leur abri. Notons à ce sujet que GEIGY (1955) a fait part tout récemment de la présence de Cheiroptères indéterminés dans un terrier d'Oryctérope, occupé temporairement par des Phacochères (*Phacochoerus porcus*).

d) ONGULES.

Les Ongulés paraissent jouer un rôle important dans la création de certaines cavités souterraines creusées dans le kaolin et servant principalement d'abri à *Hipposideros caffer centralis* et *Hipposideros abae*,

(sources de l'Aka et de la Keroma); il s'agit à l'origine de talus plus ou moins verticaux à flanc de ravins (fig. 40). Les Ongulés viennent y absorber régulièrement la terre qui renferme de nombreux éléments salins affectionnés par ces Mammifères; ils creusent bientôt en profondeur et les *Suidae*, surtout les *Potamochoerus porcus*, créent des petites excavations qui se transforment progressivement en galeries plus profondes. Les Sangliers sauvages continuent à venir se nourrir dans ces cavités après l'occupation de celles-ci par des colonies de Chauves-souris; Ongulés et Cheiroptères ne semblent se manifester aucune hostilité. Les Cheiroptères paraissent à nouveau les bénéficiaires du groupement.

Les autres contacts entre ces deux groupes de Mammifères sont peu importants; en dehors de ces conditions, nous avons constaté cependant la présence d'ossements de Rhinocéros, *Ceratotherium simum cottoni* dans la cavité de la Haute-Pidigala, occupée par *Hipposideros caffer centralis* et *Hipposideros abae*.

Une pseudo-grotte granitique du mont Tungu est habitée simultanément par le Daman, *Procavia johnstoni* et *Rhinolophus abae*.

Les *Eptesicus garambae* s'abritent habituellement en dessous des écorces de certaines essences de savane. Les plaques sont souvent enlevées par les Éléphants qui viennent s'en nourrir ou qui les font tomber en se frottant contre l'arbre. Dans certains cas, l'Éléphant accélère le processus de séparation de l'écorce et crée des milieux favorables, mais il peut aussi détruire des colonies déjà installées.

Les Cheiroptères externes, en particulier *Nycteris hispida*, sont souvent mis en fuite par les grands Ongulés lors des déplacements de ces derniers dans les buissons des galeries forestières denses.

Les grands *Vitex Doniana* — essences typiques de la savane du Parc National de la Garamba —, abris réguliers de la plupart des *Molossidae* phytophiles, constituent d'autre part des points importants dans le territoire de plusieurs grands Ongulés, en particulier le Rhinocéros blanc, *Ceratotherium simum cottoni*, qui passent une grande partie de la journée à l'ombre de ces arbres.

C. — Rassemblements extra-spécifiques de Cheiroptères.

La présence simultanée, dans le même abri, de Cheiroptères d'espèces différentes n'a aucun caractère obligatoire, puisque presque toutes les espèces qui interviennent dans des rassemblements hétérogènes ont également été trouvées isolément.

1. Grands groupements polyspécifiques.

Rassemblements contenant plusieurs centaines d'individus d'espèces différentes.

a) Équilibrés. — Nombre plus ou moins égal d'individus de chacun des éléments de l'association.

Le groupement *Hipposideros abae*-*Hipposideros caffer centralis* est constant en ce qui concerne la première espèce; celle-ci n'a jamais été trouvée isolément tandis qu'*Hipposideros caffer centralis* qui fréquente également un milieu anthropique peut aussi former des rassemblements monospécifiques.

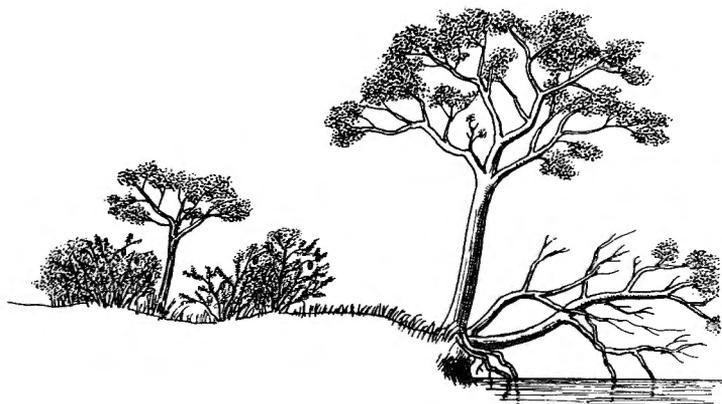


FIG. 41. — Représentation schématique du milieu des Cheiroptères externes à habitat rapproché.

b) Non équilibrés. — Majorité absolue d'un des membres de l'association :

Tadarida condylura : plus de 150 individus, dans un arbre creux, avec un *Tadarida trevori* (seule femelle d'une espèce parmi tous des mâles de l'autre) (Iso/2).

Hipposideros caffer centralis et *Hipposideros abae* (dominants) + *Rhinolophus landeri lobatus* (minorité) (Aka/8).

Hipposideros caffer centralis (dominants) + *Hipposideros nanus* (minorité) (Nambiliki).

Hipposideros caffer centralis et *Hipposideros abae* + *Roussettus* sp. (Pidigala/8).

2. Petits groupements polyspécifiques.

Colonies comptant au maximum quelques dizaines d'individus.

a) Équilibrés :

Rhinolophus abae + *Taphozous sudani* (Ndelele).

Nycteris arge + *Hipposideros cyclops* (Inimvua).

Tadarida major + *Tadarida ansorgei* (Biadimbi).

Les deux premiers groupements sont presque réguliers.

b) Non équilibrés :

Nycteris luteola (dominants) + *Rhinolophus landeri* (minorité)
(Maleli/8).

Tadarida faradjius (dominants) + *Tadarida midas* (minorité) +
Nycticeius (Scoteinus) schlieffeni (minorité) (Bagunda).

Les groupements extra-spécifiques les plus fréquents au Parc National de la Garamba sembleraient les suivants :

Hipposideros abae + *Hipposideros caffer centralis*.

Nycteris arge + *Hipposideros cyclops*.

Tadarida major + *Tadarida ansorgei*.

Rhinolophus abae + *Taphozous sudani*.

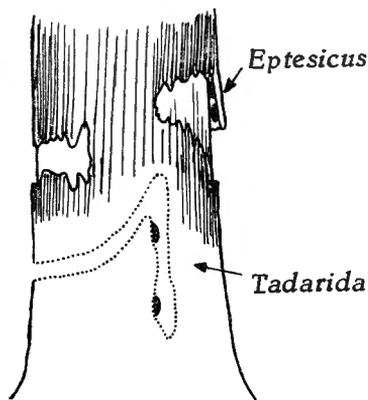


FIG. 42. — Schéma de pseudo-groupement chez des Chiroptères arboricoles.

3. Rapprochements d'espèces externes.

Certains Chiroptères externes se suspendent régulièrement à proximité les uns des autres, parfois à moins d'un mètre et ne témoignent, en tout cas, d'aucune répulsion. Ce cas s'observe principalement dans certains buissons au bord de la rivière Garamba ou dans les têtes de sources à galerie forestière (fig. 41).

Epomophorus anurus + *Lavia frons* + *Nycteris hispida* + *Taphozous mauritanus*.

Les abris de ces espèces sont différents, mais les rassemblements se font temporairement aux points de contact :

Epomophorus anurus : indistinctement tous les niveaux.

Taphozous mauritanus : troncs.

Lavia frons : strate moyenne et supérieure.

Nycteris hispida : strate inférieure.

4. Espèces ne formant jamais de groupements extra-spécifiques.

Certains Cheiroptères ne participent jamais à des rassemblements hétérogènes; dans certains cas, il s'agit de Chauves-souris grégaires ou semi-grégaires intra-spécifiques : *Tadarida condylura*; mais la plupart d'entre elles sont aussi des solitaires plus ou moins marqués au sein de leur espèce et ne forment pas de rassemblements intra-spécifiques :

Myonycteris wroughtoni.
Micropteropus pusillus.
Nycteris nana.

Nycteris grandis.
Pipistrellus nanus.

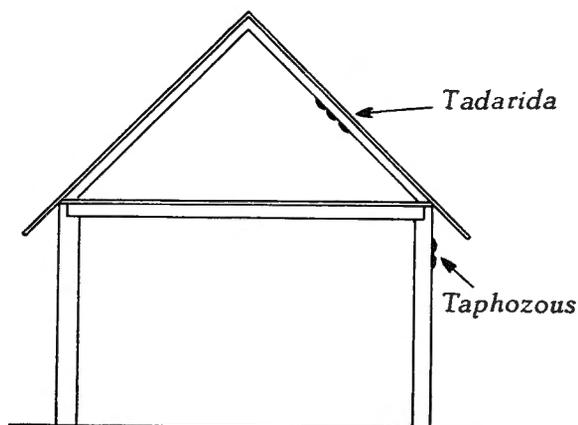


FIG. 43. — Schéma de pseudo-groupement chez des Cheiroptères anthropophiles.

5. Espèces douteuses.

Le manque d'observations ne permet pas de déterminer si les Cheiroptères suivants peuvent participer à des rassemblements hétérogènes :

Taphozous nudiventris.
Nycteris thebaïca.
Rhinolophus alcyone.
Tadarida limbata.

Tadarida pumila.
Otomops martiensseni.
Eptesicus rendalli.
Scotophilus nigrita.

6. Pseudo-groupements.

Certains Cheiroptères internes vivent dans des abris très rapprochés topographiquement; la distance est minime mais une véritable cloison matérielle les sépare et il n'y a pas de communication possible :

Tadarida midas et *Tadarida faradjius* dans des fissures différentes du même arbre.

Eptesicus garambae dans les anfractuosités des écorces et *Tadarida midas* ou *Tadarida faradjius* dans les creux des mêmes arbres (fig. 42).

Tadarida condylura dans les combles des maisons européennes et *Taphozous mauritanus* sur les parois extérieures, à proximité immédiate des points de sortie des *Molossidae* (fig. 43).

Il y a donc seulement une proximité topographique; la similitude d'abri fait défaut. Nous attribuons le nom provisoire de « pseudo-groupement » aux divers cas venant d'être examinés.

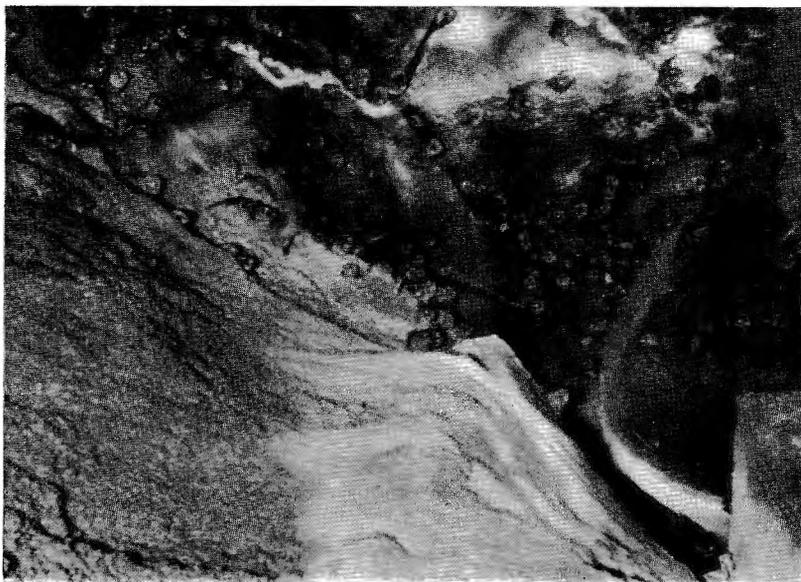


Photo J. VERSCHUREN.

FIG. 44. — Nambiliki/Dungu.

Cheiroptères grégaires : colonie d'*Hipposideros caffer centralis* ANDERSEN dans une cavité souterraine granitique.

D. — Comportement social d'une espèce.

Envisageons ici la tendance des Cheiroptères à former dans l'abri diurne des groupes plus ou moins importants. Nous distinguerons ainsi des espèces grégaires, semi-grégaires et solitaires. Deux remarques doivent être faites préalablement à leur étude :

1° Nous ne tenons plus compte des groupements extra-spécifiques : *Tadarida trevori*, seul spécimen de son espèce parmi 150 *Tadarida condylura* sera considéré comme solitaire.

2° Il est parfois difficile de classer un Cheiroptère dans une subdivision déterminée, car nombre d'espèces peuvent être à la fois gré-

gaires ou solitaires, suivant les circonstances; dans ces cas, nous reprendrons l'espèce en question sous chaque rubrique. Les dimensions de l'abri occupé temporairement peuvent déterminer si le Cheiroptère est grégaire ou semi-grégaire.

1. Grégaires de contact.

Chauves-souris vivant en colonies d'au moins une centaine d'individus en contact étroit l'un avec l'autre, donc toujours des espèces internes, du moins au Parc National de la Garamba :

Tadarida condylura aussi bien dans le milieu primitif naturel (150 individus) que dans le biotope anthropique secondaire (plusieurs centaines).

2. Grégaires libres (fig. 44).

Au moins une centaine d'individus, mais sans contact entre les individus; espèces généralement internes :

Hipposideros caffer centralis.

Hipposideros abae.

En dehors de la région étudiée, on observe aussi des grands rassemblements de Cheiroptères libres chez des espèces externes de grande taille (*Pteropidae*). De nombreux auteurs font mention de pareils rassemblements chez *Hypsignathus monstrosus* et *Eidolon helvum*; des photos ont été publiées. Ces Chiens-volants forestiers ne sont pas trouvés au Parc National de la Garamba.

L'absence de rassemblements importants chez la plupart des Cheiroptères externes de petite taille peut s'expliquer aisément : ces colonies seraient trop directement exposées aux ennemis; le mimétisme (?) et surtout la dispersion des Cheiroptères externes paraissent des défenses efficaces. Seules des espèces de grande taille, puissantes et en état de se défendre directement contre leurs principaux ennemis (Rapaces) ont pu former de grandes colonies, exposées à la vue.

3. Semi-grégaires de contact.

Les rassemblements ne dépassent pas quelques dizaines d'individus, étroitement serrés. Certaines des espèces peuvent être aussi occasionnellement grégaires ou solitaires. Nous trouvons ici des Cheiroptères externes (certains *Emballonuridae*) et internes (*Molossidae* et *Vespertilionidae*).

Taphozous mauritanus : également solitaire.

Taphozous sudani : également grégaire.

Tadarida ansorgei.

Tadarida major.

Tadarida limbata.

Tadarida pumila.

Tadarida faradjius.

Tadarida condylura : également grégaire.

Eptesicus garambae.

4. Semi-grégaires libres.

La majorité des Cheiroptères libres, externes ou internes, peuvent être rangés dans cette catégorie.

Un certain grégarisme pourrait donc être considéré comme un caractère général propre à la plupart des Chauves-souris.

Presque tous les rassemblements envisagés ci-après comptent de moins d'une demi-douzaine à quelques dizaines d'individus :

Externes :

- Epomophorus anurus*.
- Micropteropus pusillus* : aussi solitaire.
- Lavia frons* : aussi solitaire.
- Nycteris hispida* : aussi solitaire.

Internes :

- Nycteris luteola* : aussi solitaire.
- Nycteris thebaica*.
- Nycteris arge*.
- Nycteris nana*.
- Rhinolophus landeri* : aussi solitaire.
- Rhinolophus abae*.
- Rhinolophus alcyone* : aussi solitaire.
- Hipposideros cyclops* : aussi solitaire.
- Hipposideros abae* : aussi grégaire.
- Hipposideros caffer centralis* : aussi grégaire ou parfois solitaire.
- Hipposideros beatus maximus* : aussi solitaire.
- Hipposideros nanus*.

5. Couples.

Ceux-ci sont très irréguliers chez les Cheiroptères; des groupes de deux individus sont d'ailleurs souvent de sexe semblable. Les *Nycteridae* paraissent seuls former de véritables « couples », sans cependant aucun caractère de permanence :

- Taphozous mauritanus* : aussi solitaire ou semi-grégaire.
- Nycteris arge* : également semi-grégaire.
- Nycteris nana* : couples très fréquents, avec ou sans juvéniles; également semi-grégaire.
- Nycteris hispida* : également semi-grégaire.

6. Solitaires.

Il est très difficile de déterminer quelles sont les espèces « solitaires »; nous avons vu que la plupart d'entre elles sont aussi semi-grégaires; le nombre de captures ou d'observations de certaines Chauves-souris est d'ailleurs insuffisant pour pouvoir tirer des conclusions. Les Cheiroptères vivant isolément paraissent l'exception, en particulier dans la région étudiée.

Solitaires réels (?) :

Nycteris grandis.

Cet énorme *Nycteridae* semblerait la seule espèce réellement solitaire du Parc National de la Garamba.

Solitaires moins typiques ou occasionnels (aussi semi-grégaires) :

*Epomops franqueti.**Epomophorus anurus.**Micropteropus pusillus.**Myonycteris wroughioni.**Taphozous mauritanus.**Nycteris arge.**Nycteris nana.**Nycteris hispidia.**Lavia frons.**Rhinolophus atcyone.**Hipposideros cyclops.**Hipposideros beatus maximus.**Hipposideros caffer centralis* (surtout dans son milieu secondaire).*Pipistrellus nanus.**Pipistrellus culex* (?).

Solitaires possibles (éléments insuffisants) :

*Taphozous nudiventris.**Otomops martiensseni.**Eptesicus rendalli.*

Solitaires intra-spécifiques, mais non extra-spécifiques :

*Rhinolophus landeri lobatus.**Tadarida trevori.**Nycticeius schlieffeni.*

E. — Groupements sexuels.

Ceux-ci sont examinés plus en détails dans d'autres chapitres (Reproduction - Sex-ratio et populations). Il est difficile d'établir si une ségrégation sexuelle existe réellement chez une espèce déterminée : il conviendrait dans ce but d'être en mesure de suivre la même colonie au cours de tout un cycle annuel; la formation de véritables maternités paraît indiscutable chez quelques espèces au moment de la reproduction; les mâles s'écartent alors complètement des femelles et paraissent former parfois, eux aussi, des rassemblements. La sex-ratio vient se greffer sur ce problème et peut fausser les conclusions : chez les espèces à grande polygamie, où les mâles sont rares (*Tadarida midas*), il est indispensable de faire de nombreuses captures pour que les résultats soient significatifs.

Ségrégation sexuelle probable (du moins temporairement) :

*Tadarida major.**Tadarida condylura.**Eptesicus garambae.*

Espèce	Grégaire	Semi-grégaire	Solitaire
<i>Epomops franqueti</i>			
<i>Epomophorus anurus</i>			
<i>Micropteropus pusillus</i>			
<i>Myonycteris wroughtoni</i>			
<i>Taphozous mauritanus</i>			
<i>Taphozous sudani</i>			
<i>Taphozous nudiventris</i>			
<i>Nycteris arge</i>			
<i>Nycteris nana</i>			
<i>Nycteris hispida</i>			
<i>Nycteris grandis</i>			
<i>Nycteris thebaïca</i>			
<i>Nycteris luteola</i>			
<i>Lavia frons</i>			
<i>Rhinolophus abae</i>			
<i>Rhinolophus landeri</i>			
<i>Rhinolophus alcyone</i>			
<i>Hipposideros cyclops</i>			
<i>Hipposideros abae</i>			
<i>Hipposideros caffer</i>			
<i>Hipposideros nanus</i>			
<i>Hipposideros beatus</i>			
<i>Tadarida ansorgei</i>			
<i>Tadarida pumila</i>			
<i>Tadarida limbata</i>			
<i>Tadarida major</i>			
<i>Tadarida condylura</i>			
<i>Tadarida faradjius</i>			
<i>Tadarida midas</i>			
<i>Tadarida trevori</i>			
<i>Otomops martiensseni</i>			
<i>Eptesicus minutus</i>			
<i>Eptesicus garambae</i>			
<i>Eptesicus rendalli</i>			
<i>Pipistrellus nanus</i>			
<i>Pipistrellus culex(?)</i>			
<i>Nycticeius schlieffeni</i>			
<i>Scotophilus nigrata</i>			

FIG. 45. — Tableau comparatif montrant la sociabilité intra-spécifique des Cheiroptères, classés par ordre systématique.

Les zones hachurées sont relatives à la sociabilité extra-spécifique.

Ségrégation sexuelle possible :

Taphozous sudani.
Nycteris luteola.
Hipposideros nanus.
Tadarida limbata.

Tadarida faradjius.
Tadarida midas.
Scotophilus nigrata.
Pipistrellus culex(?).

Chez beaucoup d'espèces, le non-isolement sexuel est de règle au moment de la mise-bas et de l'allaitement, en particulier chez la plupart des *Rhinolophidae* (surtout *Hipposideros caffer centralis* et *Hipposideros abae*) et des *Nycteridae*. On remarque qu'il s'agit de Cheiroptères libres. Les rapports entre individus étant déjà normalement moins accentués que chez les Cheiroptères de contact, on s'explique assez aisément qu'un isolement supplémentaire ne soit pas indispensable au moment de la reproduction. Il paraît normal que la ségrégation sexuelle, pendant la période des naissances, soit surtout marquée chez les Cheiroptères de contact, les mâles n'ayant plus aucun rôle à jouer à ce moment et leur présence risquant même d'être nuisible aux nouveau-nés.

II. — SOCIABILITÉ ET CLASSIFICATIONS DES CHEIROPTÈRES.

A. — Sociabilité intra-spécifique et classifications systématiques.

Le tableau (fig. 45) exprime la valeur de chaque espèce en fonction de son caractère grégaire ou solitaire.

L'insuffisance des données — en particulier au sujet de certaines espèces — ne permet guère d'établir dès maintenant un tableau basé uniquement sur des éléments numériques; il est donc forcément empirique. Malgré ses imperfections, il donne une idée relative de la sociabilité des Cheiroptères du Parc National de la Garamba.

Les superficies marquées en hachuré représentent les groupements dus à la présence d'une autre espèce de Cheiroptère pour autant qu'ils modifient considérablement le caractère social d'une espèce prise isolément (*Tadarida trevori*, solitaire strict monospécifique et grégaire hétérospécifique).

Quelles conclusions pouvons-nous tirer de ce tableau ?

- a) Dominance des espèces semi-grégaires;
- b) Rareté des véritables espèces grégaires;
- c) Grand nombre d'espèces à la fois semi-grégaires et solitaires;
- d) Relative homogénéité du caractère social dans certaines familles systématiques, malgré des exceptions; hétérogénéité complète dans d'autres.

1. *Pteropidae* : les Chiens-volants du Parc National de la Garamba ne forment pas de grands rassemblements; les petites espèces de savane sont même à tendance franchement solitaire. Si l'on tenait compte des grands *Pteropidae* des régions forestières, le caractère grégaire de la famille serait beaucoup plus accusé.

2. *Emballonuridae* : dominance des espèces solitaires ou semi-grégaires.

3. *Nycteridae* : dominance des espèces solitaires ou formant de petits groupements; absence complète de colonies.

4. *Megadermidae* : mêmes remarques que pour les *Nycteridae*.

Espèce	Grégaire	Semi-grégaire	Individuel
EXTERNES LIBRES			
<i>Epomops franqueti</i>			
<i>Epomophorus anurus</i>			
<i>Micropteropus pusillus</i>			
<i>Myonycteris wroughtoni</i>			
<i>Nycteris hispida</i>			
<i>Lavia frons</i>			
<i>Hipposideros beatus</i>			
EXTERNES DE CONTACT			
<i>Taphozous mauritanus</i>			
<i>Taphozous nudiventris</i>			
INTERNES LIBRES			
<i>Nycteris arge</i>			
<i>Nycteris nana</i>			
<i>Nycteris grandis</i>			
<i>Nycteris thebaïca</i>			
<i>Nycteris luteola</i>			
<i>Rhinolophus abae</i>			
<i>Rhinolophus landeri</i>			
<i>Rhinolophus alcyone</i>			
<i>Hipposideros cyclops</i>			
<i>Hipposideros abae</i>			
<i>Hipposideros caffer</i>			
<i>Hipposideros nanus</i>			
INTERNES DE CONTACT			
<i>Taphozous sudani</i>			
<i>Tadarida ansorgei</i>			
<i>Tadarida pumila</i>			
<i>Tadarida limbata</i>			
<i>Tadarida major</i>			
<i>Tadarida condylura</i>			
<i>Tadarida faradjus</i>			
<i>Tadarida midas</i>			
<i>Tadarida trevori</i>			
<i>Otomops martiensseni</i>			
<i>Eptesicus minutus</i>			
<i>Eptesicus garambae</i>			
<i>Nycticeius schlieffeni</i>			
<i>Scotophilus nigrata</i>			

FIG. 46. — Tableau comparatif montrant la sociabilité intra-spécifique des Chiroptères, classés par ordre étho-écologique.

Les zones hachurées sont relatives à la sociabilité extra-spécifique.

5. *Rhinolophidae* : grande hétérogénéité sociale d'après les espèces; à l'intérieur de plusieurs de celles-ci, plasticité grégaire très marquée. Rares Chiroptères solitaires (*Hipposideros beatus maximus*).

6. *Molossidae* : famille très homogène et où domine le semi-grégarisme, avec possibilité de très gros groupements. Guère d'espèces solitaires : *Otomops martiensseni*, seule exception très notable. Il s'agit d'ailleurs d'un

genre très différent et séparé nettement des autres *Molossidae* par ses caractéristiques morphologiques.

7. *Vespertilionidae* : dominance des espèces solitaires, avec possibilité de rassemblements; dans d'autres régions géographiques, les *Vespertilionidae* forment des colonies considérables (*Myotis myotis* d'Europe — maternités). Rappelons que les *Vespertilionidae* ne constituent pas en Afrique centrale les Cheiroptères les plus abondants, comme dans les régions tempérées.

B. — Sociabilité intra-spécifique et classifications écologiques.

Nous examinerons ici le caractère social de chaque espèce en suivant les classifications écologiques (fig. 46).

Pipistrellus nanus et *Eptesicus rendalli* n'apparaissent pas dans cette classification.

Ce tableau (fig. 46) montre immédiatement que les groupements écologiques sont plus homogènes que les familles systématiques et comportent moins d'exceptions au point de vue de la sociabilité des espèces :

1. Les Cheiroptères solitaires se rencontrent principalement chez les espèces externes; ce fait est indiscutablement en rapport avec la sécurité indispensables aux Chauves-souris (cfr. supra).

2. Les Cheiroptères grégaires s'observent presque exclusivement chez les espèces internes (cfr. supra : grands *Pteropidae*),

3. Les Cheiroptères semi-grégaires sont presque tous des espèces internes.

Les groupements écologiques sont donc caractérisés par les éléments suivants :

a) Externes libres : espèces solitaires ou ne formant que des groupements de peu d'importance. Jamais de grandes colonies.

b) Externes de contact : espèces solitaires, malgré la sécurité relative des parois.

c) Internes libres : dominance des espèces semi-grégaires; le caractère d'isolement des solitaires n'est jamais aussi marqué que chez les externes. Grands groupements uniquement chez les lithophiles.

d) Internes de contact : malgré l'hétérogénéité systématique de ce groupe écologique (*Molossidae* + *Vespertilionidae*), grande homogénéité sociologique. Dominance des semi-grégaires et des grégaires. Solitaires peu nombreux.

C. — Rassemblements extra-spécifiques et classifications (fig. 47).

1. Les groupements extra-spécifiques entre Cheiroptères sont peu nombreux dans l'ensemble et absolument négligeables par rapport au nombre total de combinaisons possibles.

2. La plupart des familles systématiques participent aux groupements, à l'exception des *Megadermidae* et des *Pteropidae* (espèces externes). Les *Rhinolophidae* et les *Molossidae* jouent le rôle le plus important.

3. Sur un total de 10 groupements extra-spécifiques nous en observons 5 entre des espèces de familles différentes et 5 entre des espèces de même famille.

4. Les groupements entre espèces de familles différentes se font de la façon suivante :

<i>Vespertilionidae</i>	<i>Molossidae</i> .
<i>Nycteridae</i>	<i>Rhinolophidae</i> .
<i>Emballonuridae</i>	<i>Rhinolophidae</i> .

5. Les groupements sont plus fréquents entre Cheiroptères internes libres qu'entre espèces internes de contact; dans ce dernier cas, les rassemblements semblent plus souvent intra-spécifiques.

III. — CAUSES ET AVANTAGES DES GROUPEMENTS.

Il est certain que la plupart des « associations », telles que nous les avons examinées, ne constituent en réalité que de simples occupations temporaires en commun d'un milieu similaire; les deux espèces ne vivent ensemble que par simple convergence écologique et ne paraissent guère retirer d'avantages réels de leur groupement. Il en va en particulier de la sorte pour les « associations » entre Chauves-souris et Batraciens, Reptiles et Oiseaux; le cas n'est pas essentiellement différent lorsque nous trouvons ensemble des Cheiroptères et des Rongeurs.

Certains de ces groupements, malgré leur caractère facultatif et temporaire, peuvent cependant avoir des conséquences importantes, soit directement par action sur l'un ou l'autre des constituants, soit indirectement par des modifications apportées au milieu.

A. — Influence directe.

Elle n'est apparente que lors de groupements entre Cheiroptères d'espèces différentes. Nous avons noté plus haut que les colonies importantes s'observaient presque uniquement chez les Chauves-souris internes, colonies très localisées, ce qui rend nécessaire la concentration des individus. Les Cheiroptères grégaires ou semi-grégaires paraissent retirer trois avantages de leurs groupements.

1. La sécurité : Il est clair que des colonies sont moins vulnérables à certains prédateurs que des individus isolés; les rassemblements se font cependant plus vite repérer.

2. Une contribution à la thermorégulation et à la régulation de l'évaporation.

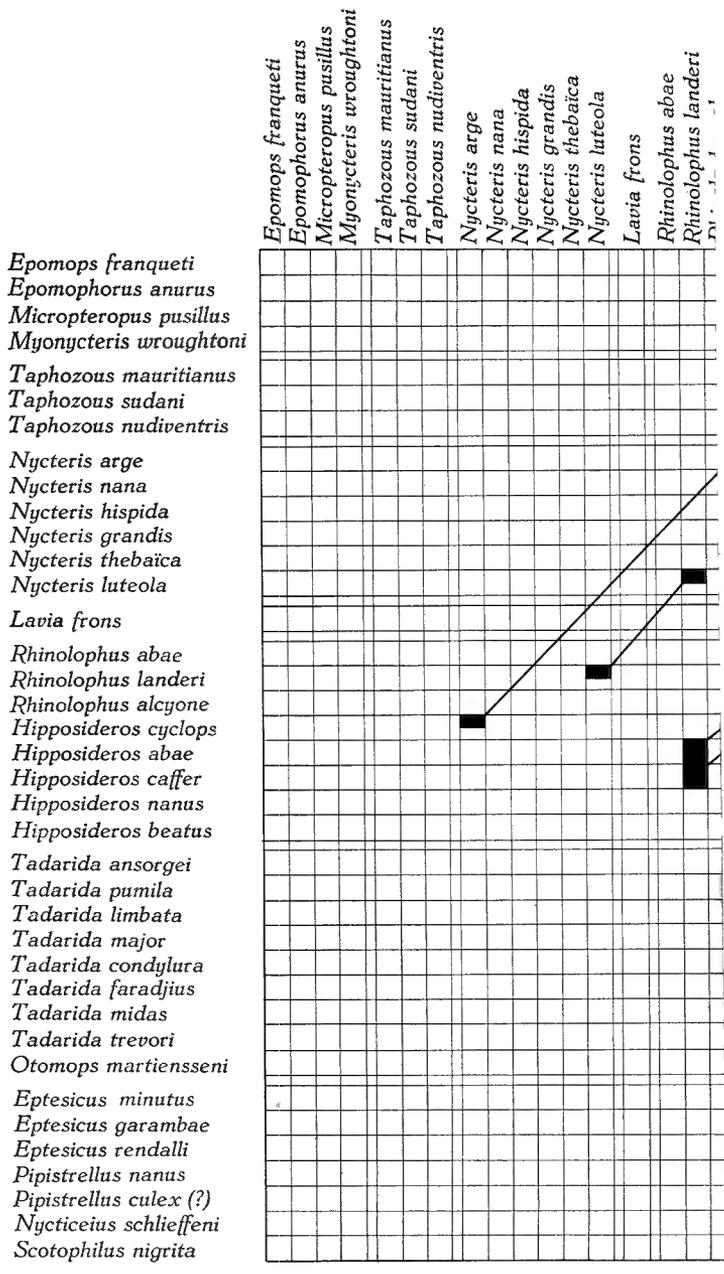
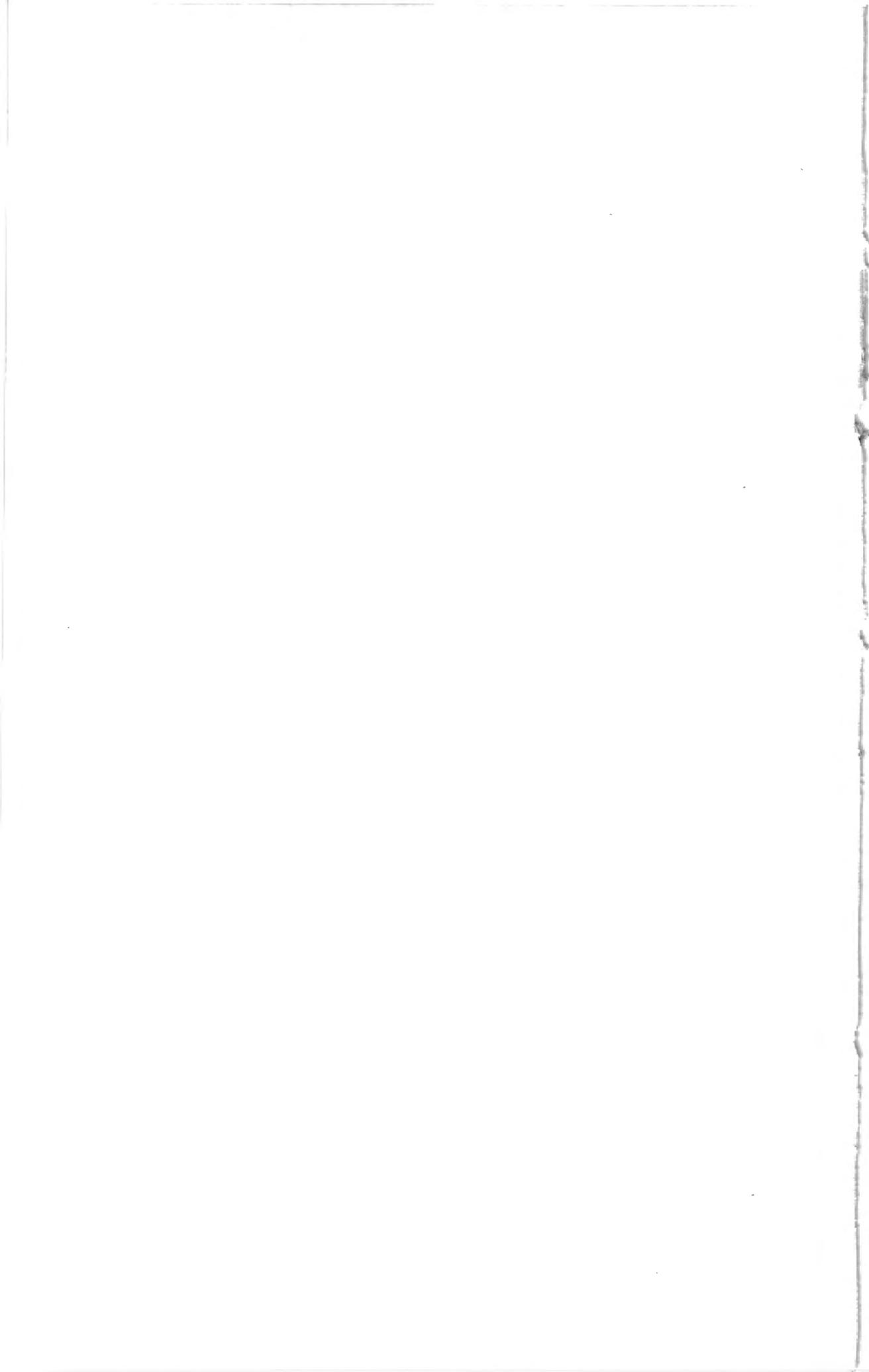


FIG. 47. — Schéma des groupements extra-
au Parc National de la



Ces facteurs nécessitent une étude physiologique approfondie qui ne trouve pas sa place ici. Le cas des Cheiroptères de contact et des Cheiroptères libres est essentiellement différent : l'influence directe des rassemblements d'individus est difficile à déterminer chez les seconds; chez les premiers, les contacts étroits entre les corps jouent un rôle indiscutable dans la lutte contre la chaleur, en particulier chez les *Molossidac* où la température de l'abri diurne est fréquemment très élevée; les surfaces des corps en contact avec l'air parfois très sec de certaines cavités (cfr. « Biotopes ») sont également diminuées dans les grandes colonies de Cheiroptères de contact et la déperdition d'eau est donc ralentie.

3. Une réponse à un besoin psychologico-physiologique mal défini, mais indiscutable de certains Cheiroptères de vivre en contact. Le grégarisme paraît une véritable nécessité psychologique chez la majorité des Chauves-souris. Tout un aspect du problème de la sociologie animale se poserait ici.

B. — Influence indirecte par modification du milieu.

1. Guanophages. — Il est certain que ces Invertébrés jouent un rôle très important; l'influence écologique du guano dans les cavités est considérable, en particulier par les modifications apportées au micro-climat (humidité); les guanophages interviennent peut-être dans ce processus. Il semble d'autre part certain que les cavités de dimensions restreintes — et même les plus importantes — seraient rapidement pleines de guano et disparaîtraient sans l'intervention d'organismes qui se chargent de détruire progressivement les excréments.

2. Cheiroptères libres. — La chaleur dégagée par de grandes colonies (en particulier *Hipposideros caffer centralis* et *Hipposideros abae*, Keroma) peut être suffisante pour modifier complètement les conditions thermiques de l'abri.

3. Ongulés. — On a vu que certains Ongulés contribuent à la création de l'abri de diverses espèces de Cheiroptères :

— terrier d'Oryctérope habité par *Nycteris luteola*;

— cavité souterraine creusée par les Mammifères et régulièrement agrandie par les *Suidae* : abri pour *Hipposideros caffer centralis* et *Hipposideros abae*;

— arrachement des plaques d'écorce des *Parinari* et d'autres essences par les Éléphants : abris pour *Eptesicus garambae*.

Un rôle extrêmement important est dévolu également à l'Homme, par intervention directe tout autant qu'indirecte. Nous l'étudierons dans un chapitre spécial.

IV. — GROUPEMENTS ET ÉTHOLOGIE.

L'influence des groupements de Cheiroptères sur le comportement de ceux-ci est très importante et nous esquisserons seulement certains problèmes qui se posent :

A. — Question du territoire.

Le concept de « territoire » chez les Cheiroptères vivant en colonies prend un tout autre sens. Il conviendrait d'envisager des « territoires coloniaux » et peut-être des « micro-territoires » individuels au sein de la colonie.

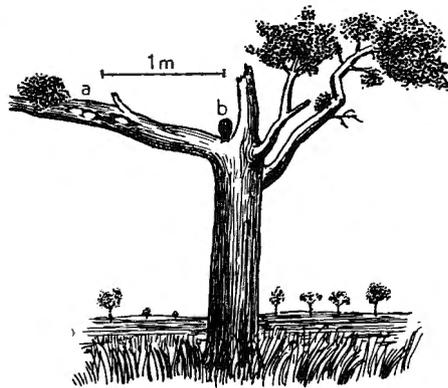


FIG. 48. — Représentation schématique de la zone d'épargne autour d'un nid de Hibou *Strigidae*.
a : colonie de *Molossidae*; b : nid de Hibou *Strigidae*.

B. — Zone d'épargne (fig. 48).

Elle peut être bilatérale (fig. 49) : les Rapaces évitent de détruire les Cheiroptères qui vivent à proximité de leur nid tandis que les Cheiroptères paraissent indifférents aux détritiphages et guanophages vivant dans leur cavité; notons encore à ce sujet que les Chauves-souris libres internes ne capturent guère les troglodèles qui s'abritent dans les cavernes (Moustiques, Papillons, etc.).

C. — Alimentation. — Distance de déplacements.

Il est clair que les Cheiroptères qui forment des colonies importantes (*Hipposideros caffer centralis* et *Hipposideros abae*, la plupart des *Molossidae*) doivent effectuer des déplacements considérables pour capturer leurs proies et ne peuvent se contenter de chasser à proximité de l'abri; les grégaires ne reviennent guère à leur abri pendant la nuit; les espèces relativement solitaires peuvent poursuivre les Insectes à proximité immédiate de leur gîte et retourner plusieurs fois dans celui-ci au cours d'une seule nuit.

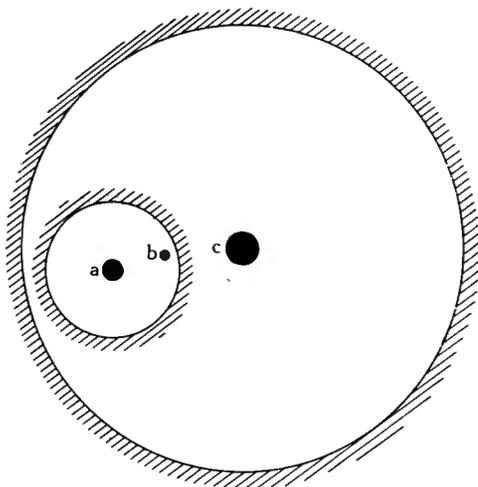


FIG. 49. — Schéma théorique de la zone d'épargne bilatérale :
 a : Cheiroptère et sa zone d'épargne envers l'Insecte;
 b : Insecte inclus dans la zone d'épargne du Cheiroptère;
 c : Oiseau et sa zone d'épargne envers le Cheiroptère.

CHAPITRE 4.

L'ALIMENTATION.

I. — RÉGIME ALIMENTAIRE.

A. — Méthodes de recherches.

L'observation directe peut être tentée chez les Mégacheiroptères et l'examen des dégâts causés aux fruits fournit également des éléments. Chez les Microcheiroptères, normalement entomophages, il est indispensable de procéder à une analyse du contenu stomacal; celle-ci présente des difficultés considérables par suite du degré de fragmentation des débris, très finement mâchés; il n'est donc pas question de recherches comparables à celles entreprises chez les Oiseaux ou les Poissons. La digestion est, d'autre part, extrêmement rapide et, dans la plupart des cas, l'estomac est complètement vide chez les animaux capturés durant la journée. Les débris rejetés par les quelques espèces qui « décortiquent » leurs proies peuvent enfin fournir des éléments assez précis.

B. — Résultats.

Nous reprenons et systématisons ici les éléments communiqués dans l'étude de chaque espèce.

Mégacheiroptères. — La digestion est plus rapide encore que chez les Microcheiroptères et les tractus digestifs sont toujours vides. Par observation directe, nous obtenons les éléments suivants :

Epomophorus anurus :

Fruits de Manguiers, *Mangifera indica* (exclusivement des fruits parfaitement mûrs).

Fruits de Bananiers, *Musa* sp.

Fruits de *Ficus* sp.

Fruits de *Iringia Smithii* ?

Micropteropus pusillus :

Fruits de *Annona chrysophilla*.

Microcheiroptères. — Nous avons disséqué les estomacs d'un grand nombre d'individus. Les contenus ont été transmis à M. J. VERBEKE, entomologiste à l'Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge, qui a fait procéder au triage et à l'établissement d'environ 200 préparations microscopiques. Une étude très partielle de celles-ci a pu seulement être réalisée au moment de la remise de ce travail et nous communiquons donc seulement quelques données préliminaires. L'ensemble du matériel fera l'objet d'une publication séparée.

Taphozous sudani :

Patte de Coléoptère et 4 *Ceratopogonidae*.

Taphozous mauritanus :

Patte de Coléoptère.

Nycteris nana :

Patte de Diptère;

Patte de Lépidoptère;

Patte de Diptère Nématocère (*Psychodidae*).

Nycteris hispida :

Fragments de Diptère et Hyménoptère.

Nycteris grandis :

Ailes et spécimens entiers de Diptère *Psychodidae*;

Ailes de Psocoptère.

Lavia frons :

Palpes, pièces buccales et pattes de Coléoptère;

Lamellicorne.

Rhinolophus abae :

Débris de *Formicidae*.

Hipposideros cyclops :

1. Contenu stomacal :

Fragments de *Formicidae*;
Fragments de Psocoptère;
Fragments de Diptère *Psychodidae*;
Fragments de Coléoptère;
Fragments d'Homoptère *Cicadidae* (?).

2. Débris rejetés :

Fragments d'ailes de Lépidoptères Hétérocères *Sphingidae* (gen. *Hippotion*, *Nephele*, *Temnara*), *Saturnidae* (?);
Fragments d'ailes d'Hémiptères Hétéroptères *Aradidae* (?), gen. *Rhodogastrina*;
Fragments d'ailes d'Hémiptères Homoptères, fam. *Cicadidae* : *Platycleura*, *Ugada nutti*, *Ugada limbata* (?);
Fragments d'ailes de Névroptères, fam. *Ascalaphidae*;
Fragments d'ailes d'Hyménoptères, fam. *Eumenidae*;
Fragments d'ailes de Coléoptères (*Rutelinae*, *Melolonthinae*, *Sericinae*, *Scarabaeidae*, *Elateridae* ?).

Hipposideros caffer centralis :

Débris de Coléoptères *Chrysomelidae* et *Halticinae*.

Hipposideros abae :

Fragments d'ailes d'Hyménoptère ou de Diptère (?).

Hipposideros beatus maximus :

Débris abondants (ailes, pattes, antennes) de *Formicidae*;
Débris d'Hémiptère Hétéroptère.

Tadarida ansorgei :

Débris d'ailes de *Formicidae* (?);
Antenne d'Hyménoptère;
Patte de Coléoptère.

Tadarida condylura :

Pattes de Coléoptère (?).

Eptesicus minutus :

Débris de Diptère, Hyménoptère et Coléoptère.

Eptesicus garambae :

Débris de *Formicidae*;
Antenne de Coléoptère Lamellicorne (*Rutelinae*);
Pattes de Coléoptère et de Lépidoptère.

Conclusions préliminaires.

Aucun Cheiroptère ne paraît avoir un régime tout à fait exclusif, les proies semblant généralement appartenir à plusieurs espèces entomologiques différentes. Chaque Cheiroptère semble toutefois manifester des préférences bien marquées et le régime alimentaire a donc vraisemblablement une certaine spécificité.

Les éléments obtenus sont provisoirement insuffisants pour déterminer indirectement la zone d'activité nocturne des Cheiroptères. Le régime alimentaire de *Lavia frons* confirme qu'il s'agit d'une espèce semi-diurne.

Un classement très provisoire des proies dominantes paraît possible en fonction des familles systématiques de Cheiroptères. Les *Molossidae* et *Emballonuridae* pourraient être caractérisés par une dominance de Coléoptères, ce qui est en rapport avec leur dentition puissante tandis que les *Rhinolophidae* affectionneraient surtout les Hyménoptères, en particulier les Fourmis ailées. Le régime alimentaire des *Nycteridae* serait surtout composé d'Insectes de très petite taille.

La seule espèce pour laquelle nous possédons déjà des éléments assez détaillés (*Hipposideros cyclops*) nous montre un régime varié, mais avec dominance des *Sphingidae* et *Cicadidae*.

Nous n'avons pas observé d'Insectes aptères, ce qui confirmerait qu'aucun des Cheiroptères étudiés ne capture des proies en dehors du vol; l'existence, même occasionnelle, d'un régime non entomophage ne peut être établie chez aucune espèce (cfr. *Lavia frons*); les poils observés parfois dans l'estomac appartiennent aux Chauves-souris et ont été absorbés accidentellement.

II. — MODE D'ALIMENTATION.

A. — Localisation.

Tous les éléments montrent que les insectes ont été capturés exclusivement en vol et en dehors de l'abri. Nous n'avons pas de preuves de chasses dans l'abri diurne, ni de captures d'Insectes sur des branches, feuilles, etc.

B. — Absorption de la capture.

Nous distinguons deux cas principaux :

— capture suivie immédiatement de l'absorption pendant le vol : chez la plupart des espèces et certainement chez les *Molossidae* et les *Emballonuridae*;

— capture suivie du transport dans l'abri diurne, où la proie est décortiquée avant d'être absorbée : certainement chez *Nycteris arge*, *Nycteris grandis* et *Hipposideros cyclops*.

Quoique appartenant à des familles différentes, il s'agit toujours d'espèces internes libres phytophiles et ne montrant, de plus, aucune tendance au gréganisme. Ce mode de capture et d'absorption n'est pas établi avec

certitude chez *Nycteris nana*; il est possible chez *Nycteris hispida* mais ne peut être prouvé par suite de l'absence d'un abri fixe; il semblerait exclu chez les *Nycteridae* lithophiles.

Le transport des proies par les Chauves-souris a été signalé en premier lieu, semble-t-il, par E. POULTON chez les Cheiroptères d'Afrique. Les espèces ne sont pas connues; cet auteur fait remarquer l'abondance des *Sphingidae*, que nous avons également communiquée chez *Hipposideros cyclops*.

Signalons ici l'intérêt des éléments contenus dans les travaux de E. POULTON (1929) et M. EISENTRAUT (1950) sur l'alimentation des Cheiroptères.

C. — Heures de captures.

L'examen des contenus stomacaux d'individus capturés pendant la journée ne permet guère d'établir si les chasses sont poursuivies jusqu'au matin. Il semble en tout cas que beaucoup d'espèces, en particulier tous les *Molossidae*, volent toute la nuit; la situation paraît différente chez plusieurs *Nycteridae*. La digestion est rapide et généralement les matières absorbées sont déjà observées dans l'intestin des individus capturés dès le lever du soleil. Des différences assez considérables dans le degré de plénitude de l'estomac des individus d'une même colonie, capturés au même moment, se remarquent souvent.

En dehors de *Lavia frons* qui vole parfois pendant la journée, on ne note guère de chasses semi-crépulescifiques, comme chez les *Vespertilionidae* d'Europe durant les journées les plus chaudes de l'hiver.

D. — Mode d'absorption.

Nous n'avons guère d'éléments au sujet des espèces qui avalent leurs proies directement; les Insectes sont en tout cas toujours finement mâchés; les mensurations précises des débris trouvés dans l'estomac montrent, en effet, que la taille moyenne de ceux-ci est d'environ 1 mm, sans être supérieure à 3 mm ou inférieure à 0,1 mm. Le degré de fragmentation des proies paraît en rapport avec la taille de la Chauve-souris. Il est exceptionnel que des petits Insectes soient avalés en totalité.

Chez les Cheiroptères qui rejettent une partie de l'insecte dans leur abri, on constate qu'il s'agit essentiellement des ailes, le plus souvent intactes mais parfois aussi brisées; on y aperçoit fréquemment les traces des dents de la Chauve-souris.

M. EISENTRAUT (1941) a décrit le mode caractéristique d'absorption de la nourriture chez des *Hipposideros cyclops* conservés en captivité.

III. — BOISSON.

Aucune observation directe n'a été effectuée à ce sujet; rappelons que les *Molossidae* tenus en captivité subsistent aisément plusieurs jours sans boire; Ils refusent toute boisson, contrairement aux *Nycteridae* et *Rhinolophidae* qui absorbent immédiatement l'eau mise à leur disposition.

IV. — EXCRÉMENTS.

Nous n'examinerons pas ici l'émission des excréments par les Cheiroptères, étudiée par différents auteurs (M. EISENTRAUT, 1950, etc.). Les déjections présentent des caractéristiques spécifiques très marquées chez chaque espèce; l'odeur sui generis des *Molossidae* doit être notée tandis que les excréments des *Rhinolophidae* et surtout des *Nycteridae* sont presque inodores. L'accumulation de guano dans les abris diurnes joue un rôle essentiel dans l'écologie des Cheiroptères (maintien de l'humidité par suite du contenu en eau dépassant 75 %, sécurité par suite de l'odeur caractéristique et sans doute désagréable à certains prédateurs, etc.).

V. — ALIMENTATION ET TUBE DIGESTIF.

Nos mensurations confirment le bien-fondé de la subdivision établie par M. EISENTRAUT (1941) qui a comparé la longueur du tube digestif à celle du corps de la Chauve-souris. Chez les Mégacheiroptères, le rapport s'établit aux environs de 7/1, tandis que chez les Chauves-souris insectivores, il varie de 1,5 à 3/1. La digestion très rapide des Roussettes est indiscutablement à rattacher à la longueur de l'intestin. La rétraction des tractus digestifs mesurés après fixation alcoolique nous paraît être un peu surestimée par M. EISENTRAUT et ne semble guère dépasser 10 à 15 %.

CHAPITRE 5.

LA REPRODUCTION.

I. — INTRODUCTION.

Un exposé complet de la reproduction des Cheiroptères pourrait faire l'objet à lui seul d'un travail entier. Nous avons seulement pour but d'examiner ici les éléments obtenus au Parc National de la Garamba et de comparer ceux-ci aux quelques résultats communiqués par les auteurs.

La chronologie des phénomènes reproducteurs des espèces tropicales retiendra en particulier notre attention de même que les problèmes relatifs au nombre de jeunes. L'anatomie des organes génitaux qui fera l'objet d'autres travaux, et que nous avons examinée antérieurement en détails chez des espèces européennes (1950), sera seulement effleurée.

Très peu de biologistes se sont intéressés à la reproduction des Chauves-souris des régions chaudes et les résultats acquis sont toujours limités. Dans l'impossibilité de suivre journellement le cycle sexuel d'une espèce, au moyen de coupes histologiques régulières, des intrapolations et même parfois des extrapolations sont nécessaires.

II. — ÉLÉMENTS DE BASE.

Une prise de position au sujet de deux problèmes est indispensable pour l'interprétation des résultats des travaux.

A. — Rapports accouplement-fécondation.

L'intervalle considérable entre le rapprochement sexuel et la fécondation de l'ovule, chez certains Cheiroptères, dû au maintien des spermatozoïdes dans les voies génitales de la femelle, pendant plusieurs mois, a été mis en évidence par différents auteurs. Une synthèse des résultats a été exposée par J. BAKER et T. BIRD (1936) et A. GOPALAKHRISNA (1947). Un examen critique de la question et certaines recherches personnelles nous montrent qu'il s'agit d'être prudent dans l'interprétation des éléments. Nous pouvons distinguer quatre cas différents :

1. Cheiroptères des régions tempérées : accouplement automnal et fécondation au printemps. — Ces résultats sont basés sur l'observation directe de spermatozoïdes dans les voies génitales de la femelle, sur des travaux physiologiques, sur la description et l'arrêt de la spermatogénèse, etc. (recherches initiales de H. PAGENSTECHEK, 1859; B. BENECKE, 1879; S. FRIES, 1879, et ultérieurement de nombreux auteurs : R. ROLLINAT et R. TROUESSART, 1895-1897; O. GROSSER, 1903; R. COURRIER, 1927; O. NAKANO, 1928; E. REDENZ, 1929; B. ZONDEK, 1933; L. HARRISSON-MATTHEWS, 1937, etc.).

2. Cheiroptères des régions tempérées : accouplement au printemps et fécondation au printemps (observations directes, période de spermatogénèse (P. CAFFIER et H. KOLBOW, 1931; M. GUTHRIE, 1933, etc.). — Des recherches personnelles nous font également supposer que l'accouplement automnal est régulier chez la plupart des Cheiroptères des régions tempérées, mais que ces spermatozoïdes sont généralement détruits pendant l'hiver, durant les périodes d'activité du Cheiroptère non réellement léthargique, et que de nouvelles copulations auraient lieu au printemps. Le rôle des spermatozoïdes automnaux dans la fécondation ne serait à envisager que chez les individus les plus septentrionaux, où la léthargie ininterrompue est réelle.

3. Cheiroptères des régions tempérées : accouplement en automne, fécondation en automne; développement embryonnaire très lent (*Miniopterus schreibersi*, d'après R. COURRIER, 1927).

4. Cheiroptères des régions chaudes : accouplement suivi immédiatement de la fécondation et du développement embryonnaire. — Les recherches les plus récentes des auteurs aboutissent toutes à cette conclusion :

Nyctinomus mexicanus, d'après C. HARTMANN et W. CUYLER (1927);
Eumops californicus, d'après A. HOWELL (1928);
Miniopterus australis, d'après J. BAKER et Z. BIRD (1936);
Scotophilus wroughtoni, d'après A. GOPALAKHRISNA (1947);
Myotis tricolor et *Miniopterus natalensis*, d'après D. HARRISON et P. CLANCEY (1952).

On remarque à ce sujet que l'accouplement semble avoir lieu habituellement au printemps — septentrional ou austral.

La conservation des spermatozoïdes dans les voies génitales de la femelle paraît une caractéristique des Cheiroptères des régions froides. Nous pourrions donc subdiviser les Cheiroptères en trois groupes différents, basés sur la répartition géographique :

a) Régions chaudes. — Pas de léthargie, pas de maintien des spermatozoïdes pendant l'hiver. Les observations de C. HARTMANN et W. CUYLER et de A. HOWELL faites à une distance considérable de l'Équateur (30° lat. N.) montrent que les régions intéressées par ce mode d'action sont étendues. La zone critique — intermédiaire — reste à établir.

b) Régions tempérées. — Léthargie relative et interrompue, accouplement « automnal » et « printanier »; maintien temporaire des spermatozoïdes pendant l'hiver, mais seuls les spermatozoïdes « printaniers » interviennent normalement dans la fécondation.

c) Régions froides. — Léthargie réelle, uniquement accouplement automnal; toujours maintien des spermatozoïdes pendant tout l'hiver et fécondation par ceux-ci au printemps.

Cette hypothèse devrait encore être confirmée par des recherches supplémentaires; en particulier, les facteurs écologiques et climatiques seraient à examiner de façon approfondie.

La survie des spermatozoïdes paraît en tout cas directement liée à la léthargie. Comme la plupart des Cheiroptères vivent dans les régions chaudes, on remarque que la capacité de conservation plus ou moins longue des spermatozoïdes dans les voies génitales de la femelle intéresse seulement un pourcentage minime de la population totale des Chauves-souris du globe.

B. — Durée de gestation.

Le problème de la durée de gestation effective des Cheiroptères présente de grandes difficultés et n'est pas clairement résolu. En ce qui concerne les Mégacheiroptères, nous admettrons avec M. EISENTRAUT (1945) une durée approximative de 4 mois, variant d'après la taille des espèces.

Chez les Microcheiroptères des régions froides, les éléments communiqués peuvent être faussés par l'ignorance réelle du moment de la fécondation, ne coïncidant pas avec l'accouplement. Les valeurs admises s'établissent aux environs de 70 jours (éléments synthétisés par KENNETH et RITCHIE).

En ce qui concerne les Chauves-souris des régions chaudes, nous avons deux données très précises :

J. BAKER et T. BIRD (1935), *Miniopterus australis*, 110 jours.

A. GOPALAKHRISNA (1947), *Scotophilus wrightoni*, 105 à 120 jours;

En l'absence d'éléments suffisants basés sur nos observations personnelles, et en suivant ces auteurs, nous envisagerons, à titre strictement provisoire, une durée de gestation d'environ 105 jours chez nos exemplaires provenant eux aussi de régions chaudes. Certains de nos tableaux devront sans doute être modifiés en fonction de données nouvelles.

III. — CHRONOLOGIE DE LA REPRODUCTION.

La connaissance de la périodicité des phénomènes reproductifs se base sur trois types d'observations différentes :

a) Les constatations macroscopiques directes : présence d'un embryon, observation directe de la mise-bas et de l'allaitement.

b) Les constatations microscopiques : basées sur des travaux histologiques (follicules mûrs dans l'ovaire, développement de l'utérus, spermatogénèse, etc.); L. HARRISSON-MATTHEWS (1942) s'est appuyé presque exclusivement sur ces éléments.

c) Les constatations indirectes : d'après le développement de certains organes sexuels secondaires (fausses mamelles, poils spéciaux, etc.). La prudence est de rigueur dans l'interprétation des résultats. F. BRAESTRUP (1933) s'est basé sur la structure de la pilosité de la tête de certains *Molossidae* pour déduire les périodes d'activité sexuelle de ces Chauves-souris.

Le problème de base chez les Cheiroptères des régions chaudes consiste à établir s'il existe réellement une période déterminée de reproduction, comme chez les espèces des zones tempérées, ou si les phénomènes reproducteurs peuvent se produire tout au long de l'année.

A. — Observations des auteurs.

Nous examinerons successivement les observations de certains auteurs et ensuite leurs conclusions, avant d'exposer nos observations personnelles au sujet de la périodicité des phénomènes reproducteurs chez les Cheiroptères des régions chaudes.

Les tableaux suivants envisagent principalement les espèces africaines et n'ont pas la prétention de faire le résumé de toute la littérature; ils faciliteront néanmoins les comparaisons pour les travaux ultérieurs. Les espèces tombées en synonymie sont indiquées sous leur nom actuel; la localisation

géographique, élément de la plus haute importance, a dû parfois être interprétée, par suite du manque de clarté de certains auteurs :

1. H. LANG et J. CHAPIN (1917).

Les observations de ces naturalistes ont été effectuées au Congo Belge, principalement entre l'Équateur et le 4° latitude Nord.

Les localités Akenge, Avakubi, Medje, Bafwabaka et Stanleyville sont situées dans la forêt équatoriale; Aba, Faradje, Niangara et Rungu sont en savane.

Espèce	Observation	Localisation	Période
Mégacheiroptères :			
<i>Eidolon helvum</i>	Embryon	Avakubi	Novembre
<i>Epomops franqueti</i>	Jeunes	Nord	Octobre à mai
<i>Hypsignathus monstrosus</i>	Embryon	Nord	Mai et décembre
<i>Epomophorus anurus</i>	Jeunes divers	Faradje	Novembre et janvier
	Embryon	Id.	Novembre
<i>Casinycteris argynnis</i>	Embryon	Medje	Avril
<i>Myonycteris wroughtoni</i>	Jeune « half-grown »	Medje	Septembre
Microcheiroptères :			
<i>Taphozous mauritanus</i>	Embryon	Nord forêt équatoriale	Mai
	Jeune attaché à sa mère	Id.	Avril
	Jeune « half-grown »	Id.	Avril, mai, novembre, décembre
<i>Saccolaimus peli</i>	Embryon	Rungu	Juin
	Id.	Forêt équatoriale	Décembre
<i>Nycteris pallida</i> (= <i>hispidata</i>) ...	Embryon	Stanleyville	Août
	Jeune	Nord-Est Uele	Avril
<i>Lavia frons</i>	Embryon presque à terme	Faradje	Mars
	Jeune	Id.	Octobre à avril

Espèce	Observation	Localisation	Période
<i>Hipposideros cyclops</i>	« très jeunes individus »	Ituri	Fin avril
	Femelles gravides	Id.	Fin janvier
<i>Myotis bocagii</i>	Grand embryon	Bafwabaka et Medje	Début janvier
	Très jeune mâle sans poils ventraux	Id.	Id.
<i>Pipistrellus nanus</i>	Embryons	?	Août
	Jeune « half-grown »	Nord-Est du Congo Belge	Décembre-janvier
<i>Scotophilus altilis</i> (= <i>Scotophilus nigrita</i> , d'après ALLEN, 1952)	Embryons	Faradje	Mars
<i>Scotophilus nigrita nux</i>	Grand embryon	Niangara, Faradje, Aba	Mars
<i>Glauconycteris humeralis</i>	Femelle gravide	Avakubi	Février
<i>Kerivula cuprosa</i>	Jeune grande taille	Akenge	Octobre
<i>Tadarida ochracea</i>	Embryon taille moyenne	Medje	Mars
<i>Tadarida russata</i>	Embryon	Medje	Septembre
<i>Tadarida occipitalis</i>	2 jeunes « half-grown »	Medje	Mi-septembre
<i>Tadarida congica</i>	Grand embryon	Faradje	Septembre

Conclusions de H. LANG et J. CHAPIN.

a) La plupart de ces Cheiroptères se reproduisent tout au long de l'année.

b) Une période définie existerait cependant pour certaines espèces grégaires, comme *Eidolon helvum*, *Tadarida ochracea* et peut-être tous les *Molossidae*.

Ces auteurs tirent des conclusions — basées sur des observations trop peu nombreuses — pour une région géographiquement beaucoup trop grande et appartenant à des zones biogéographiques très différentes; l'étude histologique des organes génitaux n'a pas été entreprise.

2. J. BAKER et Z. BAKER (1936).

Ces auteurs font le résumé des observations connues au sujet des Mégachéiroptères; ils arrivent à la conclusion que les Roussettes ont une date d'accouplement déterminée, correspondant habituellement à l'automne (austral ou septentrional).

3. J. BAKER et T. BIRD (1936).

Examinent plusieurs Chéiroptères des Nouvelles-Hébrides (15°15' lat. Sud).

Miniopterus australis : accouplement en août-septembre; naissance en décembre.

Miniopterus schreibersi : embryon, en novembre.

Hipposideros cervinus : embryon, en octobre; jeunes portés par la mère, en décembre.

Ces auteurs ne font aucune généralisation, mais constatent seulement qu'il existe une période de reproduction très déterminée pour les espèces examinées, l'accouplement ayant lieu au printemps austral.

4. L. HARRISSON-MATTHEWS (1942).

Examine — en se basant principalement sur des travaux microscopiques — des espèces provenant d'Amboni et Mtowambo (Tanganika) (respectivement : 5°5' et 3°25' lat. Sud) et de Windhoek (22°34' lat. Sud).

Espèce	Observation	Localisation	Période
<i>Coelura afra</i>	Petit embryon	Amboni	Fin décembre
<i>Nycteris luteola</i>	Embryon trouvé chez une femelle allaitante	Mtowambo	Fin décembre
<i>Nycteris hispida</i>	Femelle allaitante	Mtowambo	Fin décembre
<i>Cardioderma cor</i>	Embryon presque à terme	—	Fin décembre
<i>Trianops afer</i>	Embryon bien développé	Amboni	Fin décembre
<i>Miniopterus minor</i>	Femelle allaitante	Amboni	Fin décembre
<i>Miniopterus dasythrix</i> (= <i>Miniopterus natalensis</i>)	Très petit embryon	Windhoek	Fin juillet

Sans vouloir tirer des conclusions définitives, H. MATTHEWS, se référant d'ailleurs aux travaux de J. BAKER et T. BIRD, constate que la naissance aurait lieu peu de temps avant le début des premières pluies chez les espèces du Tanganika et que l'accouplement prendrait place tout au début du printemps austral chez l'espèce provenant du Sud-Ouest de l'Afrique.

L'auteur admet donc implicitement une période déterminée de reproduction. Il attire également l'attention sur la succession rapide des portées chez *Nycteris luteola*, un foetus étant présent chez une femelle allaitante, chez laquelle l'auteur a trouvé en plus un follicule presque mûr dans l'ovaire. La possibilité d'un délai entre l'accouplement et la fécondation chez l'espèce, vivant à près de 23° de l'Équateur, est exclue par l'auteur.

5. M. EISENTRAUT (1942).

Espèce	Observation	Localisation	Période
<i>Rousettus angolensis</i>	Jeunes de 3 à 4 semaines	Sud Cameroun	Début février
<i>Eidolon helvum</i>	Nouveau-né et femelles gravides	Sud Cameroun	Début février

L'auteur considère que la période de reproduction chez *Hipposideros caffers* se situe en automne, à la suite d'observations de jeunes en février. Il émet la même opinion pour *Hipposideros cyclops* mais ne fait aucune généralisation. Il ne prend pas position sur la question d'une deuxième période de mise-bas.

6. S. FRECHKOP (1943).

Espèce	Observation	Localisation	Période
<i>Lavia frons</i>	Embryon	Bitshumbi, 0°40' latitude Sud, Congo Belge	Début mars
<i>Taphozous mauritianus</i>	Embryon	Rutshuru, 1°10' latitude Sud, Congo Belge	Mars

7. S. FRECHKOP (1944).

Espèce	Observation	Localisation	Période
<i>Lavia frons</i>	Embryon	Gabiro, Ruanda, 1°30' latitude Sud	Janvier
<i>Lavia frons</i>	Femelle allaitante	Katjumbura, Ruanda, 1°30' latitude Sud	Juin

Cet auteur tire des conclusions des dates observées chez *Lavia frons* et, par le fait même, semble donc admettre une période de reproduction déterminée chez cette espèce.

8. M. EISENTRAUT (1945).

L'auteur résume de nombreuses observations relatives aux Mégacheirotères; il admet une période déterminée pour beaucoup d'espèces, l'accouplement ayant lieu de septembre à décembre et la naissance de janvier à avril; il s'abstient cependant de généraliser, par suite de nombreuses exceptions.

9. A. GOPALAKHRISNA (1947).

Ce biologiste admet un accord entre les auteurs sur l'existence d'un accouplement au début du printemps chez les Chauves-souris tropicales.

Une période déterminée de reproduction est observée avec certitude chez une espèce indienne (Bangalore), *Scotophilus wroughtoni*. L'accouplement a lieu à la mi-mars et la naissance fin juin-début juillet; ces éléments sont confirmés par des travaux histologiques.

10. J. VAN RIEL et HIERNAX-LHOEST (1948).

Espèce	Observation	Localisation	Période
<i>Rousettus</i> sp.	Embryon à terme et nouveau-nés	Mont Hoyoy, Ituri, Congo belge	Août

11. D. HARRISON et P. CLANCEY (1952).

Recherches près de Pietermaritzburg (Natal) (29°30' lat. Sud).

Espèce	Observation	Période
<i>Myotis tricolor</i>	Embryon	Novembre
<i>Miniopterus natalensis</i>	Embryon	Novembre
<i>Rhinolophus geoffroyi</i>	Femelle allaitante	Janvier

Ces naturalistes remarquent l'existence d'une période déterminée de reproduction, mais n'excluent pas la possibilité de plusieurs mises-bas annuelles. Ils mettent en évidence la similitude des époques de reproduction chez des *Miniopterus* de plusieurs régions géographiques.

12. M. HERLANT (1953) (Uvira, Congo Belge).

Cet auteur fait part de l'absence d'une période déterminée de reproduction chez le Mégacheirotère *Epomophorus anurus*; des femelles aux divers stades de la gestation ont été trouvées en toutes saisons; la spermatogénèse paraît constante.

13. V. AELLEN (1952).

Recherches au Cameroun de 2° latitude Nord à 10° latitude Nord : forêt dans le Sud; savane dans la partie septentrionale.

Espèce	Observation	Localisation	Période
<i>Epomops franqueti</i>	Jeune	Ndiki, Sud Cameroun	Fin mars
	Jeune plus grand	Konn, Sud Cameroun	Fin avril
<i>Epomophorus gambianus</i>	Embryon	Tibati, centre Cameroun	Juin
<i>Epomophorus reei</i>	Jeune assez grand	Rei Bouba, Nord Cameroun	Juin
<i>Pipistrellus nanus</i>	Jeunes	Ndiki, Sud Cameroun	Fin mars- début avril
<i>Glauconycteris argentatus</i>	Embryon	Kribi, Sud Cameroun	Janvier
<i>Tadarida thersites</i> (= <i>T. occipitalis</i> ?)	Embryon	Ndiki	Avril

V. AELLEN ne prend pas position. Se basant sur des observations de G. BATES (1905) qui a trouvé des jeunes *Epomops franqueti* en août-septembre, il rejette la possibilité d'une date fixe de reproduction chez cette espèce. Il considère que la parturition a lieu en mars-avril chez *Pipistrellus nanus*.

14. S. FRECHKOP (1954).

Parc National de l'Upemba, 8° à 9° latitude Sud.

Espèce	Observation	Localisation	Période
<i>Roussettus angolensis</i>	Embryon	Pelenge	Début juin
<i>Hipposideros caffer</i>	Embryon	Mabwe	Juillet
	Id.	Masombwe	Octobre
<i>Lavia frons</i>	Embryon	Mabwe	Fin juillet
	Id.	Id.	Fin août
<i>Nycteris capensis</i>	Embryon	Mabwe	Début août
	Id.	Kaswabilenga	Août
<i>Miniopterus rufus</i>	Embryon	Kiwakishi	Septembre

L'âge des embryons n'est pas indiqué. L'auteur ne tire pas de conclusions; on remarque que la plupart des foetus ont été trouvés au début du printemps austral.

B. — Conclusions des observations des auteurs.

L'examen des travaux et des résultats obtenus par ces différents auteurs nous permet de tirer les conclusions suivantes :

1. Les éléments ne sont pas suffisamment nombreux et proviennent de trop peu de régions pour autoriser des généralisations définitives. La plupart des auteurs entourent leurs conclusions de beaucoup de réticences.

2. L'existence d'une — ou peut-être de plusieurs — période déterminée de reproduction au cours de l'année paraît établie chez beaucoup de Cheiroptères; l'absence d'une périodicité est cependant probable chez certains d'entre eux.

3. Les périodes de reproduction paraissent fonction de la localisation géographique, mais partiellement seulement par rapport à l'Équateur; la périodicité paraît plus marquée dans les régions à climat variable; elle semble parfois cependant très accentuée dans la zone équatoriale, à climat ne variant pas au cours de l'année. Les éléments phytogéographiques paraissent avoir une certaine importance.

4. La variation des dates peut être assez notable à l'intérieur d'une espèce déterminée, parfois même chez des individus provenant de régions situées à la même latitude et de conditions climatiques similaires. La période de reproduction paraît devoir se concevoir en réalité comme une époque préférentielle mais n'exclut nullement d'autres localisations chronologiques.

5. L'accouplement semble avoir lieu généralement au début du printemps (septentrional ou austral) et la naissance à la fin du printemps; ces phénomènes sont donc généralement aussi en rapport avec les pluies.

6. Toute généralisation nous paraît donc interdite au stade actuel des connaissances; les conclusions n'ont qu'une valeur pour certaines espèces — pas toutes — provenant d'une région géographique très déterminée de même latitude et longitude et d'un aspect phytogéographique homogène. C'est dans cet esprit que nous exposerons nos observations relatives à la reproduction des Cheiroptères du Parc National de la Garamba.

C. — Dates de reproduction au Parc National de la Garamba.

Cette zone est située tout entière au Nord de l'Équateur, entre 3°40' et 4°40' latitude Nord, et entre 29° et 30° longitude Est. Les météorologistes décrivent le climat comme tropical semi-humide du type soudano-guinéen (H. DE SAEGER, 1954). Au point de vue botanique, la réserve naturelle peut

être considérée comme un îlot de savanes arbustives entouré de savanes boisées, avec de nombreuses galeries forestières souvent très dégradées. La grande forêt équatoriale a sa limite plus ou moins continue à une distance de 100 à 200 km au Sud du Parc National.

Les éléments ci-après résument partiellement les observations détaillées, communiquées dans l'examen des espèces. Ils sont schématisés dans le tableau (fig. 50).

Espèce	Observation	Période
<i>Epomophorus anurus</i>	Embryon presque à terme	Février
	Jeunes non sevrés	Avril
<i>Micropteropus pusillus</i>	Juveniles âgés	Février
	Embryon	Id.
	Femelle allaitante	Mai
<i>Taphozous mauritanus</i>	Embryon presque à terme	Avril
	Id.	Mai
<i>Nycteris arge</i>	Juvenile presque adulte	Mars
	Id.	Juillet
<i>Nycteris nana</i>	Embryons	Janvier-février
	Mise-bas	Mars
	Allaitement	Avril
	Petit embryon	Id.
<i>Nycteris hispida</i>	Embryons	Janvier-février-mars
	Mise-bas générale	Fin mars
	Allaitement général	Avril-mai
	Mise-bas	Septembre
	Allaitement	Novembre
<i>Nycteris grandis</i>	Fin de l'allaitement	Juillet
<i>Lavia frons</i>	Embryon	Mars
	Embryon à terme	Début avril
	Allaitement	Avril
<i>Rhinolophus abae</i>	Embryon à terme	Début avril
	Mise-bas	Mi-avril

Espèce	Observation	Période
<i>Hipposideros cyclops</i>	Embryons	Février-mars
	Allaitement	Mai
<i>Hipposideros abae</i>	Allaitement général	Avril
<i>Hipposideros caffer centralis</i>	Embryon	Début mars
	Embryon à terme, naissance	Mi-mars
	Allaitement général	Avril
<i>Hipposideros beatus maximus</i> ...	Allaitement	Avril-mai
<i>Hipposideros nanus</i>	Allaitement	Début avril
	Juvénile grande taille	Id.
	Embryon presque à terme	Id.
<i>Tadarida ansorgei</i>	Absence d'embryons	Janvier à juillet
<i>Tarida limbata</i>	Allaitement	Début mai
<i>Tadarida condylura</i>	Embryons	Avril
	Embryons presque à terme	Mi-mai
<i>Tadarida faradjius</i>	Embryon presque à terme	Mi-avril
	Id.	Fin juin
	Allaitement	Id.
	Juvéniles grande taille	Id.
	Id.	Début septembre
	Petit embryon	Id.
<i>Tadarida midas</i>	Embryon très petit	Mars
	Embryon	Avril
	Embryon à terme	Fin avril
	Naissance	Début octobre
<i>Eptesicus garambae</i>	Allaitement	Mi-mars, début avril
<i>Eptesicus rendalli</i>	Juvéniles	Fin Avril
<i>Pipistrellus nanus</i>	2 juvéniles isolés	Fin juillet
<i>Pipistrellus culex</i> (?)	Allaitement	Mi-avril
<i>Scotophilus nigrita</i>	Allaitement	Avril

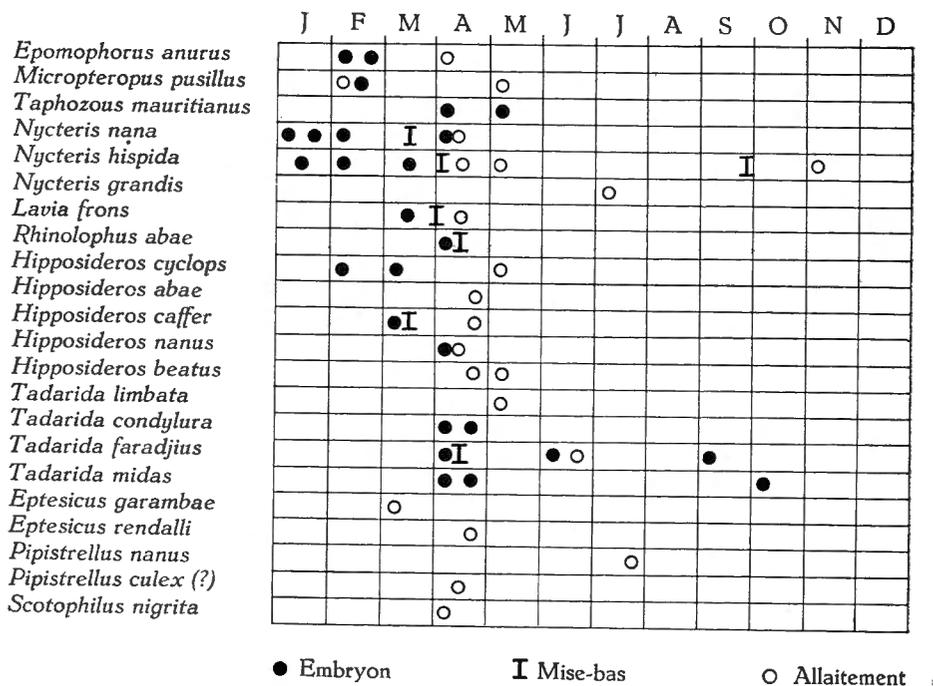


FIG. 50. — Chronologie des observations relatives à la reproduction, effectuées au Parc National de la Garamba.

D. — Conclusions pour le Parc National de la Garamba.

1. Ces observations paraissent confirmer certains éléments des auteurs et les conclusions que nous en avons tirées.
2. Une périodicité des phénomènes reproducteurs est apparente chez la plupart des espèces.
3. La période principale de reproduction paraît coïncider « grosso modo » avec le printemps, l'accouplement se situant dans le courant de l'hiver et la mise-bas au début ou au milieu de la saison suivante.
4. L'écart entre les espèces ne paraît guère dépasser 7 à 8 semaines, les Cheiroptères les plus précoces mettant bas fin février et les espèces les plus tardives fin avril.
5. L'existence d'une seconde période de reproduction — moins importante que la première — paraît vraisemblable chez plusieurs espèces.
6. La périodicité des phénomènes reproducteurs semble très marquée à l'intérieur d'une même espèce; l'écart maximum ne dépasse pas un mois (sauf chez *Hipposideros nanus*) et les mises-bas paraissent presque simultanées chez tous les individus dans plus des 2/3 des espèces.

7. Tous les individus d'une même colonie se reproduisent à la même période, également chez les espèces où la périodicité est moins bien marquée.

8. Les cycles sexuels sont annuels et n'ont pas semblé varier au cours de deux ans d'observations.

E. — **Systématique de la reproduction au Parc National de la Garamba.**

Les dates de mise-bas ont été prises comme éléments de base pour la chronologie de la reproduction.

1. Périodicité.

Vraisemblable chez toutes les espèces où des observations ont pu être effectuées à ce sujet, sauf

Tadarida faradjius.
Pipistrellus nanus.

2. Nombre de périodes.

Deux périodes sont possibles chez :

Micropteropus pusillus.
Nycteris hispida.
Tadarida midas (ou pas de périodicité).

Il est vraisemblable que des observations nouvelles ajouteraient à cette liste de nombreuses autres espèces; la seconde époque annuelle d'accouplement et de mise-bas paraît d'autre part n'intéresser qu'un nombre beaucoup plus réduit d'individus. Il est vraisemblable que certaines femelles se reproduisent au printemps, d'autres en automne. Comme le fait remarquer GRASSÉ, on n'a encore jamais observé directement deux mises-bas annuelles chez le même individu.

3. Limitation de la période de mise-bas.

Limitation stricte (aucun très réduit entre toutes les naissances) :

Nycteris nana.
Lavia frons.
Hipposideros cyclops.
Hipposideros abae.
Hipposideros caffer centralis.
Hipposideros beatus maximus.
Tadarida condylura (du moins dans certaines colonies).
Pipistrellus culex (?).
Scotophilus nigrita.

Limitation de deux semaines environ :

Nycteris hispida (du moins à la première période).
Rhinolophus abae.
Eptesicus garambae.

Limitation de quatre semaines environ :

Epomophorus anurus.
Taphozous mauritanus.

Limitation de deux mois environ :

Hipposideros nanus.

4. Période de mises-bas.

a) Espèces à limitation stricte :

Mi-mars :

Nycteris nana.
Hipposideros cyclops.
Hipposideros abae.
Hipposideros caffer centralis.
Hipposideros beatus maximus.
Scotophilus nigrita.

Début avril :

Pipistrellus culex (?).
Lavia frons.

b) Espèces sans limitation stricte :

Février-mars :

Epomophorus anurus.

Fin février-début mars :

Eptesicus garambae.

Fin mars-début avril :

Rhinolophus abae.

Février à avril :

Hipposideros nanus.

Avril-mai :

Taphozous mauritanus.

Mi-mai à fin mai :

Tadarida condylura.

c) Espèces à plusieurs mises-bas annuelles possibles :

Février-mars et novembre-décembre :

Micropteropus pusillus.

Fin mars et fin septembre :

Nycteris hispida.

Début mai et début octobre :

Tadarida midas.

Le maximum de naissances s'observe donc vers le milieu du mois de mars, début de la saison des pluies. En admettant une durée de gestation de 105 jours (cfr. supra), la période d'accouplement pourrait donc approximativement se situer, au Parc National de la Garamba, dans la première partie de la saison sèche, époque la plus chaude de l'année.

Le tableau (fig. 51) exprime l'importance relative de chaque mois de

l'année dans la reproduction, en considérant le nombre d'espèces chez lesquelles on observe des naissances au cours de chacun d'entre eux. Le même graphique, déplacé vers la gauche, exprime les périodes d'accouplement, et vers la droite, de fin d'allaitement. Lorsqu'une espèce a une périodicité moins marquée, on a tenu compte de chacun des mois où des mises-bas ont été notées.

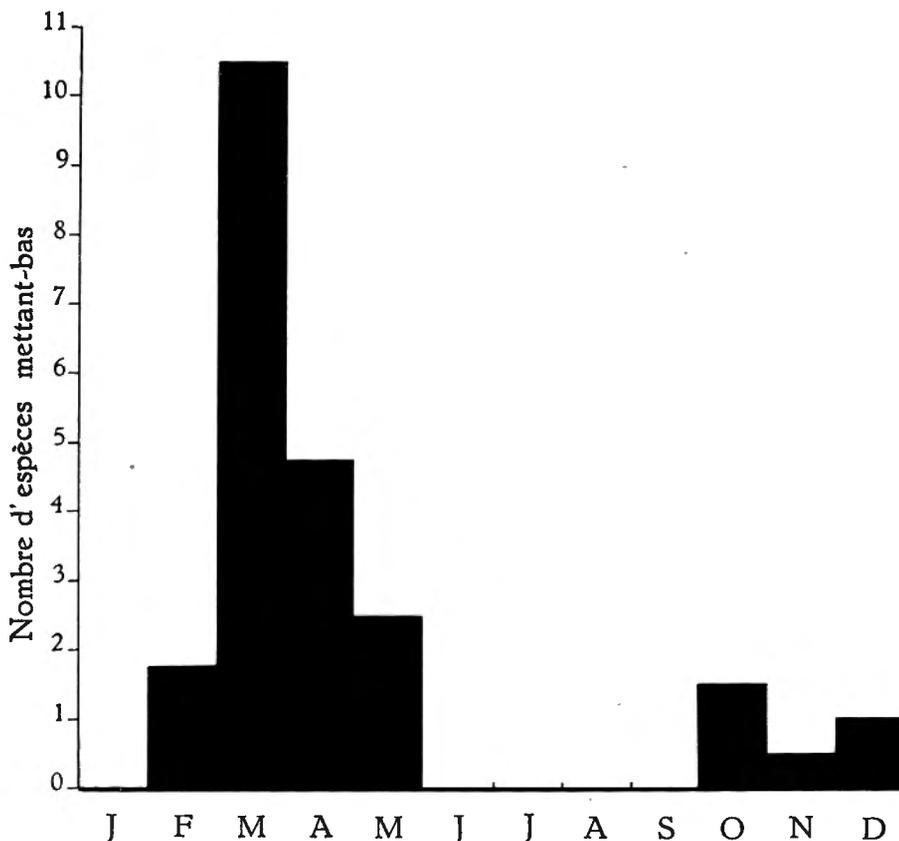


FIG. 51. — Chronologie de la reproduction des Cheiroptères au Parc National de la Garamba, en fonction du nombre d'espèces mettant bas à une période mensuelle déterminée.

F. — Chronologie de la reproduction et classifications.

1. Classification systématique.

Les périodes de reproduction paraissent indépendantes des familles de Cheiroptères. Les *Rhinolophidae* semblent cependant homogènes à ce point de vue puisque la mise-bas a lieu chez presque toutes les espèces vers la mi-mars et que cette périodicité est très marquée. Il en est de même pour chaque *Nycteridae* pris individuellement, mais la variation est assez impor-

tante entre chaque espèce : *Nycteris nana* met bas deux semaines plus tôt que *Nycteris hispida*. Contrairement à ce que supposaient H. LANG et J. CHAPIN, les *Molossidae* paraissent très hétérogènes à ce sujet.

2. Classification écologique.

Biotopes. — Les dates de mises-bas semblent relativement indépendantes de cet élément, particulièrement en ce qui concerne l'abri diurne (même période de reproduction chez *Nycteris hispida* — buissons, *Hipposideros cyclops* — arbre creux, *Hipposideros caffer* — grotte); le macro-biotope paraît avoir plus d'importance, la périodicité étant plus marquée chez les espèces « de galerie forestière », ce qui semble à première vue anormal, car les conditions climatiques sont moins variables dans ce milieu qu'en savane.

Associations et éthologie. — La périodicité serait plus marquée chez les Cheiroptères grégaires; nous avons vu que tous les individus d'une même colonie se reproduisent toujours à la même époque, y compris chez les espèces où la périodicité générale n'est pas très accentuée. Elle se remarque également plus souvent chez les Cheiroptères internes — en particulier les libres — que chez les externes.

G. — Dates du cycle sexuel de chaque espèce.

Les éléments que nous possédons pour beaucoup de Cheiroptères du Parc National de la Garamba sont suffisants pour tenter d'établir les grandes lignes du cycle sexuel de chaque espèce (fig. 52), valable exclusivement pour la région envisagée. Dans certains cas, des intrapolations ou même des extrapolations basées sur des comparaisons avec des espèces proches ont été nécessaires pour cet essai, qui se base essentiellement sur les dates de mise-bas et d'allaitement et qui admet une portée moyenne provisoire de trois mois et demi. Nos observations montrent que l'allaitement est terminé au maximum huit semaines après la naissance de l'individu.

Une étude microscopique des organes génitaux permettrait de déterminer plus clairement certains éléments (oestrus, fin de la spermatogénèse, etc.). L'ampleur du travail général consacré aux Cheiroptères du Parc National de la Garamba ne nous a pas permis, à ce jour, de préciser ces données particulières.

Ce tableau ne constitue donc qu'une esquisse tout à fait provisoire qui devra être modifiée au fur et à mesure de nouvelles études.

H. — Facteurs responsables de la chronologie.

Les différences notées dans la période de reproduction d'espèces très proches au point de vue systématique et vivant dans des biotopes similaires nous montrent qu'il est vain de vouloir rechercher les raisons des modalités de la périodicité exclusivement dans des facteurs externes par rapport à l'animal.

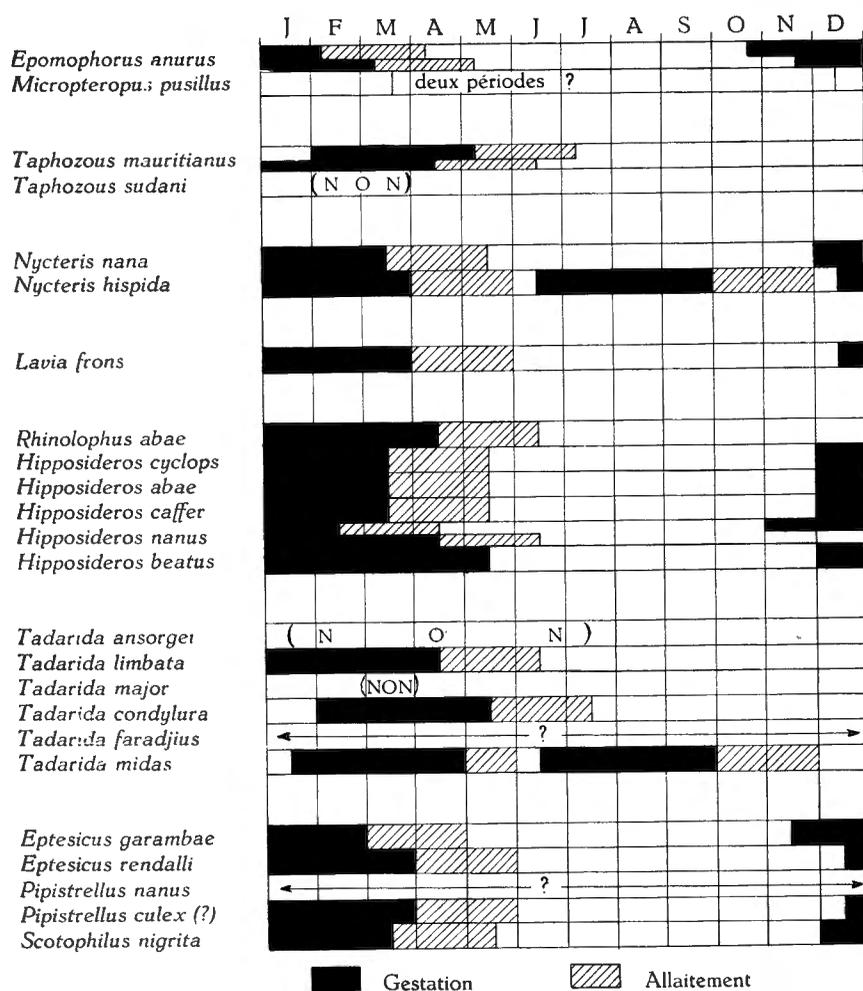


FIG. 52. — Hypothèse du cycle de reproduction des Chiroptères du Parc National de la Garamba.

Des facteurs internes propres à chaque espèce interviennent également et la chronologie des phénomènes reproducteurs de chaque espèce de Chiroptère, et même de chaque individu, semble la conséquence de ces deux groupes d'éléments agissant simultanément; le rôle respectif et la valeur de la plupart d'entre eux ne peuvent encore être clairement établis.

Contentons-nous donc d'examiner brièvement un certain nombre de facteurs externes.

1. Température et humidité.

La date moyenne de mise-bas correspond à la période de l'année où ces éléments climatiques subissent une variation considérable. L'humidité rela-

tive nocturne est généralement inférieure à 80 % avant cette époque; la mi-mars voit un abaissement assez marqué de la température et une augmentation très accentuée de l'humidité. J. BAKER et T. BIRD (1935) et A. GOPALAKHRISNA (1947) s'étonnent que la périodicité soit très nette chez les espèces qui vivent dans des abris qu'ils considèrent comme jouissant de conditions climatiques fixes (grottes et arbres creux). L'isolement micro-climatique complet est en réalité rarement atteint dans les abris de Cheiroptères, nous le savons; ces auteurs nous paraissent aussi négliger le fait que le séjour des Cheiroptères dans les cavités est limité aux heures de lumière, soit guère plus de 50 % du total, et que les chasses nocturnes s'effectuent à l'extérieur, dans des zones évidemment influencées par les variations saisonnières du climat.

Un fait plus digne d'intérêt et, à première vue, assez surprenant consiste en la périodicité nettement moins marquée chez les Cheiroptères externes soumis en permanence aux modifications thermiques et hygrométriques. Le rôle de l'humidité et de la température reste donc à préciser et c'est pour cette raison qu'il faut souhaiter des recherches éco-physiologiques suivies dans la grande forêt équatoriale tout autant que dans les régions prédésertiques.

2. Nourriture.

L'effet des facteurs envisagés plus haut paraît se manifester de façon plus sensible et plus efficace par l'intermédiaire des variations du régime alimentaire des Cheiroptères. Le début de la saison des pluies, correspondant aux naissances, est la période la plus favorable de l'année pour les Roussettes de même que pour les Chauves-souris. Bon nombre d'essences fructifient à cette période (*Annona*, *Irvingia*, manguiers). Les Insectes sont beaucoup plus abondants à ce moment, autant sous l'effet direct des éclosions favorisées par la modification du climat que par suite de la végétation nouvelle mise à la disposition des espèces phytophages.

Les pluies, à ce moment, ne sont pas encore suffisamment fortes et longues pour limiter la durée des chasses, comme dans les mois suivants.

Ces éléments pourront sans doute être confirmés par l'examen comparatif des périodes préférentielles de mises-bas et des relevés quantitatifs des populations entomologiques, lorsque les récoltes de la Mission d'Exploration seront entièrement dépouillées.

On constate, d'autre part, que l'accouplement a lieu apparemment à la période la plus défavorable de l'année (début de la saison sèche) et que si les mises-bas paraissent se situer à l'époque optimum, la portée elle-même s'étend en tout cas sur la plus grande partie de la saison sèche.

3. Luminosité.

Le rôle des variations saisonnières de luminosité n'est pas à exclure à priori, quoique l'effet direct paraîtrait plutôt négatif chez les Cheiroptères, Vertébrés essentiellement nocturnes. Cet élément intervient plutôt indirectement par l'intermédiaire du régime alimentaire.

Le graphique (fig. 53) tente de montrer l'influence des facteurs examinés en rapport avec la périodicité des phénomènes reproducteurs.

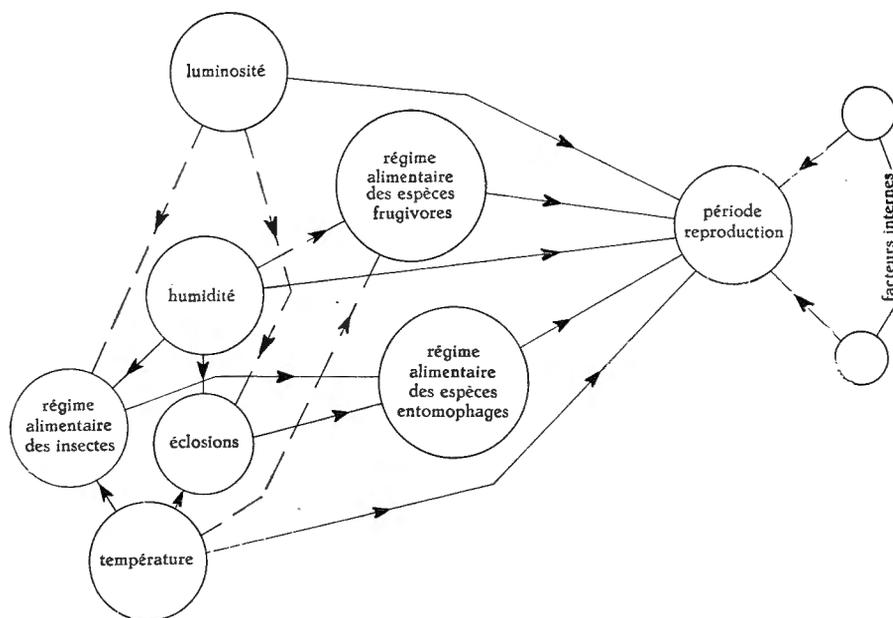


FIG. 53. — Schéma de certains facteurs responsables de la périodicité de la reproduction chez les Cheiroptères du Parc National de la Garamba.

Nous avons vu que malgré l'absence apparente de variations annuelles des facteurs écologiques en forêt équatoriale, à climat à peu près constant, certains Cheiroptères y manifestent une périodicité très marquée [*Miniopterus australis*, d'après J. BAKER et T. BIRD (1935)]. Le rôle des facteurs internes paraît donc dominant, mais il est certain aussi que l'insuffisance des connaissances de l'écologie des régions équatoriales nous fait négliger des variations cycliques auxquelles les Cheiroptères pourraient être sensibles.

I. — Chronologie de la reproduction des Cheiroptères et d'autres Vertébrés.

La simultanéité des dates de naissance chez les Cheiroptères et beaucoup d'autres Vertébrés doit être mise en évidence au Parc National de la Garamba. Les facteurs examinés plus haut interviennent sans doute également. Une première conclusion de nos observations et l'examen préliminaire du

matériel montrent que le début de la saison des pluies correspond à la période principale ou exclusive des mises-bas chez les Mammifères suivants :

<i>Elephantulus fuscipes.</i>	<i>Dasymys bentleyae.</i>
<i>Crocidura</i> sp.	<i>Tatera nigrita.</i>
<i>Viverrinae</i> gen.	<i>Leggada</i> sp.
<i>Herpestinae</i> gen.	<i>Dendromus</i> sp.
<i>Adenota</i> cob.	<i>Arvicanthis</i> sp.
<i>Kobus defassa.</i>	<i>Otomys</i> sp.
<i>Alcelaphus lelwel.</i>	<i>Lepus marjorita.</i>

IV. — LE NOMBRE DE JEUNES.

A. — Nombre de jeunes par mise-bas.

Le nombre de jeunes par mise-bas paraît presque toujours égal à l'unité chez les Cheiroptères. Les jumeaux sont peu communs et n'ont été régulièrement observés que chez trois espèces : *Lasiurus borealis*, *Dasypterus* sp. et *Scotophilus wroughtoni* (O. RYBERG, 1947, A. GOPALAKHRISNA, 1947). Le nombre de jeunes chez *Antrozous pallidus* varie de 1 à 3, avec une moyenne de 1,8 (ORR). Des naissances doubles ont cependant été notées occasionnellement chez la plupart des espèces. Les naissances triples sont extrêmement rares; ce problème a été examiné récemment par O. RYBERG.

Les jumeaux ne sont jamais univitellins.

Les cas signalés en Afrique sont peu nombreux. LANG et CHAPIN communiquent seulement 4 observations : *Eidolon helvum*, *Pipistrellus nanus*, *Scotophilus altilis* (= *Scotophilus nigrita*) et *Glauconycteris papilio*. V. AELLEN (1952) cite deux jeunes chez *Pipistrellus nanus*. Remarquons que les jumeaux s'observent presque exclusivement dans la famille des *Vespertilionidae*. Si l'on considère qu'un seul jeune à la naissance est un caractère très évolué, les *Vespertilionidae* nous semblent des Cheiroptères plus primitifs.

Il convient aussi de rattacher la présence régulière de jumeaux chez *Scotophilus wroughtoni* à l'observation de ceux-ci chez *Scotophilus nigrita* et au développement notable des mamelles vestigiales chez les jeunes de ces derniers.

Aucun cas certain de gemmiparité n'a été observé avec certitude au Parc National de la Garamba, malgré l'abondance des récoltes. La comparaison des populations d'adultes et de juvéniles permet d'en envisager la possibilité chez *Hipposideros abae*.

B. — Âge de reproduction.

La détermination de l'âge de reproduction des Cheiroptères des régions chaudes présente d'assez grandes difficultés. Chez les espèces des régions tempérées, le premier accouplement n'a pas lieu avant le second automne du jeune individu, qui a atteint alors l'âge de 15 mois. Par suite de la diapause hivernale, la première mise-bas se produit donc chez des femelles âgées de

24 mois. R. ROLLINAT et R. TROUËSSART (1895-1897) font remarquer que chez certains *Rhinolophidae* le premier oestrus n'apparaît que le troisième automne, la mise-bas ayant lieu à l'âge de trois ans. Les travaux de L. HARRISSON-MATTHEWS (1937) confirment ces âges de reproduction.

A. GOPALAKHRISNA (1947) déduit de l'absence de femelles reproductrices dans les colonies de *Scotophilus wroughtoni* des Indes que les jeunes se reproduisent nécessairement l'année qui suit leur naissance; des animaux nés en juillet s'accoupleraient déjà en mars suivant. Les arguments sur lesquels se base cet auteur nous paraissent absolument insuffisants : rien n'autorise d'affirmer l'inexistence de femelles non reproductrices si on n'a pas observé celles-ci dans les maternités; il est clair, en effet, que certaines maternités sont composées exclusivement de femelles reproductrices et que les jeunes individus forment des rassemblements à part.

L'existence de nombreux individus non reproducteurs dans les colonies ou en dehors de celles-ci, au moment des mises-bas, est certaine au Parc National de la Garamba. Les caractéristiques morphologiques de ces Chauves-souris (fausses mamelles, usure des dents) montrent bien que, dans la plupart des cas, il ne s'agit nullement d'animaux très vieux et donc devenus inaptes à la reproduction.

Les principales espèces chez lesquelles ces « pré-adultes », non reproducteurs au moment de la mise-bas, ont été observés à plusieurs reprises sont les suivantes :

Epomophorus anurus.
Nycteris hispida.

Hipposideros abae.
Hipposideros caffer centralis.

Plusieurs autres espèces sont également dans ce cas.

La détermination du cycle sexuel des Cheiroptères au cours de leur existence, et en particulier durant les deux premières années, est rendu malaisé par l'absence d'une période très marquée de reproduction chez certaines espèces et surtout par l'insuffisance de nos connaissances au sujet de la deuxième mise-bas annuelle de bon nombre de Cheiroptères.

Nous ne devons pas rejeter l'hypothèse (fig. 54) selon laquelle les individus qui mettent bas à la seconde période de l'année pourraient être exclusivement des juvéniles nés au printemps de l'année précédente et ayant donc atteint 15 mois au moment du premier accouplement, comme dans les régions tempérées.

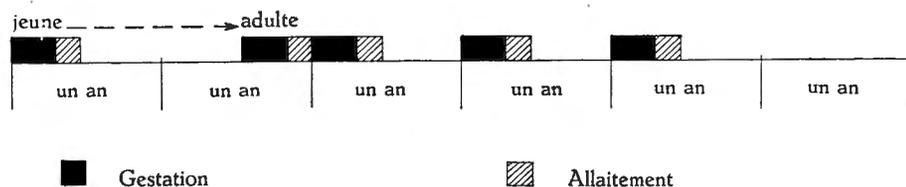


FIG. 54. — Représentation hypothétique du cycle sexuel d'un Cheiroptère. La naissance de l'animal examiné se situe à la fin de la première gestation du tableau.

Nous pouvons en tout cas affirmer que, dans la plupart des cas, les jeunes Cheiroptères ne se reproduisent pas à la période de reproduction générale de la colonie, qui suit leur naissance.

C. — Nombre de jeunes et milieu.

La réduction du nombre de jeunes chez les Cheiroptères paraît une conséquence de l'adaptation au vol (WEBER, 1928, in O. RYBERG, 1947). Elle doit être mise également en rapport avec le milieu diurne très spécialisé de la plupart des espèces; cet abri est généralement bien protégé et hors de la portée de la plupart des ennemis. Faisons remarquer à ce sujet l'analogie avec certains Oiseaux qui se reproduisent dans des nids semi-cavernicoles et dont l'activité se passe principalement sur l'eau ou en vol, donc à l'abri de la plupart des prédateurs (Martinets, *Apus* sp., et certains *Procellariiformes*, Fulmars, Pétrels, Puffins, etc.).

Notons toutefois que les Cheiroptères apparemment les plus menacés (libres externes) ne semblent guère compenser cette infériorité par un nombre de jeunes plus élevé.

D. — Nombre de jeunes et longévité.

L. HARRISSON-MATTHEWS (1937), se basant sur l'âge de reproduction et sur le nombre de jeunes, arrive à la conclusion que les *Rhinolophidae* européens doivent vivre au moins 4 ans pour maintenir les effectifs de l'espèce. Envisageant aussi le nombre de jeunes (deux par mise-bas) et l'âge de reproduction (moins d'un an), A. GOPALAKHRISNA (1947) conclut à une durée de vie sensiblement plus courte chez *Scotophilus wroughtoni*. L'auteur émet l'opinion que cette Chauve-souris ne dépasse pas l'âge de trois ans. Il base également son argumentation sur le fait qu'il n'a jamais trouvé plus de deux disques placentaires résiduels, correspondant donc à deux mises-bas.

La reproduction la première année devant être exclue, nous arrivons à un âge de 4 ans, en suivant cet auteur; ce fait nous semble en opposition avec les éléments obtenus en Europe, où le baguage a montré que certains individus pouvaient dépasser l'âge de 10 ans. En tout état de cause, les conclusions de A. GOPALAKHRISNA (1947) ne sont provisoirement valables que pour une espèce spéciale, donnant naissance à des jumeaux, et ne peuvent en aucune façon servir de base pour la détermination de l'âge des Cheiroptères des régions équatoriales et tropicales et modifier les arguments que nous avons énoncés par ailleurs (1956) au sujet de la longévité en général des Chauves-souris.

E. — Nombre total de naissances.

Le nombre total de jeunes provenant d'une même femelle au cours de son existence est fonction de plusieurs facteurs insuffisamment connus :

- âge de reproduction;
- longévité (ou plus exactement longévité « sexuelle »);

- nombre de jeunes par portée;
- nombre de portées par an.

Un raisonnement théorique élémentaire nous dit qu'un minimum de trois jeunes est suffisant pour assurer le maintien de l'espèce. Des travaux pratiques sont souhaitables à ce sujet. Rappelons, pour mémoire, l'hypothèse de MORFAT (1907) examinée en détails par O. RYBERG (1947), selon laquelle la fertilité d'une espèce pourrait décroître au fur et à mesure qu'elle se reproduit dans des zones plus septentrionales de son aire de distribution. Nous ne reprendrons pas ici la critique de cette opinion.

V. — LES GROUPEMENTS ET LA REPRODUCTION.

A. — Sexuels.

Le problème de la ségrégation sexuelle a déjà été étudié au chapitre III; nous communiquerons donc seulement certains éléments relatifs aux périodes de gestation et d'allaitement. La connaissance de la sex-ratio exacte des espèces est indispensable pour éviter de considérer comme des maternités des rassemblements apparemment mono-sexuels, où le nombre de femelles excède largement celui des mâles.

En théorie, les maternités peuvent aussi bien provenir de la subdivision sexuelle des colonies chez les Cheiroptères grégaires que du rassemblement d'animaux habituellement solitaires. L'élément essentiel consiste en l'absence complète de mâles adultes pendant la gestation et l'allaitement.

1. Existence de maternités.

Les maternités ont été décrites par plusieurs auteurs chez quelques Cheiroptères européens, en particulier *Myotis myotis* (L. BELS, 1952, N. CASTERET, 1939, M. EISENTRAUT, 1937). Les connaissances au sujet des formes des régions chaudes sont assez fragmentaires. Au Parc National de la Garamba, ces rassemblements au moment de la reproduction ont été notés presque exclusivement chez certains *Vespertilionidae* : ce fait nous semble d'ailleurs une caractéristique générale de la famille :

Eptesicus garambae : maternités certaines.

Pipistrellus culex : maternités probables.

Scotophilus nigrita : maternités possibles.

Remarquons, au sujet de cette dernière espèce, que les maternités sont normales chez une forme indienne voisine : *Scotophilus wroughtoni* (A. GOPALAKHRISNA, 1947).

Il n'est pas exclu qu'il existe aussi des maternités chez *Hipposideros nanus*, *Tadarida limbata* et *Tadarida faradjius*.

Les femelles reproductrices sont très souvent accompagnées de femelles non adultes, ou même parfois de mâles juvéniles, nés pendant la mise-bas précédente. Des maternités « absolues » peuvent aussi s'observer.

2. Absence de maternités.

Elle paraît la règle chez la plupart des espèces étudiées. Certaines espèces non grégaires forment, d'autre part, des petits rassemblements d'individus de sexe différent ou des couples, au moment de la gestation (*Nycteris nana* et *Nycteris hispida*). Les maternités font certainement défaut chez les espèces suivantes :

*Lavia frons.**Rhinolophus abae.**Hipposideros caffer centralis.**Hipposideros abae.**Hipposideros cyclops.**Tadarida condylura.**Tadarida midas.*

Beaucoup d'autres espèces sont sans doute également dans ce cas, mais le manque d'observations empêche de l'établir avec certitude.

B. — Non sexuels.

Comment se comportent entre elles, au moment de la reproduction, les espèces formant des groupements extra-spécifiques dans leurs abris diurnes ? Dans de nombreux cas, on ne remarque aucune simultanéité dans les périodes de mise-bas. Ceci confirme d'ailleurs que les dates des phénomènes reproducteurs ne sont pas dues exclusivement à des facteurs écologiques.

1. Simultanéité.

Elle est observée avec certitude, uniquement chez *Hipposideros caffer centralis* et *Hipposideros abae* : les cycles sexuels sembleraient se superposer. Elle est vraisemblable aussi dans le cas du groupement *Hipposideros cyclops* - *Nycteris arge*. Les mises-bas ont lieu également approximativement à la même période chez trois Cheiroptères libres externes s'abritant dans un milieu assez similaire : *Epomophorus anurus*, *Nycteris hispida* et *Lavia frons*.

2. Non simultanéité.

Elle est particulièrement frappante dans le groupement *Rhinolophus abae* - *Taphozous sudani*. On l'observe également dans le pseudo-groupement *Tadarida midas* - *Eptesicus garambae*. D. HARRISSON et P. CLANCEY (1952) notent un écart notable entre *Myotis tricolor* et *Miniopterus natalensis*.

VI. — ACTES PRINCIPAUX DE LA REPRODUCTION.**DESCRIPTION ET REMARQUES.**

Nous examinerons ici sommairement certains phénomènes de l'activité reproductrice, sans revoir la littérature à ce sujet :

A. — Accouplement.

Nous n'avons pas eu l'occasion d'observer l'accouplement des Cheiroptères du Parc National de la Garamba. D'après R. ROLLINAT et R. TROUËSSART (1895-1897), la copulation aurait lieu « modo ferarum » ; ces auteurs prétendent

que la membrane inter-fémorale n'est pas un obstacle suffisant pour le pénis; immédiatement avant le rapprochement sexuel, la queue serait rabattue sur le dos, entraînant avec elle la membrane inter-fémorale et permettant ainsi la pénétration de l'organe copulateur. D'autres auteurs anciens (M. DUVAL, 1895) signalent la position inverse. Il est certain que le mode d'accouplement décrit par R. ROLLINAT et R. TROUËSSART chez des *Vespertilionidae* semble à exclure chez certaines familles africaines, par suite du développement considérable de la membrane interfémorale (*Nycteridae*).

B. — Gestation.

Nous avons vu que les femelles de la plupart des espèces ne s'isolaient pas pendant cette période. Un examen externe sommaire permet de repérer immédiatement les femelles gravides. L'hypertrophie abdominale n'est cependant nullement comparable à celle qui est habituellement constatée chez les Rongeurs. Les embryons examinés ont toujours été découverts dans la corne droite de l'utérus.

C. — Naissance.

La mise-bas a été décrite par plusieurs auteurs. Notons que la captivité a provoqué la mise-bas avant terme de plusieurs de nos individus (*Tadarida*, etc.).

D. — Allaitement et activité du jeune.

L'observation directe nous a montré que la mère allaite son jeune immédiatement après la naissance (p. e. *Nycteris hispida*). Le développement du jeune est extrêmement rapide et le sevrage partiel semble très précoce; on trouve des débris d'insectes dès l'âge de 15 jours dans l'estomac des jeunes. Le sevrage complet semble d'autre part extrêmement tardif, puisque des jeunes, dont le développement somatique est déjà presque terminé, sont encore allaités occasionnellement (*Nycteris hispida*). Le régime alimentaire du jeune Cheiroptère est donc mixte pendant plusieurs semaines, en particulier chez les espèces suivantes :

<i>Nycteris nana</i> (?).	<i>Eptesicus garambae</i> .
<i>Nycteris hispida</i> .	<i>Pipistrellus culex</i> (?).
<i>Hipposideros caffer centralis</i> .	<i>Scotophilus nigrita</i> .
<i>Hipposideros cyclops</i> .	

Dès que les jeunes atteignent une certaine taille, ils ne s'accrochent sans doute plus à leur mère, puisqu'on capture souvent des femelles nettement allaitantes mais non accompagnées du jeune (p. e. *Nycteris nana*); cependant, on observe parfois aussi des femelles transportant des jeunes aussi gros qu'elles (*Nycteris hispida*, *Hipposideros abae*). L'observation directe de la grande colonie d'*Hipposideros abae* et *caffer* (Keroma) nous a montré que des jeunes, de grande taille mais encore inaptes au vol, étaient néanmoins

suspendus librement aux voûtes de la cavité souterraine et que leurs parents venaient les y nourrir. Les jeunes paraissent habituellement sevrés complètement au moment du premier envol, mais ce n'est pas une règle générale (jeune *Nycteris hispida* en état de voler, mais dont l'estomac renfermait encore du lait).

Le développement considérable des mamelles permet de reconnaître immédiatement les femelles allaitantes.

E. — Développement de l'embryon et du jeune.

Le développement du jeune est déjà très avancé au moment de la naissance : les griffes sont complètement kératinisées et leur croissance est déjà achevée. La feuille nasale des embryons à terme ne présente aucune différence par rapport à celle des adultes. Nous avons examiné par ailleurs (*Hipposideros cyclops*) la morphogénèse du sac frontal chez les *Rhinolophidae*. La longueur moyenne de l'avant-bras du nouveau-né représente environ 40 à 50 % de celle de l'adulte.

Le développement de la pilosité à la naissance présente des caractéristiques intéressantes : les poils font presque entièrement défaut, chez la plupart des espèces, sur la partie ventrale; ils sont présents sur la zone dorsale chez quelques Cheiroptères externes mais manquent toujours, à cet endroit, chez la plupart des espèces de contact, en particulier les *Molossidae* et beaucoup de *Vespertilionidae*. La protection efficace dont jouissent ces derniers dans leur abri diurne est sans doute à mettre en rapport avec ce fait. Les jeunes Oiseaux « cavernicoles » au moment de la nidification, qui se reproduisent dans des abris bien protégés (trou d'arbre, cavité, grotte, etc.), espèces typiquement nidicoles, présentent des caractéristiques comparables à celles de ce second groupe de Cheiroptères.

VII. — CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES SEXUELLES.

A. — Organes génitaux.

La revision comparative de ceux-ci chez les diverses espèces de Cheiroptères du Parc National de la Garamba ferait l'objet d'un travail d'anatomie comparée; une étude de ce genre a été effectuée par H. MATTHEWS (1942) et nous avons réalisé, d'autre part, une monographie comparée microscopique des « genitalia » externes et internes de *Myotis mystacinus* (1950).

La structure des organes génitaux constitue un caractère extrêmement fixe chez les Cheiroptères; il serait possible de déterminer les espèces en examinant exclusivement ces formations anatomiques.

Les points principaux mis en évidence sont les suivants :

1. *Emballonuridae*, *Megadermidae* : forte pigmentation du sac scrotal au moment de l'activité génitale chez les mâles.

2. *Hipposideros cyclops* (*Rhinolophidae*) : formation d'un sac anal chez les mâles.

3. *Molossidae* : pénis avec un prépuce terminé en pointe, avec des poils à l'extrémité : formation similaire à l'extrémité de la vulve; pénis séparé du sac scrotal par une anfractuosité en forme de fer-à-cheval. Peu de variations spécifiques dans cette famille.

4. *Nycteridae* : prépuce peu développé.

5. Certains *Vespertilionidae* [(diverses espèces des genres *Eptesicus*, *Pipistrellus*, *Scotophilus* (?)] : position caractéristique des testicules, en arrière de l'anus; hypertrophie du pénis de *Nycticeius*.

B. — Caractères sexuels secondaires.

1. Taille (d'après la longueur de l'avant-bras). — Un dimorphisme sexuel très net est apparent chez les espèces suivantes :

a) Mâles plus grands :

Epomops franqueti.

b) Femelles plus grandes :

Nycteris hispida.

Nycteris luteola.

Lavia frons.

Hipposideros cyclops.

Pipistrellus nanus.

Ce caractère paraît n'avoir aucun rapport avec les familles systématiques.

2. Mamelles — La forme du mamelon présente des différences très marquées selon les espèces; leur développement est spécialement accentué, au moment de la mise-bas, chez les *Nycteridae*.

3. Fausses mamelles. — Caractéristiques des *Rhinolophidae* et des *Megadermidae*, ces organes subissent des variations de taille en rapport avec le moment du cycle sexuel, et chez les *Megadermidae*, des variations de coloration en fonction du même facteur; le développement est asymétrique chez la plupart des *Rhinolophidae* (mais sans doute pas chez *Rhinolophus abae*).

4. Coloration. — La présence des formes rousses ou grises, notées chez de nombreuses espèces, ne peut pas être définitivement mise en rapport avec le sexe, sauf chez *Hipposideros abae* où la couleur des femelles adultes est nettement différente. Chez certains *Nycteridae*, les femelles paraissent habituellement plus rousses.

5. Pilosité :

a) Abondance : les poils sont beaucoup moins abondants chez les femelles de plusieurs *Nycteridae* dont l'abdomen est presque dénudé.

b) Poils spéciaux : ceux-ci sont généralement caractéristiques des mâles, mais leur développement n'est guère régulier et paraît fonction de l'âge ou du moment du cycle sexuel :

- épaulettes d'*Epomophorus*, *Epomops* et *Micropteropus*;
- poils de la gorge des *Myonycteris* (présents aussi chez les femelles);
- poils axillaires de *Rhinolophus landeri*;
- poils de la crête de la tête chez certains *Molossidae*;
- poils du sac frontal de certains *Rhinolophidae* (généralement plus développés chez les femelles).

6. Divers. — Sac gulaire de *Taphozous*, absent chez les femelles de certaines espèces; manque parfois aussi dans les deux sexes.

CHAPITRE 6.

ÉTHOLOGIE.

I. — GÉNÉRALITÉS.

On entend généralement par éthologie l'étude des « moeurs » des animaux; la séparation n'est souvent guère nette entre écologie et éthologie, d'une part, psychologie et éthologie, d'autre part. Les auteurs ne sont guère d'accord sur la valeur à donner aux différents termes. Dans les pays de langue française, quand on parle de « psychologie animale », on pense immédiatement à des travaux de laboratoires (le réflexe de PAVLOV, par exemple), et on ne réalise pas la possibilité d'étude de la psychologie de l'animal dans son milieu ou en captivité, sans intervention directe de l'homme. Les auteurs de langue allemande ont une toute autre conception, bien plus large, de la psychologie. Le titre traduit de l'ouvrage d'H. HEDIGER (1951) « Observations sur la psychologie animale dans les Parcs Nationaux du Congo Belge » en est un exemple bien net.

Il est regrettable de constater combien l'étude directe ou indirecte des « moeurs » de l'animal est négligée dans certains pays où la tendance philosophique des auteurs dirige plus volontiers ceux-ci vers des recherches exclusivement anatomiques ou systématiques. L'étude de l'animal mort et isolé de son milieu ne constitue qu'un aspect de la zoologie; les recherches sur le milieu et le comportement de l'animal dans ce dernier sont au moins aussi importantes.

Nous avons examiné dans d'autres chapitres certaines données étho-écologiques importantes (reproduction, sex-ratio, alimentation, etc.); nous verrons donc seulement les éléments qui n'ont pas trouvé place ailleurs.

II. — LE CHEIROPTÈRE AU REPOS.

Nous examinerons ici le comportement de la Chauve-souris, en l'absence de tout déplacement : ce sera en quelque sorte une étude de la Chauve-souris « statique ».



Photo H. DE SAEGER.

FIG. 55. — II/fc/17. *Epomophorus anurus* HEUGLIN.
Cheiroptère libre typique.

A. — Localisation chronologique.

La Chauve-souris n'est généralement immobile que pendant la journée. L'actogramme des Cheiroptères montre clairement que leur activité commence seulement à la nuit. Il convient toutefois de ne pas généraliser :

— certains *Nycteridae* et *Rhinolophidae* reviennent régulièrement pendant la nuit dans leurs abris et s'y tiennent parfois immobiles pendant assez longtemps;

— de nombreuses espèces se déplacent spontanément ou non, soit en volant, soit en grimpant, pendant la journée.

B. — Subdivision essentielle : libres et de contact.

La subdivision étho-écologique de base des Cheiroptères consiste à envisager deux groupes principaux :

1. — Les espèces qui se suspendent librement par les membres postérieurs, sans contact du corps avec une paroi ou le corps d'un autre individu.

2. — Les espèces qui sont toujours en contact, au moins ventralement, avec une paroi ou le corps d'un autre individu.

Nous convenons d'appeler les premiers « libres » et les seconds « de contact ».

Cette classification est particulièrement importante en ce sens qu'étant basée sur des éléments anatomiques, elle n'est guère sujette à variation. Une espèce « libre » ne se transformera guère en espèce « de contact ».

Les Chauves-souris libres ou de contact sont parfaitement déterminées au Parc National de la Garamba et il n'y a pas d'espèce mixte. Nous ne voulons cependant pas généraliser cette classification; elle s'applique en effet assez mal à certains *Vespertilionidae* européens; nous songeons en particulier aux Cheiroptères du genre *Myotis* (*Myotis dasycneme*, *Myotis myotis*, *Myotis mystacinus*) que l'on trouve aussi bien suspendus librement ou accrochés au fond des crevasses. Tous les *Vespertilionidae* du Parc National de la Garamba sont des Cheiroptères de contact.

C. — Cheiroptères libres.

Il peut s'agir aussi bien de Cheiroptères externes (*Pteropidae*, *Nycteris hispida*, *Lavia frons*, *Hipposideros beatus maximus*), qu'internes (autres *Nycteridae*, *Rhinolophidae*). Les phytophiles ne paraissent pas moins nombreux que les lithophiles. Les Chauves-souris s'accrochent indifféremment aux branches, aux anfractuosités du bois ou aux rochers.

Dans la plupart des cas, les Cheiroptères se suspendent par les deux pattes, mais il est fréquent qu'un seul des membres postérieurs serve à la suspension (en particulier certains *Pteropidae* et *Nycteridae*). Les griffes prennent appui sur le point de suspension, les deux pieds étant dirigés dans la même direction, sauf parfois chez les *Pteropidae* où les griffes se font face, par suite d'une torsion des membres postérieurs qui entourent complètement le point de suspension, habituellement une branche d'arbre.

Dans certaines conditions, les espèces libres se suspendent parfois à proximité immédiate les unes des autres (en particulier les *Hipposideros*); les corps ne sont pas séparés par plus de 2 mm, mais il n'y a guère de véritable contact.

Les ailes de ces Cheiroptères sont fréquemment entr'ouvertes assez largement; nous avons observé ce fait en particulier chez *Nycteris nana*.

Les *Hipposideros* sont fréquemment dans le même cas. Nous n'avons jamais observé au Parc National de la Garamba des Chauves-souris dont le corps est entièrement entouré par les ailes, comme chez les *Rhinolophus hipposideros* et *ferrum-equinum* léthargiques d'Europe. Le fait a été noté chez des *Rhinolophus hildebrandti*, dans une mine souterraine, près du Parc National de la Kagera, en région d'altitude et beaucoup plus froide.

Les espèces suivantes peuvent être considérées comme des Cheiroptères libres :

Pteropidae :

Epomops franqueti.

Epomophorus anurus.

Micropteropus pusillus.

Myonycteris wroughtoni.

Les espèces du genre *Roussettus* pourraient être occasionnellement de contact.

Nycteridae :

Nycteris hispida.

Nycteris nana.

Nycteris arge.

Nycteris grandis.

Nycteris thebaica.

Nycteris luteola.

Megadermidae :

Lavia frons.

Rhinolophidae :

Rhinolophus abae.

Rhinolophus landeri.

Rhinolophus alcyone.

Hipposideros cyclops.

Hipposideros caffer centralis.

Hipposideros abae.

Hipposideros beatus maximus.

Hipposideros nanus.

Cette classification éthologique se superpose parfaitement aux subdivisions de la systématique. Nous trouvons donc 19 espèces libres au Parc National de la Garamba, soit la moitié du total.

D. — Cheiroptères de contact.

Deux types de subdivision des Cheiroptères de contact peuvent être envisagés :

1. — Les zoophiles. — Chauves-souris en contact avec d'autres individus, soit de la même espèce, soit d'une espèce différente.

Les azoophiles. — Chauves-souris en contact exclusivement avec une paroi.

En réalité, la plupart des Cheiroptères examinés ici peuvent indistinctement être classés dans les deux catégories : la position dépend uniquement de l'importance des groupements, les espèces relativement solitaires paraissant plus souvent azoophiles. Seul *Taphozous mauritanus* semble exclusivement azoophile.

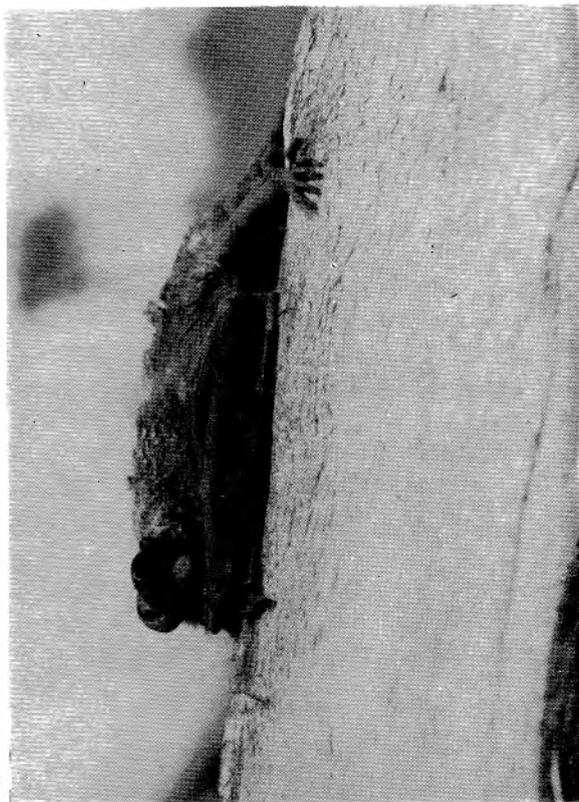


Photo H. DE SAEGEB.

FIG. 56. — II/gd/4. *Tadarida midas* (SUNDEVALL).
Cheiroptère de contact typique.

2. — Les ventraux. — Cheiroptères en contact uniquement par la partie ventrale : *Emballonuridae*.

Les dorso-ventraux. — En contact dorsal et ventral : *Molossidae*.

Cette subdivision est aussi peu rigoureuse que la précédente : le comportement d'un individu à ce sujet dépend des conditions écologiques locales (*Taphozous sudani*, *Tadarida condylura*). Tous les *Vespertilionidae* appartiennent indifféremment aux deux catégories (sauf *Nycticeius schlieffeni*, uniquement dorso-ventral).

Plusieurs espèces de contact ouvrent largement leurs ailes au repos, en particulier *Taphozous mauritanus*, *Taphozous sudani* et certains *Molossidae*.

Les espèces suivantes peuvent être considérées comme des Cheiroptères de contact :

Emballonuridae :

Taphozous mauritianus.
Taphozous sudani.

Taphozous nudiventris.

Molossidae :

Tadarida ansorgei.
Tadarida major.
Tadarida limbata.
Tadarida pumila.
Tadarida condylura.

Tadarida faradjius.
Tadarida midas.
Tadarida trevori.
Otomops martiensseni.

Verpertilionidae :

Eptesicus minutus.
Eptesicus garambae.
Eptesicus rendalli.
Pipistrellus nanus.

Pipistrellus culex (?).
Nycticeius schlieffeni.
Scotophilus nigrita.

Les classifications éthologiques et systématiques se superposent à nouveau. Nous avons ici 19 espèces, donc la moitié du total des Cheiroptères du Parc National de la Garamba.

III. — LE CHEIROPTÈRE EN MOUVEMENT.

A. — Subdivisions.

Nous pourrions envisager à ce sujet les Cheiroptères à trois points de vue différents :

- déplacements dans l'abri et en dehors de l'abri;
- déplacements diurnes ou nocturnes;
- déplacements en vol et non volant.

Cette dernière subdivision sera suivie.

B. — Déplacements non volant.

1. Périodicité.

Généralement le jour, sauf chez quelques espèces qui reviennent absorber leurs proies dans les cavités, et au moment du départ et du retour dans l'abri.

2. Mode de déplacement.

Il s'agit presque uniquement de « grimpeur »; c'est donc l'apanage pratiquement exclusif des espèces de contact; les espèces libres ne se meuvent que difficilement sans voler; dans certains cas, elles peuvent évoluer, la tête en bas, par déplacement progressif des membres.

Les Chauves-souris de contact grimpeuses s'aident des membres antérieurs et postérieurs et prennent également parfois appui sur la queue. Elles

grimpent aisément sur des surfaces horizontales ou verticales; dans ce dernier cas, la tête n'est pas nécessairement maintenue vers le bas. Les Chauves-souris se meuvent parfois très rapidement de cette façon.

Les Cheiroptères grimpeurs sont habituellement recouverts de poils très courts favorables à ces déplacements.

Toutes les espèces de contact internes se meuvent nécessairement quelques instants en grim pant, au moment du départ de l'abri interne, pour se diriger vers l'issue.

Ajoutons que les Chauves-souris se déplacent sans difficultés sur l'eau : des individus tombés accidentellement dans une rivière rejoignent aisément la rive en nageant.

3. Localisation.

Les *Molossidae* grimpent habituellement à l'intérieur — soit sous des plaques rocheuses, soit dans des fissures d'arbres creux — et s'envolent dès qu'ils arrivent à l'extérieur, tandis que les *Vespertilionidae* et les *Emballonuridae*, sauf *Taphozous mauritianus* strictement externe, n'ont pas de préférence marquée.

Les déplacements non volant à l'intérieur des cavités sont habituellement individuels, mais, dans certaines conditions, on constate de véritables mouvements de masse (*Tadarida condylura*).

C. — Déplacements en vol.

1. Localisation.

En principe, à l'extérieur du gîte diurne chez les espèces internes, mais parfois aussi à l'intérieur de celui-ci :

— Au moment du départ et du retour des Cheiroptères libres internes et lorsqu'ils reviennent absorber leurs proies (*Nycteris nana*);

— Déplacements diurnes spontanés dans les cavités, provoqués par des facteurs non déterminés;

— Déplacements non spontanés, causés par la pénétration d'un intrus à l'intérieur de l'abri ou par le passage à proximité de celui-ci : *Taphozous sudani*, *Nycteris nana*, *Rhinolophus abae*. Ces mouvements ne sont pas réguliers chez une espèce déterminée.

2. Chronologie.

Chez les espèces internes, principalement de nuit. Les internes de contact ne volent spontanément à l'extérieur de jour que très rarement, même lorsqu'on tente de les capturer.

Chez les espèces externes, on constate très souvent des déplacements spontanés en vol, en plein jour. Il est fréquent que les *Pteropidae* (surtout *Epomops franqueti* et *Epomophorus anurus*) et *Lavia frons* changent spontanément de point de suspension en plein jour, en volant. Ces

mouvements paraissent plus rares chez *Nycteris hispida*. Ces déplacements diurnes constituent d'autre part la réaction de fuite normale des Cheiroptères externes.

Nous avons observé enfin des Chauves-souris d'espèce indéterminée poursuivant des Insectes au vol en pleine journée, au-dessus des feux de brousse (confluent Kalibiti-Garamba).

3. Facteurs déterminant l'importance des déplacements.

a) L'indice digital. — Aptitude morphologique à effectuer des vols de longue durée.

b) L'alimentation. — Localisation des Insectes constituant le régime alimentaire du Cheiroptère à proximité ou à distance de son abri; rapport avec le biotope.

c) Le nombre de Cheiroptères de la colonie. — Les individus grégaires doivent évidemment se déplacer à plus grande distance.

4. Les types de vol.

La classification des types de vol des Cheiroptères est malaisée en Afrique, car il est généralement difficile de déterminer quelle espèce on observe. On peut sommairement envisager deux subdivisions principales :

— Le vol « papillonnant », avec de nombreux battements d'ailes : déplacements très lents, au ras du sol, des espèces à indice digital faible : *Nycteridae*. Vol caractéristique des espèces « de galerie », animaux obligés de se déplacer dans des espaces très réduits. Possibilité de modification de direction très rapide dans ce milieu peu dégagé.

— Le vol « planant », avec des battements d'ailes peu fréquents : déplacements très rapides, généralement à grande hauteur, d'animaux profitant des courants aériens; indice digital très élevé. Vol caractéristique des espèces de savane, en terrain très dégagé. Virages effectués sur de grands espaces : *Emballonuridae*, *Molossidae*.

Tous les intermédiaires peuvent être notés entre ces deux types de vol. Celui des *Pteropidae* est également rapide mais avec des battements d'ailes beaucoup plus fréquents que chez les *Molossidae*. Les *Rhinolophidae* se déplacent beaucoup plus rapidement que les *Nycteridae* et les battements d'ailes sont moins nombreux; ils ne peuvent guère tourner à angle aussi aigu que les *Nycteridae*.

Le type de vol est donc essentiellement adapté au milieu où chasse la Chauve-souris et aux Insectes qui constituent son régime alimentaire.

5. Signification et utilité du vol.

a) Déplacements :

- lors des migrations;
- départ et retour de chasse.

b) Chasse :

- poursuite des Insectes (Microcheiroptères);
- recherche des fruits (Mégacheiroptères).

Une différence essentielle sépare à ce point de vue les deux groupes de Cheiroptères : le vol n'intervient qu'indirectement dans la recherche de la nourriture chez les Roussettes, tandis qu'il joue un rôle actif chez les Chauves-souris.

c) Fuite :

- pour éviter l'ennemi (espèces externes; également espèces internes, à réaction de fuite centrifuge).

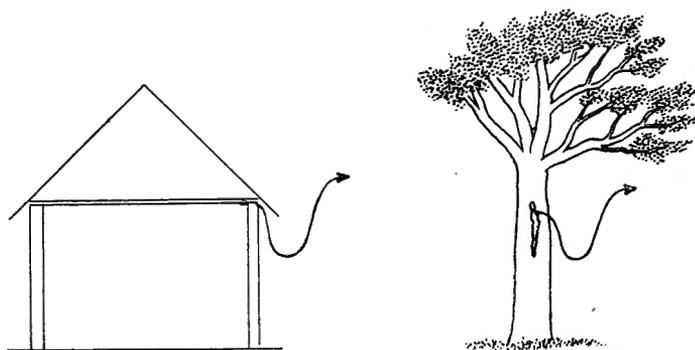


FIG. 57. — Départ caractéristique de l'abri diurne chez les *Molossidae*.

6. Le départ et le retour du vol.

a) Mode d'action. — Essentiellement différent chez les Cheiroptères libres ou de contact. Chez les premiers, la Chauve-souris prend directement son envol; au retour, elle réintègre un point de suspension et après quelques petits déplacements — en vol — de plus en plus réduits à l'intérieur de l'abri, chez les espèces internes, se suspend définitivement. Chez les Cheiroptères de contact, *Taphozous sudani* quitte en une fois, en volant, son abri diurne; le phénomène est différent chez toutes les autres espèces : elles se rendent d'abord vers l'issue de la cavité en grim pant, même si la distance est considérable (*Tadarida condylura*).

Le vol commence d'une façon typique chez les *Molossidae* (fig. 57) : l'ouverture de la cavité se trouve toujours à une hauteur assez considérable au-dessus du sol : la Chauve-souris se laisse tomber dans le vide et ne vole réellement que quelques instants plus tard.

Au retour, le Cheiroptère s'accroche à la paroi de la cavité après avoir pénétré « en piqué » dans l'orifice. Le processus est assez similaire chez les Martinets, *Apus* sp.

b) Issues préférentielles (fig. 58).

Lorsque la cavité est verticale et de dimensions considérables (grand arbre creux de galerie), le départ se fait presque toujours par l'ouverture inférieure et non par le sommet.

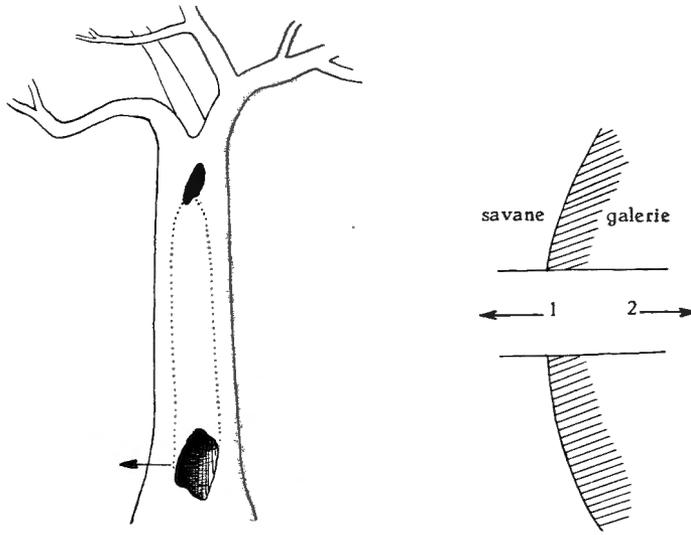


FIG. 58. — Schéma des issues préférentielles.

Lorsque la cavité est horizontale et de grandes dimensions (grotte, arbre creux tombé), il n'y a généralement pas d'issue préférentielle, sauf parfois si la cavité se trouve en lisière de forêt et de savane. Le biotope d'activité nocturne de l'espèce peut déterminer alors l'ouverture utilisée (*Nycteris luteola* sans doute vers la savane, *Hipposideros caffer centralis* vers la galerie).

c) Départs des Cheiroptères grégaires. — Les départs des Chauves-souris grégaires sont de trois types différents (fig. 59) :

— Le départ isolé : tous les individus de la colonie quittent l'abri à des moments différents; il n'y a aucune simultanéité, sinon occasionnelle : *Eptesicus garambae*.

— Le départ massif : toute la colonie quitte l'abri au même moment : *Epomophorus anurus* et certains Microcheiroptères libres internes, si l'issue est de grandeur suffisante (*Hipposideros*).

— Le départ par « à-coups » : le départ se fait en quelques épisodes et à chacune des sorties, une partie de la population prend simultanément son envol : *Molossidae*.

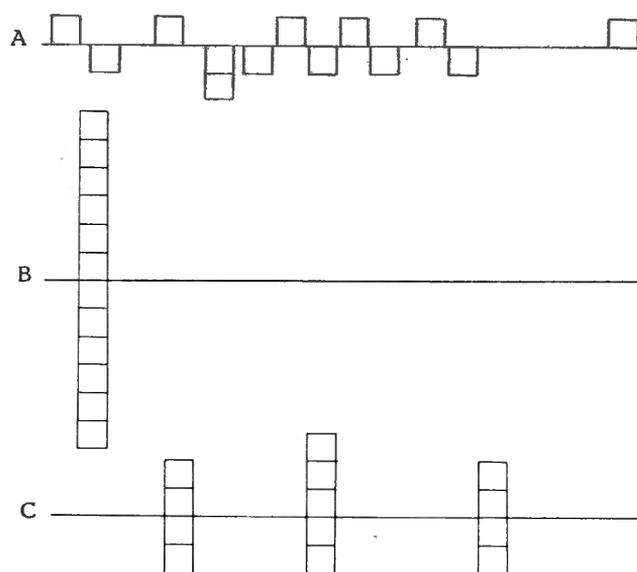


FIG. 59. — Représentation schématique des types de départ chez les Cheiroptères :
 A : départ isolé; B : départ massif; C : départ par « à-coups ».

IV. — L'ACTOGRAMME DES CHEIROPTÈRES.

A. — L'actogramme journalier.

1. Généralités.

L'actogramme des Cheiroptères paraît à première vue très simple : activité nocturne et repos diurne. Nous avons cependant vu plus haut que des déplacements spontanés sont fréquents pendant la journée chez de nombreuses espèces (*Epomophorus anurus*, *Lavia frons* à l'extérieur, *Taphozous sudani*, *Hipposideros caffer centralis*, *Hipposideros abae*, etc., dans des cavités). Il est néanmoins certain que le facteur essentiel qui détermine l'activité de l'animal, à savoir la recherche de la nourriture, fait défaut dans ces déplacements diurnes. Les seules exceptions paraissent les suivantes :

- *Lavia frons* en chasse, dès la fin de l'après-midi;
- Cheiroptère indéterminé chassant au-dessus d'un feu de brousse à midi.

2. Horaires.

La modification dans l'actogramme est déterminée essentiellement par les moments de retour et de départ du Cheiroptère, ceux-ci étant fonction de l'obscurité, donc des heures de lever et coucher du soleil. L'intervalle entre ces dernières et les moments de départ et retour en chasse est relativement

constant chez une espèce déterminée, mais variable d'après l'espèce examinée. L'actogramme varie donc légèrement en fonction de la saison, au Parc National de la Garamba (3° à 4° lat. Nord).

Le tableau (fig. 60) montre un actogramme typique des Cheiroptères, à l'équinoxe.

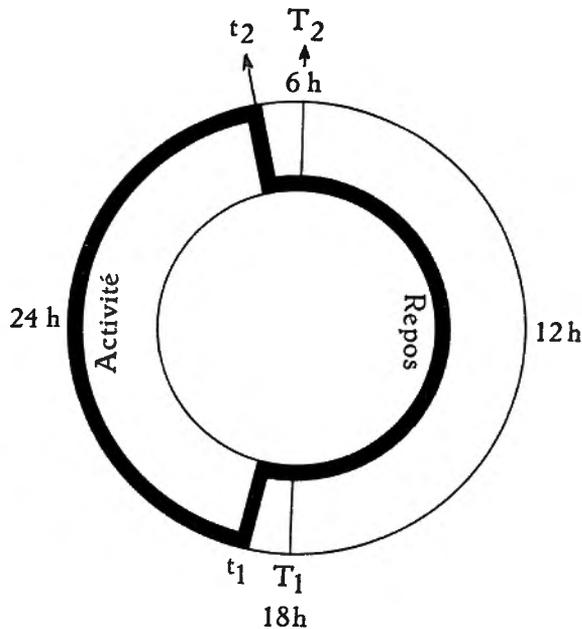


FIG. 60. — Actogramme général des Cheiroptères.

L'activité se maintient du temps t_1 au temps t_2 , T_2 et T_1 représentant respectivement l'heure du coucher et du lever du soleil. Au moment du solstice d'été, toutes les valeurs sont décalées vers la gauche; au solstice d'hiver, elles se décalent vers la droite, les différences entre T_1 et t_1 et entre T_2 et t_2 restant toujours relativement fixes chez une même espèce. Les intervalles entre T_1 et t_1 , d'une part, et T_2 et t_2 , d'autre part, ne sont pas égaux chez une espèce déterminée : le retour à l'abri est parfois plus proche du lever du soleil que le départ du coucher.

Nous n'avons pas eu la possibilité de mesurer systématiquement cet intervalle chez tous les Cheiroptères. Chez *Eptesicus garambae*, l'intervalle moyen au début de l'activité est de 15 minutes; chez *Tadarida midas*, cette valeur s'élève à environ 10 minutes.

Ces valeurs paraissent dans certains cas indépendantes des conditions météorologiques, principalement en ce qui concerne les espèces internes de contact.

Les départs en chasse très précoces — dès avant le coucher du soleil — ne sont guère observés en Afrique centrale (cfr. exceptions supra). Rappelons qu'il est fréquent que les Chauves-souris européennes, en particulier *Pipistrellus pipistrellus*, poursuivent les Insectes dès la fin de l'après-midi, surtout durant certaines journées d'hiver; les chasses ne seraient pas possibles à une heure plus tardive en cette saison par suite de la diminution progressive de la température.

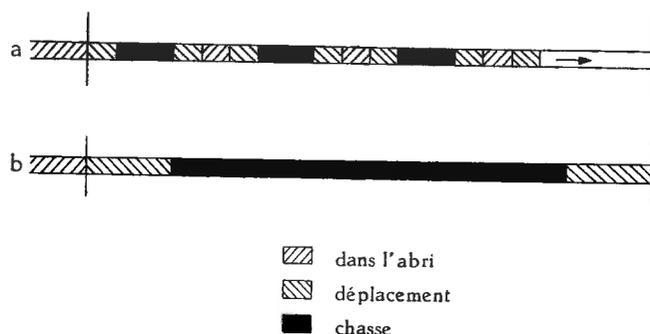


FIG. 61. — Représentation schématique de l'activité des Cheiroptères au cours d'une nuit :

a : espèces relativement sédentaires (*Nycteridae*);
 b : espèces effectuant de grands déplacements (*Molossidae*).

3. Activité.

L'actogramme a pour base le moment de départ de l'abri. Quelle est l'activité de la Chauve-souris dès son départ de celui-ci (fig. 61) ? Nous avons vu plus haut que la poursuite des Insectes constitue l'élément essentiel mais non exclusif. Chez les espèces qui n'effectuent pas de déplacements importants (*Nycteridae*), les chasses peuvent commencer immédiatement; nous avons vu que ces Chauves-souris réintègrent à intervalles réguliers leur abri pour s'y nourrir. Les grands voiliers, au contraire, et les espèces grégaires ne chassent évidemment pas à proximité de leur abri diurne; l'actogramme doit envisager un temps considérable pour les déplacements; chez certaines espèces, les exigences alimentaires sont spécialisées et les proies peuvent seulement être trouvées à grande distance de l'abri diurne. Les espèces privilégiées sont évidemment celles dont le régime alimentaire n'est pas très spécialisé et dont les terrains de chasse sont situés à proximité de l'abri. C'est la combinaison des exigences microclimatiques du gîte diurne et des nécessités alimentaires qui détermine les déplacements.

L'actogramme détaillé — en fonction des chasses et des déplacements — varie donc essentiellement selon l'espèce envisagée.

4. Repos.

Le sommeil diurne de la plupart des Chauves-souris de la région explorée est très léger. Nous n'entrerons pas ici dans des détails concernant les stades successifs depuis la léthargie profonde jusqu'au sommeil léger (GRASSÉ, 1955) : au Parc National de la Garamba, la léthargie fait presque complètement défaut. Des *Taphozous sudani* en léthargie pratiquement complète (mont Bamangwa) constituent une exception notable. Tous les animaux capturés manifestent immédiatement une activité intense. Sauf chez certains *Molossidae* (*Tadarida condylura* et *Tadarida faradjius*), nous n'avons pas constaté de temps de latence entre le sommeil et l'activité : le réveil est instantané.

Une preuve du sommeil très léger et fréquemment interrompu spontanément des Cheiroptères de la région étudiée peut se trouver dans le fait que ces animaux réagissent immédiatement lors de l'approche d'un intrus. Cette réaction se manifeste par la fuite au vol, en grim pant, en dehors ou dans l'abri, par l'émission de cris, etc. Les manifestations vocales spontanées de la plupart des Chauves-souris prouvent d'ailleurs leur activité pendant la journée. La sensibilité diurne des Cheiroptères, qu'elle soit d'origine visuelle, auditive, olfactive et vraisemblablement ultrasonique, semblerait intacte.

5. Facteurs déterminant l'actogramme.

Nous avons vu que l'heure de début d'activité nocturne est fixe chez une espèce. Comment la Chauve-souris a-t-elle perception des localisations chronologiques ? Ce problème est très malaisé à élucider. Il est certain que la diminution progressive de la luminosité intervient, mais cet élément n'est pas suffisant, car il n'explique pas le comportement des espèces internes vivant dans des cavités où la lumière fait défaut en permanence et qui ne sont donc pas en état de percevoir les variations extérieures. Les modifications progressives de température et d'humidité interviennent également car, nous l'avons vu pour les abris du Parc National de la Garamba, l'isolement micro-climatique n'est jamais réalisé complètement par rapport à l'extérieur; le problème est beaucoup plus complexe dans les grandes grottes à micro-climat constant. Nous avons vu d'ailleurs qu'au Parc National de la Garamba les heures de départ en chasse étaient dans certains cas indépendantes des conditions météorologiques externes : ce n'est donc pas uniquement une modification progressive des facteurs climatiques qui détermine l'abandon de l'abri au cours de la soirée.

B. — L'actogramme non journalier.

1. Généralités.

Nous avons examiné plus haut l'activité et le repos des Cheiroptères dans le courant d'une journée. Il convient d'envisager aussi l'actogramme des Chauves-souris au cours d'une période plus longue. L'actogramme le plus

simple suppose le retour journalier à l'abri et exclut des déplacements de plus vaste envergure. Il est certain que les Cheiroptères libres externes, dont l'« abri » est moins localisé, ne retournent pas nécessairement tous les matins au même endroit.

2. Activité cyclique.

Certains Cheiroptères peuvent être considérés comme des animaux errants, mais les déplacements plus importants suivent en général un rythme cyclique dû à une série de facteurs, souvent difficiles à discerner :

Biotiques :

— rassemblements à certains moments de l'année, dans divers milieux bien déterminés (sans doute chez *Hipposideros caffer centralis* et *Hipposideros abae*); maternités, exclusion des juvéniles;

— déplacements causés par l'apparition régulière dans un abri temporaire d'une espèce psychologiquement supérieure (*Nycteris grandis* et *Nycteris nana* ?);

Alimentaires :

— recherche de nourriture, spécialement chez les espèces frugivores;

Abiotiques :

— (feux de brousse, montée des eaux).

3. Les migrations.

La technique du baguage permettrait seule d'obtenir des éléments clairs à ce sujet. Les Chauves-souris du Parc National de la Garamba paraissent relativement sédentaires, en dehors des déplacements cycliques de peu d'ampleur. H. LANG et J. CHAPIN signalent des migrations importantes chez certains *Pteropidae*, en particulier *Eidolon helvum*. Il est certain qu'*Epomophorus anurus* apparaît subitement à certaines périodes de l'année au bord de plusieurs rivières du Parc National de la Garamba. Ces déplacements sont en relation avec la fructification de certaines essences. Des migrations régulières paraissent peu vraisemblables chez les espèces insectivores, sauf peut-être certains *Emballonuridae* (*Taphozous sudani*, *Taphozous nudiventris*); elles sont certainement à exclure chez les *Nycteridae*. Rappelons que si quelques espèces européennes effectuent de véritables mouvements migratoires (*Nyctalus noctula*, *Myotis myotis*, *Myotis dasycneme*), la plupart des Chauves-souris sont strictement sédentaires dans les régions septentrionales.

4. L'actogramme annuel.

Les conditions météorologiques extérieures paraissent avoir peu d'influence sur les heures de départ en chasse de certains Cheiroptères; il semble toutefois que chez d'autres espèces la durée des déplacements varie dans une plus large mesure en fonction de la pluie.

L'année se subdivise en deux saisons principales au Parc National de la Garamba (4° lat. Nord) : une saison sèche très marquée, de décembre à février-mars; une saison de pluies, d'avril à octobre-novembre. Les minima de température ne tombent jamais suffisamment bas pour réduire l'activité des Chauves-souris.

Saison des pluies. — Le début de la saison des pluies est caractérisé par la fructification de nombreuses essences et l'augmentation de la population entomologique. Les exigences alimentaires des Chauves-souris peuvent être satisfaites plus aisément. La saison des pluies est donc indirectement favorable aux Chauves-souris. Les mises-bas ont d'ailleurs lieu chez la plupart des espèces en cette période correspondant au printemps européen. Les pluies ont toutefois un effet direct défavorable, en ce sens qu'elles réduisent la durée des chasses puisque beaucoup de Chauves-souris sembleraient limiter leurs déplacements par temps de pluie, en particulier les *Nycteridae* et les *Rhinolophidae* et peut-être les *Molossidae*.

Les influences indirectes et directes se combinent au total : les chasses ne sont pas aussi prolongées mais paraissent plus fructueuses.

Saison sèche. — Les fruits sont rares en savane et les Insectes moins abondants. L'absence de pluie ne limite jamais les chasses : les vols sembleraient donc plus longs mais moins fructueux. Le début de la saison sèche est la période des feux de brousse dont l'influence directe et surtout indirecte paraît considérable sur beaucoup de Cheiroptères.

Il est clair que la plupart de ces facteurs ne jouent pas en forêt équatoriale où les saisons ne sont plus délimitées : l'activité des Chauves-souris ne subit donc guère de limitation.

V. — LE TERRITOIRE.

Nous examinerons ce problème exclusivement du point de vue du zoo-psychologue, essentiellement différent de celui de l'écologiste. Les termes utilisés peuvent aussi avoir un sens tout différent.

A. — Généralités.

Le problème du territoire a fait l'objet de nombreux travaux récents. H. HEDIGER (1951) a montré l'importance considérable de cet élément dans la vie de l'animal.

L'étude du territoire des Cheiroptères présente des difficultés considérables : les Chauves-souris sont habituellement semi-grégaires ou grégaires; il n'est donc pas question d'un véritable territoire individuel chez la plupart des espèces. On peut envisager évidemment le territoire « colonial » et le territoire individuel au sein de la colonie.

Les Cheiroptères, d'autre part, sont caractérisés par l'existence d'un milieu

diurne essentiellement différent du biotope nocturne. Il semble raisonnable de considérer comme point principal du territoire, l'abri temporaire. Existe-t-il un véritable territoire nocturne? La réponse ne peut être donnée à cette question. A première vue, seules les exigences purement écologiques paraissent déterminer les zones de chasse d'un individu ou d'une colonie. Il ne semble cependant pas exclu que des facteurs « psychologiques » limitent les zones entre diverses colonies; il est possible que ces territoires soient même marqués; ces éléments ne peuvent évidemment être déterminés dans le stade actuel de nos connaissances sur la psychologie des Cheiroptères.

Le territoire diurne de *Nycteris hispida* apparaît assez clairement : on peut l'observer sans difficulté lorsque l'animal est mis en fuite; il ne pénètre guère dans des zones habitées par d'autres individus. Le territoire mesure au maximum quelques m².

B. — Les différents points du « territoire général ».

Nous avons vu qu'il convient de faire une distinction entre le territoire diurne et le territoire nocturne; tous deux constituent cependant des éléments du secteur aux limites apparemment imprécises dans lequel se déplace l'animal, et qu'on peut appeler son « territoire général ».

On peut y envisager diverses localisations :

1. Le « dortoir ». — Celui-ci est constitué essentiellement par l'abri diurne chez toutes les espèces; ce rôle n'est d'ailleurs pas exclusif. Les Chauves-souris dorment en réalité fort peu; il s'agit donc plus exactement du point de repos.

2. La zone d'alimentation. — Elle est essentiellement différente selon le type de Cheiroptère. Chez les *Nycteridae*, qui ne se nourrissent pas en plein vol, elle se confond avec le dortoir; il en est de même dans certains cas chez les *Rhinolophidae*. Chez les *Molossidae*, la zone d'alimentation n'est pas localisée car ces Chauves-souris absorbent leur proie en volant. Chez certaines espèces, il existerait des points de repos dans la zone de chasse où la Chauve-souris dévorerait les proies venant d'être capturées.

3. Le terrain de chasse. — Correspondant au véritable biotope de l'animal, il est localisé par les couches aériennes où la Chauve-souris poursuit les Insectes. Chez les Roussettes, il s'agit de zones déterminées dans la végétation. Rappelons l'existence d'une double zone d'épargne souvent bien marquée par rapport aux abris diurnes.

4. Le lieu de reproduction. — Dans les conditions actuelles, il n'est pas possible de déterminer où s'accouplent les Chauves-souris au Parc National de la Garamba. La deuxième localisation importante relative à la reproduction, à savoir l'endroit de mise-bas, se confond avec le dortoir. Quant aux phénomènes relatifs à l'allaitement, leur localisation varie selon

la période : dans les premières semaines, le jeune semble suivre sa mère; ultérieurement, il reste dans le dortoir qui se transforme en nursery.

5. Le lieu de défécation. — Il est essentiellement variable et les excréments ne sont pas émis exclusivement dans l'abri diurne mais également en vol. Alors que chez certaines espèces le guano trouvé à l'intérieur de l'abri est abondant au point d'acquérir un rôle écologique primordial (maintien de l'humidité) et même parfois d'être à l'origine des déplacements cycliques, dans d'autres cas la quantité de déjections est hors de proportions avec le nombre de Chauves-souris; les excréments paraissent émis alors uniquement à l'extérieur (*Tadarida condylura*). Chez certaines espèces, la défécation pourrait avoir lieu dans l'abri, mais les déjections seraient jetées ultérieurement en dehors de la cavité.

C. — Fidélité au gîte.

La fidélité des Chauves-souris à leur gîte diurne est essentiellement variable et dépend de nombreux facteurs. Certaines sont très sensibles et quittent leur abri dès le moindre dérangement (*Rhinolophus alcyone*). La fidélité au gîte est évidemment maximale au moment de la reproduction. Chez certaines espèces, la modification des conditions écologiques et climatiques du micro-biotope est incapable de faire disparaître immédiatement la fidélité à l'abri : certains Cheiroptères réintègrent des troncs d'arbres creux après un enfumage prolongé ayant modifié complètement le micro-climat; il est cependant évident que les facteurs écologiques l'emporteront rapidement sur les éléments éthologiques et que l'abri sera bientôt abandonné définitivement.

La fidélité à un gîte peut se prolonger pendant un temps considérable : tandis que les Cheiroptères libres externes se déplacent tous les jours, les Chauves-souris internes des grandes cavités souterraines fréquentent parfois ces dernières pendant de longues années. La quantité de guano, considérable au point d'avoir été envisagée comme engrais, en est une preuve suffisante (grottes du mont Hoyo, Ituri).

VI. — ENNEMIS ET MOYENS DE DÉFENSE.

A. — Généralités.

Le nombre d'ennemis directs des Cheiroptères paraît à première vue assez limité, ce qui est une conséquence du mode de vie nocturne de ces animaux. On peut considérer les Cheiroptères comme des Vertébrés en infériorité pendant la journée et n'ayant pu subsister que par une adaptation à l'obscurité. N'est-il pas étrange de constater que les seuls Mammifères réellement volants soient nocturnes? Ceci montre qu'à certains égards le vol des Chauves-souris est inférieur à celui des Oiseaux. Les deux groupes de Vertébrés adaptés au même mode de locomotion n'ont pu se maintenir que

grâce à des actogrammes complètement différents (fig. 62). Le mode de vie nocturne des Chauves-souris peut être considéré comme une adaptation secondaire par suite de la rivalité avec les Oiseaux. Il ne semble pas absurde d'admettre qu'au stade de l'évolution où certains Mammifères ont progressivement acquis l'aptitude au vol, ils n'ont pu se maintenir qu'en adoptant comme période d'activité les seules heures de l'actogramme des Oiseaux où

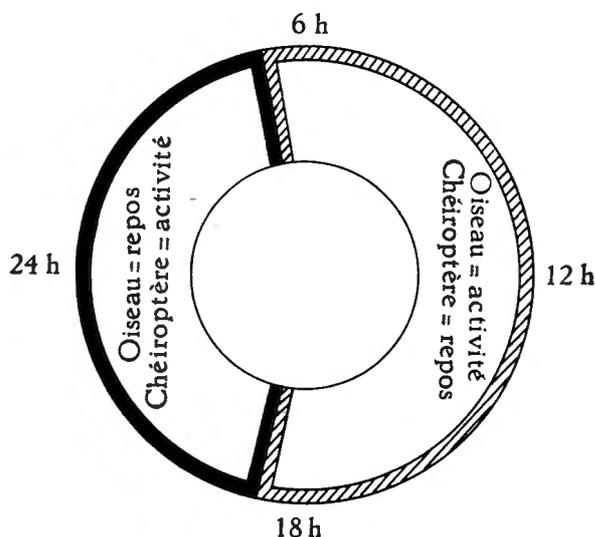


FIG. 62. — Actogramme comparé des Chéiroptères et des Oiseaux.

ceux-ci sont au repos. Ce raisonnement suppose évidemment que l'on considère l'Oiseau comme l'adversaire naturel du Mammifère volant. Les seuls Chéiroptères suffisamment puissants pour opposer une résistance efficace aux Oiseaux — les Roussettes — ont d'ailleurs un mode de vie semi-diurne. Le début de l'activité nocturne de la plupart des Chauves-souris est essentiellement déterminé par la fin de l'activité diurne de la plupart des Rapaces.

B. — Ennemis des Chéiroptères.

1. Biotiques. — Nous avons vu que les Rapaces diurnes capturent sans difficultés les Chauves-souris en cas d'activité occasionnelle de ceux-ci pendant la journée. Les Rapaces nocturnes doivent également être considérés comme des ennemis des Chéiroptères, mais dans une mesure beaucoup moins importante, les ossements de Chauve-souris n'étant trouvés que rarement dans leurs pelotes de réjection. L'orientation ultra-sonique permet à la Chauve-souris de résister efficacement.

Machaerhamphus anderssoni s'est spécialisé dans la poursuite des Chauves-souris : les observations de H. LANG et J. CHAPIN (1917) ont montré

que cet Oiseau est nettement cheiroptérophage. Les autres ennemis ne sont qu'occasionnels; nous avons vu que les Chauves-souris ne réagissent pas en face de la plupart des Vertébrés avec lesquels elles forment d'ailleurs fréquemment des groupements neutres. Exceptionnellement, des Rongeurs, des Carnivores ou des Reptiles pourraient dévorer des Chauves-souris dans leurs abris diurnes, mais nous n'avons jamais fait d'observation directe à ce sujet. Le rôle de l'Homme en tant qu'ennemi des Chauves-souris est considérable; nous l'examinerons ultérieurement.

Les Chauves-souris libres externes (*Nycteris hispida*, *Lavia frons*) paraissent à première vue beaucoup plus exposées que les espèces internes : les retraites de ces dernières, en particulier certains *Molossidae* lithophiles, sont absolument inaccessibles (*Tadarida ansorgei* et *Tadarida major*).

2. Abiotiques. — Ce sont principalement des facteurs qui agissent indirectement par modification du biotope. Les deux éléments essentiels sont constitués par les feux et les pluies; les feux détruisent de nombreuses cavités et réduisent progressivement les lambeaux forestiers; occasionnellement, des Chauves-souris sont brûlées; l'influence des feux de brousse est très variable selon l'espèce examinée. Les eaux envahissent parfois les abris et inondent ceux-ci. Certaines pluies prolongées du printemps limitent les chasses et peuvent compromettre l'équilibre alimentaire au moment des mises-bas.

C. — Moyens de défense des Cheiroptères.

1. Moyens de défense directs. — Plusieurs sens sont utilisés par les Chauves-souris pour résister à leurs ennemis : ouïe particulièrement fine, vue chez les espèces libres externes (*Epomophorus anurus* et *Lavia frons*), orientation ultra-sonique. La résistance de la Chauve-souris à l'enfumage et aux hautes températures constitue aussi un moyen de défense. L'aptitude plus ou moins variable à entrer en léthargie doit être notée. L'odeur dégagée par les Chauves-souris elles-mêmes, et surtout celle du guano, paraissent constituer un élément essentiel dans leur immunité relative envers beaucoup de Mammifères. Leur vol très spécialisé combiné avec une orientation ultra-sonique leur procure une forte supériorité pendant la nuit.

En cas de capture, les Chauves-souris se défendent en mordant violemment : leurs canines sont extrêmement acérées et percent d'ailleurs sans difficulté l'épiderme humain. En cas de conflit avec des petits Mammifères, cette défense doit vraisemblablement se montrer efficace.

2. Moyens de défense indirects. — Il s'agit ici essentiellement de l'adaptation à un biotope très déterminé dans lequel plusieurs éléments contribuent à la défense du Cheiroptère :

- un abri isolant de l'extérieur;
- inaccessibilité de cet abri;
- modifications micro-climatiques.

On constate de fait qu'il s'agit presque chaque fois d'une protection très efficace. Il est vraisemblable que l'absence d'un abri chez les Cheiroptères externes est compensée par d'autres facteurs directs de résistance, qui n'apparaissent cependant pas à première vue.

Nycteris grandis, Chauve-souris de grande taille et puissante, s'abrite dans des cavités bien protégées tandis qu'une espèce de la même famille, plus petite et moins vigoureuse, *Nycteris hispidus*, semble plus exposée par suite de son mode de vie externe.

D. — Mort des Cheiroptères.

La rareté des ennemis directs des Cheiroptères du Parc National de la Garamba fait supposer que la mort de ces derniers n'est généralement pas due à des facteurs macro-biotiques. Dans l'équilibre naturel, le rôle joué par les Cheiroptères en tant que proie de Mammifères ou de Vertébrés est minime. La mort dépend bien plus de facteurs abiotiques ou micro-biotiques.

Il n'est pas exceptionnel de trouver des animaux morts suspendus encore par leurs membres postérieurs, les griffes restant accrochées au point d'appui; ce fait s'observe aussi fréquemment — en particulier chez *Lavia frons* — lorsque la Chauve-souris est tirée au fusil. La momification des cadavres ne semblerait pas rare, par suite des conditions micro-climatiques dans certains abris.

VII. — MANIFESTATIONS VOCALES.

A. — Généralités.

Les manifestations vocales présentent une variation considérable chez les Cheiroptères. Nous n'examinerons pas ici le problème des vibrations ultra-soniques émises pour l'orientation, mais exclusivement certains des sons perceptibles à l'oreille humaine.

B. — Chronologie.

De jour. — De nombreux Cheiroptères poussent régulièrement des cris dans leurs abris, pendant la journée; ces manifestations vocales sont indiscutablement spontanées et permettent d'ailleurs le repérage des colonies; les sons vont croissant lors de l'approche d'un intrus (*Pteropidae*, *Emballonuridae*, certains *Rhinolophidae*, *Molossidae*).

De nuit. — Les *Molossidae* seuls paraissent émettre des sons pendant le vol; les cris des *Tadarida midas* en chasse dans les espaces dégagés en face des installations de la Mission en II/gd étaient très caractéristiques.

Localisation anormale. — Les cris s'accroissent lorsqu'on pénètre dans les abris et deviennent violents au moment où on tente de s'emparer des Chauves-souris; il s'agit sans doute d'une réaction ayant son rôle dans la défense des Cheiroptères. Au moment précis où les Chauves-souris sont lâchées et prennent leur envol, les cris cessent brusquement.

C. — Classification.

Pteropidae : cris très caractéristiques « cristallins », émis à intervalles réguliers; ils pourraient parfois être confondus avec les coassements de certaines Grenouilles.

Emballonuridae : chez *Taphozous mauritanus*, cris rauques très caractéristiques émis à intervalles réguliers pendant la journée.

Nycteridae : presque silencieux; jamais de manifestation vocales spontanées; réactions très limitées en cas de capture.

Rhinolophidae : très bruyants dans leurs abris diurnes (*Hipposideros abae* et *Hipposideros caffer centralis*); d'autres espèces (*Hipposideros cyclops*) sont plus silencieuses. Petits cris peu perceptibles pendant le vol.

Molossidae : Chauves-souris extrêmement bruyantes de jour et de nuit.

Les espèces grégaires sont en général nettement moins silencieuses que les espèces à tendance solitaire. Notons encore les sons aigus et sifflants perceptibles pendant le vol des *Molossidae* et surtout des *Emballonuridae* et dus au passage rapide de l'air le long des membranes alaires. Le bruit est également intense dans les grandes colonies d'*Hipposideros*; le vol des *Nycteridae* dans les arbres creux est loin d'être silencieux.

CHAPITRE 7.

FACTEURS ANTHROPIQUES.

Les rapports écologiques entre l'Homme et les Chauves-souris pourraient sembler, à première vue, peu importants. Un examen approfondi du problème montre cependant l'existence de nombreuses interactions entre les populations humaines et les Cheiroptères. Le comportement de ces derniers est influencé, dans une mesure considérable, par l'activité de l'Homme et les Mammifères volants peuvent jouer un rôle non négligeable dans certains domaines.

I. — FACTEURS ANTHROPIQUES DIRECTS.

Rapports Homme-Cheiroptères en l'absence de toute modification du milieu.

A. — Réaction de l'Homme en face des Cheiroptères.

A. — Les Noirs manifestent habituellement une indifférence assez marquée envers les Chauves-souris. Ils les connaissent très mal et en tout cas beaucoup moins bien que d'autres groupes d'animaux. Ceci apparaît nette-

ment dans le nombre très réduit de noms vernaculaires qui leur sont attribués. Les indigènes de l'Uele ne différencient pas les diverses espèces et se contentent d'un seul terme pour désigner les Macrocheiroptères et *Lavia frons* (« Ndima », en azande), d'une part, et les Microcheiroptères sauf *Lavia frons* (« Fulo », en azande), d'autre part ⁽¹⁾. Rappelons que presque chaque espèce de Batracien possède un nom vernaculaire chez les Azande, quoique les différences morphologiques qui séparent les Grenouilles paraissent moins importantes à première vue que les caractères distinctifs des Chauves-souris. Il convient d'attribuer sans doute la méconnaissance de ces dernières à la difficulté de leur capture et de leur observation.

Les Noirs ne confondent cependant jamais les Cheiroptères et les Oiseaux et, dans leurs légendes, séparent très nettement les deux groupes de Vertébrés (M. MICHA). Les espèces frugivores sont différenciées par rapport aux insectivores; mais le fait que, du moins chez les Azande, les *Lavia frons* soient « classées » parmi les Roussettes, fait supposer que les Noirs ne se basent pas sur le régime alimentaire, mais en réalité sur le mode de vie nocturne ou semi-diurne des espèces.

Les indigènes de l'Uele ne tentent guère de capturer les Cheiroptères. Nous pouvons exclure peut-être les *Pipistrellus nanus* qui vivent à proximité immédiate des Noirs et que les enfants saisissent à l'occasion pour s'en servir comme jouets (cfr. aussi H. LANG et J. CHAPIN, 1917). La raison essentielle qui détermine le primitif à la capture d'animaux consiste en leur valeur alimentaire. Certains auteurs ont signalé que les indigènes de l'Afrique se nourrissent volontiers de Chauves-souris; le fait paraît peu fréquent dans la région du Parc National de la Garamba. LANG et CHAPIN communiquent que certaines tribus du Congo Belge considèrent les Roussettes et les *Molossidae* comme des « plats de choix »; s'il est possible que certains vieillards se délectent encore à l'occasion d'une Chauve-souris, il paraît cependant clair que le régime alimentaire s'est modifié de 1917 à 1948 et 1952.

Une sorte de « tabou » semble d'ailleurs protéger certains groupes de Chauves-souris; c'est dans ce fait que réside sans doute le refus systématique de la plupart des Noirs à se nourrir de ces animaux; l'indigène qui vivait à

(1) Rappelons ici les noms vernaculaires des Cheiroptères dans les autres dialectes du Nord-Est du Congo Belge :

Mégacheiroptères :

Dialectes :	
Logo avukaia	TRAGO.
Logo gambe	TATA.
Mondo	LIKITIRI.
Baka	IRI.
Mangbetu	NIKPOOPA.

Microcheiroptères :

Dialectes :	
Logo avukaia	LIKIDZA.
Logo gambe	MOKAGIE.
Mondo	LIKITIRI.
Baka	IRI.
Mangbetu	NEBOBU.

Le terme utilisé en lingala pour désigner les Chauves-souris est BABU NA MAFAPA, ce qui signifie textuellement « souris à ailes ».

la base du massif rocheux de Nambiliki, près de Dungu, et où les Chauves-souris (*Hipposideros caffer centralis* et *Hipposideros nanus*) s'abritaient par milliers dans les cavernes, considérait ces animaux comme son bien propre et hésitait à nous autoriser à les capturer. La part de la superstition est indiscutable dans de nombreux comportements de l'indigène.

Deux des rares Chauves-souris qui risquent d'être détruites directement par les Noirs sont *Eptesicus minutus* et *Eptesicus garambae*; ces Cheiroptères s'abritent dans les branches mortes de petit diamètre souvent tombées sur le sol et ramassées pour les feux.

Les Noirs ne tentent guère non plus de se débarrasser des Cheiroptères qui s'installent parfois dans leurs huttes. Notons encore que les « raids » effectués occasionnellement par certains indigènes dans les colonies de Chauves-souris internes (lithophiles) sont sans grande importance et que celles-ci reviennent rapidement, car le milieu n'a généralement guère été modifié.

Le comportement de l'Européen est très différent. Ce dernier a transporté en Afrique sa crainte ancestrale des Chauves-souris; il n'hésitera jamais à tuer celles-ci, sans s'en expliquer autrement les raisons que par une sorte de haine « moyenâgeuse ».

B. — Réaction des Cheiroptères en face de l'Homme.

Voyons brièvement comment réagit une Chauve-souris, pendant le jour, lors de l'approche d'un être humain.

1. Espèces externes.

On note plusieurs stades successifs :

Une « immobilité » accrue grâce à laquelle l'animal profite du mimétisme et de l'obscurité du milieu dans lequel il vit; ce stade est particulièrement marqué chez *Nycteris hispida* et les petites Roussettes de savane (*Micropteropus pusillus* et *Myonycteris wroughtoni*). A un moment donné, la réaction d'immobilité prend fin et est remplacée par :

Une « réaction de fuite »; la distance de fuite, bien étudiée par H. HEDIGER (1951) chez de nombreux Mammifères, peut se mesurer également chez les Chauves-souris; généralement supérieure à 10 m chez *Lavia frons*, elle est nettement inférieure chez *Nycteris hispida*, *Micropteropus pusillus* et *Myonycteris wroughtoni*; elle paraît essentiellement variable chez *Epomophorus anurus* et il convient de la mesurer dans le sens vertical en de nombreux cas.

Les modalités de la fuite dépendent des caractéristiques éthologiques des Cheiroptères externes :

Libres. — La Chauve-souris se dérobe à l'approche de l'Homme par un vol, parfois très court, à proximité du point de départ et

suiti rapidement d'une nouvelle suspension à une branche (*Nycteris hispida*), parfois à plus grande distance. Ces Cheiroptères réintègrent rapidement leur point d'origine dès le départ de l'Homme.

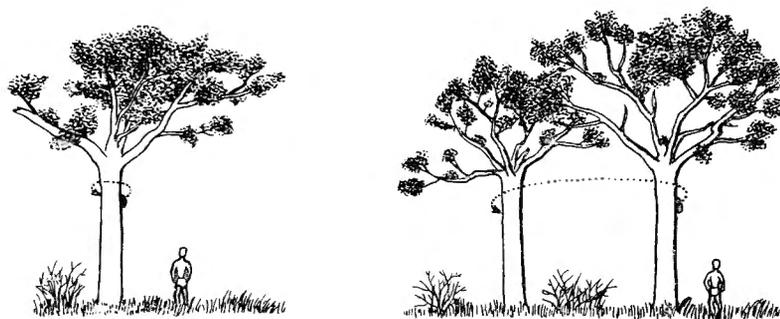


FIG. 63. — Réactions de fuite caractéristiques de *Taphozous mauritanus* GEOFFROY.

De contact. — La Chauve-souris tente de se dérober à la vue et de s'écarter en grimpant contre la paroi et ne prend son vol qu'au tout dernier moment. Les trois stades successifs paraissent donc ici : « immobilisme », « fuite en grimpant », « fuite en volant ». Nous avons examiné chez *Taphozous mauritanus* la manoeuvre typique d'évitement (fig. 63) qui consiste chez cette espèce à se cacher derrière un tronc, puis à voler vers un autre arbre, tout en restant toujours du côté opposé à l'observateur; cette forme typique de fuite est parfois observée chez des oiseaux assez proches des *Taphozous* au point de vue écologique, les *Picidae*.

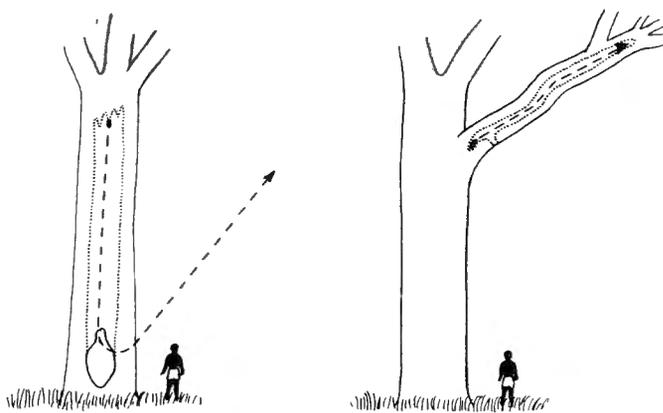


FIG. 64. — Représentation schématique des réactions de fuite des Cheiroptères internes.

A gauche : centrifuge. — A droite : centripète.

2. Espèces internes.

Deux cas très différents (fig. 64) sont à envisager ici :

- la réaction centrifuge.
- la réaction centripète;

Réaction centrifuge. — La Chauve-souris quitte son biotope interne et fuit vers l'extérieur. Ce comportement se manifeste parfois de façon très précoce, même sans tentative de pénétration de l'Homme à l'intérieur de l'abri (*Rhinolophus alcyone* et parfois *Nycteris nana*). Cette réaction de fuite fait presque entièrement défaut chez les espèces de contact (*Molossidae*). Elle n'est pas fréquente chez les Cheiroptères libres. La sécurité paraît en effet la condition écologique essentielle pour les espèces internes, qui ne se risquent guère à l'extérieur pendant la journée, ne fût-ce que pour éviter les Rapaces diurnes qu'elles n'ont sans doute pas appris à éviter, comme les Cheiroptères externes.

La mise à feu de l'abri est parfois insuffisante pour déclencher la fuite vers l'extérieur; on sait que certaines Chauves-souris se laissent enfumer sur place plutôt que de quitter leur abri (*Nycteris luteola* et parfois *Hipposideros caffer centralis* et *Hipposideros abae*) tandis que d'autres ne prennent la fuite qu'au tout dernier moment pour éviter l'enfumage complet (espèces phytophiles : *Nycteris arge*, *Nycteris grandis*, *Nycteris nana* dans certains cas, *Hipposideros cyclops*). Quand il s'agit d'individus grégaires, le départ s'effectue en une fois ou par à-coups.

Réaction centripète. — Les Cheiroptères grégaires ou semi-grégaires s'enfoncent de plus en plus profondément à l'intérieur de leur abri, jusqu'aux extrémités des fissures et des culs-de-sac terminaux, où ils se serrent très intimement. La réaction centripète est habituelle chez toutes les espèces de contact (*Molossidae* et la plupart des *Vespertilionidae*) et chez certaines espèces libres (*Rhinolophidae*, qui se transforment alors temporairement en Cheiroptères de contact).

Réaction intermédiaire. — La Chauve-souris s'enfonce d'abord à l'intérieur de son abri, mais s'envole au dernier moment, soit quand l'Homme s'est introduit dans la cavité, soit pour éviter un enfumage prolongé.

Les réactions des Cheiroptères en face de l'approche de l'Homme peuvent donc se résumer dans les tableaux suivants :

Externes.

Libres (immobilité suivie de fuite en volant) :

Epomophorus anurus, *Micropteropus pusillus*, *Myonycteris wroughtoni*,
Nycteris hispida, *Lavia frons*, *Hipposideros beatus maximus*.

De contact (immobilité suivie de fuite en grim pant et de fuite en volant) :

Taphozous mauritianus.

Internes.

Le tableau (fig. 65) nous montre les éléments suivants :

1. Dominance des espèces à réaction de fuite centripète.
2. Rares espèces à réaction de fuite complètement centrifuge.
3. Manque complet d'homogénéité parmi les familles systématiques.

Espèce	Centripète	Centrifuge
INTERNES LIBRES		
<i>Nycteris arge</i>		
<i>Nycteris nana</i>		
<i>Nycteris grandis</i>		
<i>Nycteris luteola</i>		
<i>Rhinolophus abae</i>		
<i>Rhinolophus landeri</i>		
<i>Rhinolophus alcyone</i>		
<i>Hipposideros cyclops</i>		
<i>Hipposideros abae</i>		
<i>Hipposideros caffer</i>		
<i>Hipposideros nanus</i>		
INTERNES DE CONTACT		
<i>Taphozous sudani</i>		
<i>Tadarida ansorgei</i>		
<i>Tadarida pumila</i>		
<i>Tadarida major</i>		
<i>Tadarida condylura</i>		
<i>Tadarida faradjius</i>		
<i>Tadarida midas</i>		
<i>Tadarida trevori</i>		
<i>Otomops martiensseni</i>		
<i>Eptesicus minutus</i>		
<i>Eptesicus garambae</i>		
<i>Nycticeius schlieffeni</i>		

FIG. 65. — Tableau comparatif de la réaction de fuite des Cheiroptères internes du Parc National de la Garamba.

C. — Action directe des feux de brousse.

L'influence directe des feux de brousse sur les Chauves-souris est assez négligeable par rapport à leur rôle indirect sur le milieu. Ces animaux peuvent être occasionnellement brûlés à l'intérieur des cavités (*Eptesicus minutus*).

L'effet des feux courants est indiscutablement favorable en ce qui concerne l'activité nocturne de ces Mammifères dont les chasses sont facilitées; les Chauves-souris survolent les flammes pour se saisir des Insectes mis en fuite; elles sont alors accompagnées par les Engoulevents (*Caprimulgus* sp.,

Macrodipteryx longipennis); rappelons que, pendant la journée, ce sont principalement les Milans (*Milvus migrans*) et les Guêpiers (*Mellitophagus*, *Mellitotheres nubicus*, etc.) qui chassent au-dessus des feux de brousse. Les Chauves-souris « forestières » profitent sans doute aussi des feux par suite de l'abondance des Invertébrés qui s'abritent dans les galeries.



Photo J. VEESCHUREN

FIG. 66. — II/gd/4. Aspect caractéristique d'un feu de brousse au Parc National de la Garamba.

Grand *Vitex Doniana*, abri diurne de nombreux *Tadarida*.

II. — FACTEURS ANTHROPIQUES INDIRECTS.

L'influence humaine se manifeste d'une façon beaucoup plus importante par l'action sur le milieu et par les modifications de ce dernier.

A. — Action indirecte des feux de brousse.

Les feux de brousse ont presque toujours une origine humaine et les incendies de savane causés par des phénomènes naturels (foudre, combustion spontanée) paraissent l'exception, du moins dans la région du Parc National de la Garamba.

En réduisant progressivement l'importance des galeries et en contribuant au maintien d'une végétation de savane, les feux de brousse s'opposent à la multiplication des Cheiroptères « de forêt » et favorisent les espèces « de

savane ». Les feux agissent donc principalement sur le macro-biotope des Cheiroptères; les abris sont également menacés individuellement et les espèces phytophiles pâtissent plus que les lithophiles.

L'action indirecte s'établit donc de la façon suivante :

ACTION DEFAVORABLE.

Par dégradation des galeries en réduisant le couvert :

Cheiroptères libres externes :

Nycteris hispida.

Lavia frons (du moins localement; dans d'autres régions, cette espèce s'est adaptée à la végétation de savane).

Hipposideros beatus maximus.

Par dégradation des galeries, en modifiant le régime alimentaire :

Epomops franqueti.

Epomophorus anurus.

Microcheiroptères (cfr alimentation).

Par destruction des grands arbres creux de galerie :

Nycteris arge.

Nycteris nana.

Nycteris grandis.

Rhinolophus alcyone.

Hipposideros cyclops.

ACTION FAVORABLE.

Par modification du macro-milieu (galeries transformées en savane) :

Myonycteris wroughtoni.

Micropteropus pusillus.

Taphozous sudani.

Nycteris thebaica.

Rhinolophus abae.

Par l'établissement de vastes étendues dégagées :

Tous les *Molossidae* sauf peut-être *Tadarida pumila* (localement).

Par la formation de cavités dans certaines essences de savane et la destruction du guano accumulé :

Molossidae.

Au point de vue zoogéographique, les feux de brousse favorisent donc, au Parc National de la Garamba, les espèces septentrionales et orientales, au détriment des espèces de la zone équatoriale. Beaucoup de Chauves-souris de la réserve naturelle ne paraissent plus que des relictés, parvenant à subsister seulement grâce au maintien de quelques grandes galeries en voie de dégradation progressive (*Epomops franqueti*, *Hipposideros cyclops*). L'apparition d'une espèce Nord-orientale (*Taphozous nudiventris*) n'a pu sans doute se faire qu'à la faveur des modifications apportées par les feux de brousse.

B. — Constructions indigènes et européennes.

Les installations humaines constituent un milieu très spécial auquel se sont adaptées de nombreuses espèces de Cheiroptères. Une maison peut être considérée comme représentant à la fois trois abris diurnes existant dans la nature (fig. 67) :

Un rocher à pic (*Taphozous mauritanus*).

Une cavité large et obscure (*Hipposideros caffer centralis*).

Une cavité étroite et fissurée (*Tadarida condylura*).

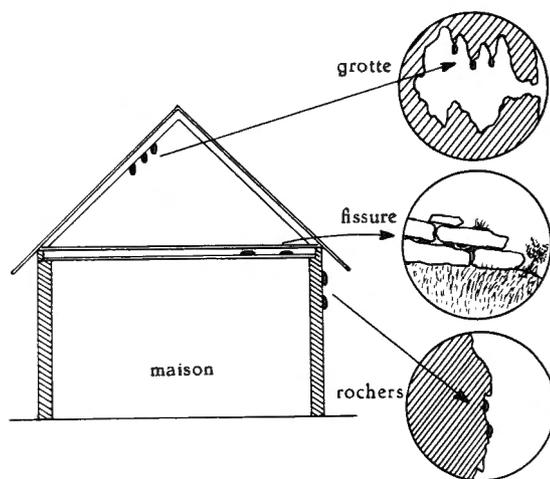


FIG. 67. — Signification écologique d'une habitation humaine pour les Cheiroptères, en tant qu'abri diurne.

Les constructions indigènes et les maisons européennes présentent des caractéristiques différentes.

La similitude du milieu anthropique avec l'abri primitif paraît l'élément essentiel et semble contrebalancer la perte de sécurité due à un contact étroit avec l'Homme. La distance de fuite des synoekes est extrêmement réduite, mais non annulée; les maisons abandonnées par l'Homme ont d'ailleurs la préférence des Cheiroptères. Le cas de *Pipistrellus culex* (?) installé derrière une carte murale, à quelques centimètres d'un Européen, dans un bureau en pleine activité, est exceptionnel.

Nous verrons plus loin que beaucoup d'espèces sont d'ailleurs observées à la fois dans le milieu humain et le biotope primitif naturel (*Taphozous mauritanus*, *Hipposideros caffer centralis* et *Tadarida condylura*).

Tous les groupes écologiques, sauf évidemment les externes libres, renferment des espèces technophiles.

Externes de contact (contre les parois) :

Taphozous mauritanus.

Taphozous nudiventris.

Eptesicus rendalli.

Internes libres (suspendus librement aux voûtes ou aspérités diverses) :

Hipposideros caffer centralis.

Internes de contact (contre les parois internes) :

Tadarida condylura.

C. — Souterrains artificiels.

Ce milieu anthropique est beaucoup plus important dans les régions tempérées et densément habitées par l'Homme qu'en Afrique. En Europe, les cavités souterraines, mines, carrières constituent un biotope tout à fait typique. Elles sont beaucoup plus localisées au Congo Belge. Dans la région du Parc National de la Garamba, on note seulement les caves de certaines habitations européennes à Dungu (*Hipposideros caffer centralis*), tandis que les mines font défaut. Notons à ce sujet que des Cheiroptères ont été découverts dans des mines abandonnées de cassitérite, près de Gabiro, à proximité du Parc National de la Kagera (1948).

D. — Modification de la végétation par défrichement.

Dans les régions équatoriales, la mise en culture suppose habituellement la destruction préalable de la végétation primitive, en particulier la forêt primaire; le milieu est donc radicalement modifié et de nombreux Cheiroptères ne peuvent se maintenir. Les grands arbres creux de forêt ne sont cependant pas nécessairement tous abattus lors des défrichements : les indigènes en laissent souvent subsister quelques-uns dans leurs plantations, de taille considérable et parfois creux (Fataki, décembre 1951, *Nycteris nana*, dans une cavité d'une essence indéterminée, en terrain récemment défriché). Le maintien des Cheiroptères dans ces abris met en évidence l'influence prépondérante du micro-milieu par rapport au macro-biotope.

La modification des conditions naturelles est plus radicale encore lors des défrichements pour l'établissement des cultures européennes.

Plus encore que par la destruction des abris, les défrichements seraient néfastes par les modifications apportées à la faune entomologique et donc aux possibilités alimentaires de certains Cheiroptères.

Dans deux cas cependant, l'apparition d'une végétation secondaire et des cultures paraît favorable aux Chauves-souris.

Bananeraies : *Pipistrellus nanus* trouvé presque exclusivement dans les bourgeons terminaux des Bananiers (*Musa*, sp.). Cette Chauve-souris suit donc les défrichements et les villages indigènes.

Manguiers : certains *Pteropidae* se nourrissent exclusivement, en certaines saisons, des fruits de Manguiers, dans les villages et surtout les postes européens.

E. — Facteurs subsidiaires.

La transformation des zones naturelles en terrains d'exploitation s'accompagne secondairement d'autres modifications, qui déterminent des changements dans les conditions écologiques des milieux et influencent donc les Cheiroptères :

Assèchement des marais.

Utilisation d'insecticides de synthèse et autres (D.D.T., pyrèthre, etc.).

III. — PASSAGE DU MILIEU PRIMITIF NATUREL A L'ABRI SECONDAIRE ANTHROPIQUE.

Nous avons vu que plusieurs Cheiroptères se sont adaptés au milieu anthropique. L'existence dans l'abri humain secondaire correspond parfois à l'abandon du milieu naturel primaire, l'évolution pouvant sembler irréversible. Dans d'autres conditions, l'animal fréquente indifféremment les zones marquées de l'empreinte de l'Homme et les régions intactes.

Les éléments communiqués ci-après sont valables exclusivement pour la région explorée.

A. — Abandon complet du milieu primaire naturel.

Eptesicus rendalli : toitures.

Pipistrellus nanus : bourgeons de Bananiers.

Ce dernier cas est moins net par suite de l'existence de Bananiers sauvages, en particulier dans les massifs granitiques (Tungu, îlots rocheux de la région d'Aba, etc.); *Pipistrellus nanus* n'y a cependant jamais été trouvé. Le milieu primitif de l'espèce reste donc douteux.

B. — Abandon facultatif du milieu primaire naturel.

Epomophorus anurus : galeries forestières ou plantations d'arbres fruitiers.

Taphozous mauritanus : troncs d'arbres ou murs externes des habitations.

Hipposideros caffer centralis : cavités souterraines naturelles et caves ou pièces obscures des habitations.

Tadarida condylura : arbres creux de savane ou combles d'habitations.

C. — Éléments insuffisants.

Taphozous nudiventris.

Cette évolution écologique pose des problèmes intéressants, en particulier celui de la détermination de l'abri de certaines espèces avant l'apparition de l'Homme. Des problèmes similaires doivent être envisagés d'ailleurs au sujet d'autres Vertébrés et, en particulier, certains Oiseaux, comme les Hirondelles et les Martinets.

L'évolution écologique pourrait s'être effectuée de la façon suivante chez certaines espèces : une espèce se maintient difficilement dans un abri naturel très spécialisé et fort localisé, où elle entre systématiquement en compétition avec une autre. L'apparition du milieu anthropique crée des possibilités nouvelles pour cette espèce, qui y trouve des conditions écologiques peu différentes, auxquelles elle s'adapte rapidement. La modification du comportement de *Tadarida condylura* illustre cette hypothèse; elle est sans doute assez récente, car l'apparition de l'abri anthropique de cette Chauve-souris a suivi la pénétration des régions équatoriales par les Européens. L'espèce se maintient d'ailleurs encore dans son milieu primitif dans certaines zones reculées (régions inhabitées par l'Homme, Parc National de la Garamba).

Dans le cas de certaines autres espèces trouvées indistinctement dans les deux milieux, on doit admettre qu'elles ne manifestent pas de préférence très marquée et que leur plasticité d'adaptation écologique est considérable, par suite des différences écologiques considérables entre les deux types d'abris. Cette possibilité d'adaptation à des milieux différents n'est pas égale chez des espèces très proches au point de vue systématique; le cas d'*Hipposideros caffer centralis* et d'*Hipposideros abae* confirme nettement cette opinion : ces deux *Rhinolophidae* vivent en grandes colonies mixtes, intimement mélangées, dans les cavités naturelles du Parc National de la Garamba, tandis qu'*Hipposideros abae* fait complètement défaut dans les souterrains et cavités artificielles où *Hipposideros caffer centralis* est abondant.

IV. — FACTEURS ANTHROPIQUES ANORMAUX.

Les réactions des Cheiroptères de la région du Parc National de la Garamba en face de certains facteurs anthropiques anormaux dans une réserve naturelle seront examinées brièvement ici.

A. — Lumière et feux.

La plupart des auteurs communiquent que les Chauves-souris paraissent attirées par les lumières et feux des villages et chasseraient également de préférence à proximité de l'éclairage puissant des habitations européennes. Un phototropisme nocturne de ces Mammifères n'a cependant jamais été

constaté au cours de la Mission d'exploration, aussi bien dans les camps temporaires que dans les bases permanentes. De nombreux *Molossidae* étaient observés chaque nuit en chasse au-dessus des espaces dégagés situés en face du camp de la Garamba; ils n'ont jamais tenté de s'approcher des lampes, ni de pénétrer à l'intérieur des pièces éclairées.

B. — Constructions temporaires en régions inhabitées.

On sait que de nombreuses Chauves-souris sont attirées normalement par les installations indigènes et européennes. Plusieurs camps temporaires ont été installés au cours de la Mission dans des régions absolument inhabitées par l'Homme : les constructions édifiées n'ont guère été utilisées par les Cheiroptères (huttes en pisé, cellule II; gîte en matériaux définitifs, cellule III). *Eptesicus rendalli* est pratiquement la seule espèce observée tandis que *Tadarida condylura* n'a pas été noté. Deux années n'ont donc pas suffi dans certains cas pour permettre l'adaptation des Cheiroptères aux abris anthropiques.

Il n'est pas exclu qu'un temps de latence soit nécessaire avant que les Cheiroptères, vivant dans des régions où les facteurs anthropiques ont fait antérieurement défaut, modifient leur comportement écologique et éthologique en fonction des éléments nouveaux.

CHAPITRE 8.

CLASSIFICATIONS SYSTÉMATIQUES ET ÉCOLOGIQUES.

I. — GÉNÉRALITÉS.

Les caractères morphologiques externes — de même que ceux du crâne et, en particulier, la dentition — sont pratiquement les seuls utilisés par les systématiciens dans la diagnose des espèces; ils servent de base à la plupart des classifications. Il est cependant évident qu'envisager uniquement la forme extérieure d'un animal mort et isolé de son milieu risque de conduire à des conclusions arbitraires.

Les classifications — en particulier celles des Mammifères — devraient tenir compte aussi d'une foule d'autres éléments : si un effort a été réalisé dans certains cas en ce qui concerne l'anatomie macroscopique, l'histologie, la physiologie, la biochimie et la génétique paraissent complètement négligées dans les subdivisions zoologiques. Les caractéristiques écologiques sont également trop souvent laissées de côté.

Un examen des particularités écologiques des familles de Cheiroptères nous montre que celles-ci sont en général fort hétérogènes à ce point de vue; les groupements écologiques chevauchent les subdivisions de la systématique sans s'y superposer. Les chapitres antérieurs ont suffisamment établi, d'autre part, que chaque espèce possède non seulement des caractères parfaitement déterminés au point de vue morphologique, mais aussi écologique. La détermination des Cheiroptères d'une région étudiée de façon approfondie comme le Parc National de la Garamba serait possible en se basant exclusivement sur la connaissance de leur abri diurne.

Nous synthétiserons rapidement ici les caractéristiques écologiques de chaque famille représentée au Parc National de la Garamba et examinerons aussi quelques caractères morphologiques indépendants des groupes systématiques.

II. — CARACTÈRES ÉCOLOGIQUES DES FAMILLES DE CHEIROPTÈRES.

Ces caractères sont, bien entendu, provisoires et valables exclusivement pour les Cheiroptères de la région explorée et des zones avoisinantes, et il n'est évidemment pas question de vouloir généraliser.

Nous considérons une famille comme « homogène » localement, lorsque toutes les espèces présentent, au Parc National de la Garamba, les mêmes caractéristiques éthologiques et écologiques.

A. — Pteropidae.

Biotope :

Homogène : toutes espèces externes; homogène : toutes espèces phytophiles.

Hétérogène : macro-biotope très différent (espèces forestières, intermédiaires ou anthropophiles et de savane).

Groupements :

Homogène : pas de groupements extra-spécifiques.

Sociabilité :

Hétérogène : 2 espèces semi-grégaires.

2 espèces solitaires ou semi-solitaires.

Reproduction :

Homogène : périodicité marquée.

Hétérogène : une espèce caractérisée par deux périodes de reproduction; une espèce paraît se reproduire une seule fois annuellement.

Alimentation :

Homogène : strictement frugivores, mais fruits apparemment différents (essences cultivées ou non).

Éthologie :

Homogène : toutes espèces libres.

Facteurs anthropiques :

Une espèce adaptée secondairement au milieu semi-anthropique (essences cultivées), contrairement aux trois autres.

B. — Emballonuridae.**Biotope :**

Hétérogène : lithophile et phytophile.

Hétérogène : externe et interne.

Groupements :

Hétérogène : groupements mono- et poly-spécifiques.

Sociabilité :

Hétérogène : solitaire et semi-grégaire.

Alimentation :

Coléoptères dominants?

Éthologie :

Homogène : de contact.

Facteurs anthropiques :

Une espèce adaptée secondairement au milieu anthropique.

C. — Nycteridae.**Biotope :**

Hétérogène : 4 espèces phytophiles, 2 espèces lithophiles.

Hétérogène : 5 espèces internes, 1 espèce externe.

Groupements :

Hétérogène : 4 espèces sur 6 ne formant pas de rassemblements extra-spécifiques.

Sociabilité :

Homogène : solitaire à faiblement semi-grégaire.

Alimentation :

Surtout Diptères et Hyménoptères?

Reproduction :

Homogène : périodicité très marquée.

Hétérogène : dates de mise-bas variant selon l'espèce.

Facteurs anthropiques :

Aucune adaptation au milieu anthropique.

Éthologie :

Homogène : toutes espèces libres.

D. — **Megadermidae** (caractéristiques de la seule espèce).

Biotope : phytophile.
externe.

Groupements : pas de groupements extra-spécifiques.

Sociabilité : solitaire ou semi-grégair.

Alimentation : Coléoptères lamellicornes (localement).

Reproduction : périodicité marquée : naissance fin mars.

Éthologie : libre, chasse parfois de jour.

E. — **Rhinolophidae**.

Biotope :

Hétérogène : 5 espèces lithophiles, 3 espèces phytophiles.

Homogène : toutes espèces internes, sauf *Hipposideros beatus maximus*,
de transition.

Groupements :

Homogène : rassemblements extra-spécifiques.

Sociabilité :

Hétérogène : 2 espèces solitaires.

Hétérogène : 6 espèces semi-grégaires à grégaires.

Alimentation :

Hyménoptères dominants ?

Reproduction :

Homogène : périodicité généralement très marquée.

Homogène : dates de naissance assez comparables.

Éthologie :

Homogène : toutes espèces libres.

Facteurs anthropiques :

Réaction de fuite centripète marquée; une seule espèce adaptée secondai-
rement au milieu anthropique.

F. — **Molossidae**.

Biotope :

Homogène : toutes espèces internes.

Hétérogène : 6 espèces phytophiles, 2 espèces lithophiles, 1 espèce partiel-
lement anthropophile.

Sex-ratio : tendance à la polygamie chez certaines espèces.

Groupements :

Hétérogène : deux espèces seulement formant des rassemblements extra-
spécifiques.

RÉPARTITION ÉCOLOGIQUE DES FAMILLES

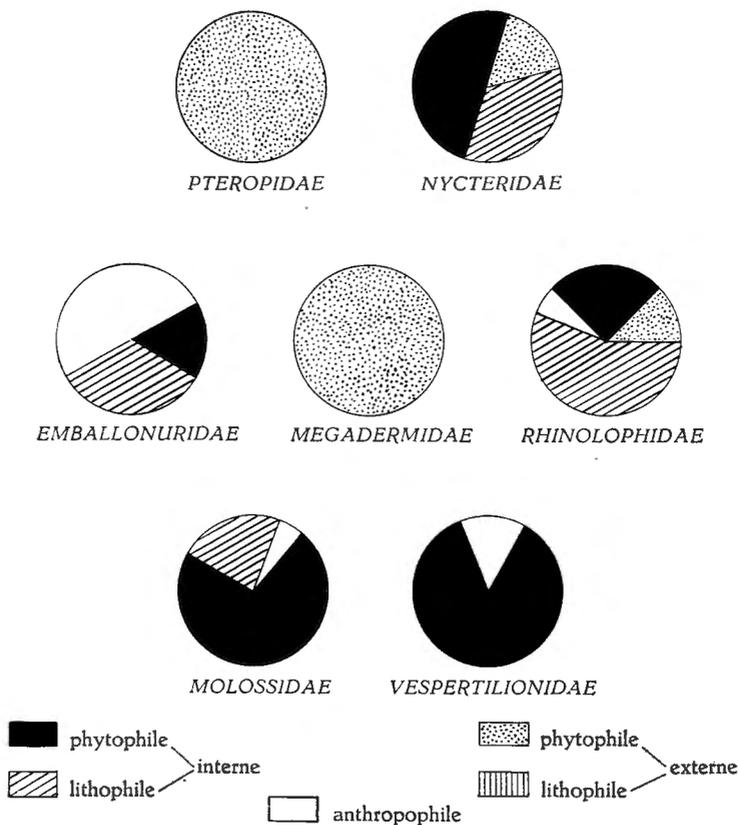


FIG. 68. — Caractères écologiques (abri diurne) des Chiroptères, d'après les familles systématiques, au Parc National de la Garamba.

Sociabilité :

Homogène : toutes les espèces semi-grégaires à grégaires, sauf *Otomops martiensseni*.

Alimentation : dominance des Coléoptères?

Reproduction : périodicité souvent assez mal marquée.

Éthologie :

Homogène : toutes espèces de contact.

Facteurs anthropiques :

Une espèce adaptée secondairement au milieu anthropique; réaction de fuite nettement centripète.

G. — **Vespertilionidae.****Biotope :**

Homogène : phytophiles.

Homogène : internes.

Groupements :Homogène : pas de rassemblements extra-spécifiques (sauf *Nycticeius*).**Sociabilité :**

Homogène : solitaires à semi-grégaires.

Reproduction :

Périodicité assez mal marquée.

Éthologie :

Homogène : toutes espèces de contact.

Facteurs anthropiques :Certaines espèces adaptées secondairement au milieu anthropique (*Pipistrellus*, etc.).

Les caractéristiques écologiques des *Vespertilionidae* de la région étudiée paraissent donc essentiellement différentes de celles qui sont notées dans cette famille en Europe.

Ces tableaux nous montrent nettement que seules les classifications éthologiques (mode de suspension libre ou de contact) se superposent aux familles systématiques. Ces dernières sont nettement hétérogènes aux autres points de vue. Le type d'abri diurne examiné en détails dans le chapitre I, et qui présente une remarquable spécificité chez chaque espèce, paraît complètement indépendant de la position systématique de celle-ci (fig. 68).

III. — **CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES SPÉCIAUX.**

Certains caractères morphologiques — non retenus généralement dans les diagnoses — se retrouvent dans des familles systématiques très différentes et permettent des rapprochements occasionnels :

A. — **Coloration.**

L'existence de plusieurs stades de coloration (phase grise et phase rouge) s'observe chez les Cheiroptères suivants :

*Rhinolophidae :**Rhinolophus landeri lobatus.**Rhinolophus alcyone alcyone.**Hipposideros caffer centralis.**Hipposideros abae.*

(Absence chez les autres *Rhinolophidae* du Parc National de la Garamba).

*Molossidae :**Tadarida midas.*

Nous ne reprendrons pas ici les explications avancées par certains auteurs (K. ANDERSEN, 1917, M. EISENTRAUT, 1941); on verra plus loin que les rapports avec l'âge, le sexe, etc., varient selon les espèces.

B. — Pilosité glandulaire.

Des poils spéciaux, souvent en rapport, à leur base, avec une sécrétion caractéristique, sont notés chez les espèces suivantes :

Pteropidae :

Epomophorus anurus : épaulettes.

Epomops franqueti : épaulettes.

Micropteropus pusillus : épaulettes.

Myonycteris wroughtoni : gorge.

Rhinolophidae :

Rhinolophus landeri lobatus : poils axillaires.

Hipposideros cyclops : sac anal.

Le sac frontal de certains *Rhinolophidae* (*Hipposideros*) doit aussi être mis en évidence.

C. — Pilosité normale très courte ou poils très développés.

On note la première de ces caractéristiques chez la plupart des *Molossidae* et certains *Vespertilionidae* (*Nycticeius* et *Scotophilus*), d'une part, et la seconde chez les *Pteropidae*, *Megadermidae* et *Nycteridae*, d'autre part. La pilosité courte paraît un caractère des Cheiroptères internes de contact, tandis que les poils sont plus longs chez les espèces libres et souvent externes.

D. — Absence ou présence de tragus. — Feuille nasale. — Développement du pavillon de l'oreille (cfr. S. FRECHKOP, 1943).

Tragus et feuille nasale : *Nycteridae*, pavillon des oreilles normal.

Tragus bifide et feuille nasale : *Megadermidae*, pavillon des oreilles hypertrophié.

Pas de tragus mais feuille nasale : *Rhinolophidae*.

Contrairement aux précédents, ces caractères sont utilisés par les systématiciens.

IV. — GROUPEMENTS ÉCOLOGIQUES ET CLASSIFICATIONS ÉCOLOGIQUES DES FAMILLES.

Les caractères repris plus haut permettent de distinguer essentiellement deux groupes principaux de Cheiroptères au Parc National de la Garamba :

Premier groupe formé par les *Molossidae* (1), *Emballonuridae*, *Vespertilionidae*, caractérisé par les éléments suivants :

- toutes espèces de contact,
- généralement espèces internes, une seule espèce externe,
- tendance au grégarisme assez marquée, mais pas générale,
- résistance accentuée à l'assèchement en captivité,
- peu de groupements extra-spécifiques,
- poils courts,
- indice digital élevé (cfr. AELLEN, 1949); décroissant progressivement chez les *Vespertilionidae*,
- absence d'appendices cutanés spéciaux, en dehors du tragus,
- dentition puissante.

L'absence complète d'appendices cutanés paraît une caractéristique typique des Cheiroptères de contact.

Deuxième groupe formé par les *Rhinolophidae*, *Nycteridae*, *Megadermidae*, caractérisé par les éléments suivants :

- toutes espèces libres,
- espèces internes, mais aussi plusieurs espèces externes,
- tendance moins marquée au grégarisme, sauf chez certains *Rhinolophidae*,
- faible résistance à l'assèchement, en captivité,
- poils plus longs,
- indice digital peu élevé,
- développement de nombreux appendices cutanés spéciaux,
- dentition plus faible.

Les *Vespertilionidae* et les *Rhinolophidae* constituent des stades de transition entre les deux groupes et leurs caractéristiques sont moins fortement accentuées.

(1) Certaines caractéristiques comparables à celles des *Molossidae* se retrouvent chez des Oiseaux assez proches au point de vue écologique, les Martinets (*Apodidae*) : plumage peu abondant, « internes de contact », difficulté de prendre l'envol directement du sol, vol très puissant. Ce dernier présente certaines analogies avec celui des *Molossidae*. Remarquons enfin que les Martinets n'ont qu'un nombre très limité de jeunes.

Les *Pteropidae* présentent plusieurs caractères propres au second groupe : poils assez longs, espèces libres externes; rappelons d'autre part que leurs yeux sont d'assez grande taille (cfr. *Lavia frons*).

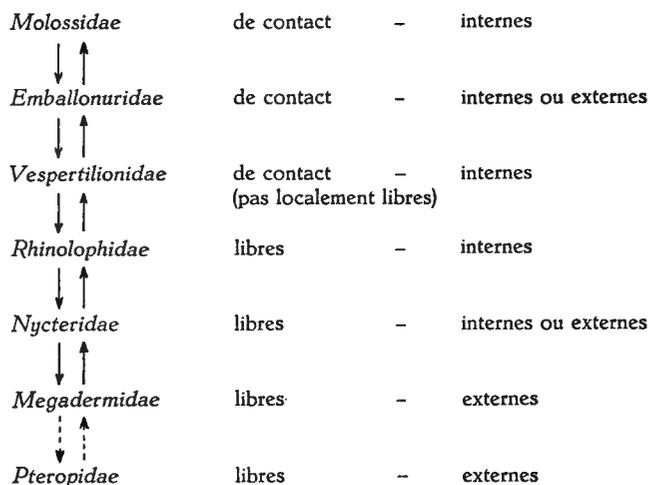


FIG. 69. — Schéma d'une relation hypothétique des familles, en fonction des caractères écologiques et éthologiques.

Les *Rhinolophidae* et les *Megadermidae* ont en commun la possession de fausses mamelles, tandis que les *Rhinolophidae* et les *Nycteridae* montrent un comportement éthologique assez similaire.

Les familles systématiques représentées au Parc National de la Garamba peuvent être placées dans une succession régulière (fig. 69), en suivant la classification étho-écologique de base (mode de suspension et type d'abri).

Il semble prématuré de se risquer à des conclusions sur le degré évolutif de ces caractères.

CHAPITRE 9.

**LES CHEIROPTÈRES ET LA MISSION D'EXPLORATION
DU PARC NATIONAL DE LA GARAMBA.**

Le nombre total de Cheiroptères trouvés au Parc National de la Garamba est fort élevé et des éléments biologiques intéressants ont été obtenus, quoique la recherche n'y fut cependant guère aisée. Le Parc National de la Garamba constitue à première vue une région très défavorable pour les Chauves-souris : immenses étendues de savane sans aucune variété. Absence de grandes zones forestières, pas de montagnes importantes, pas de vraies grottes. Les premiers travaux s'avérèrent très décevants, dès que furent épuisées les possibilités très limitées offertes par les récoltes avec l'aide de l'indigène; recherches dans les milieux anthropiques, aux limites de la réserve naturelle. Dès 1948, lors d'un premier séjour au Parc National de la Garamba (Mission H. HEDIGER - J. VERSCHUREN), nous avons obtenu des éléments sur cette faune spécialisée.

Il convient également de noter que les travaux relatifs aux Chauves-souris ne constituaient qu'une partie très limitée du programme de la Mission d'exploration : nous devons personnellement étudier à fond tous les autres Mammifères et conduire les recherches relatives aux Oiseaux, Reptiles et Batraciens. A cela s'ajoutent les inévitables difficultés matérielles inhérentes aux travaux en pleine brousse.

Nous avons rapidement abandonné les recherches décevantes dans les milieux anthropiques et nous avons décidé d'utiliser deux techniques de travail différentes :

Exploration approfondie d'une zone limitée. — Nous étions assuré de pouvoir y prospector tous les biotopes, même les plus spéciaux; les mesures écologiques pouvaient y être prises sans grandes difficultés tandis que l'équipement de laboratoire permettait les analyses et dissections. C'est de cette façon que nous avons étudié dans les deux centres-bases de la mission : camp de la Garamba, au Sud, et camp de Mabanga, au Nord. Les recherches en profondeur sont la base de tout travail sérieux.

Exploration en pointe, par prospections à grande distance. — Il est évident que l'étude approfondie, même de plusieurs régions, est insuffisante et n'autorise pas des intrapolations. Certains biotopes peuvent faire défaut dans les parcelles-bases témoins. Plus que l'entomologiste et presque autant que celui qui s'occupe des Ongulés, le spécialiste des Cheiroptères doit se déplacer et prospector le plus grand nombre possible de zones, afin surtout d'être en mesure de généraliser les conclusions obtenues dans les parcelles-témoins. C'est pour cette raison que nous

avons effectué une série importante de « safaris » dans la plupart des secteurs du Parc National de la Garamba, en tâchant de réduire au maximum l'encombrement matériel, en limitant les bagages, les porteurs, etc. (rappelons qu'en dehors de la piste axiale, tous les déplacements devaient se faire à pied, dans une végétation très dense en saison des pluies). Une trentaine de points secondaires de recherches ont ainsi été explorés dans la réserve naturelle. Les abords des pistes ont également été étudiés et grâce à la légèreté des déplacements, nous étions en mesure de nous arrêter à tout moment pendant les déplacements en pointe. Le zoologiste moderne doit être à la fois un homme de laboratoire et de terrain et ne doit pas hésiter à se dépenser physiquement.

Nous tenons à insister sur l'importance absolue de combiner les deux techniques de travail : se limiter exclusivement à deux ou trois zones de témoins ne permet aucune généralisation et fait négliger certains milieux très localisés; parcourir de vastes régions sans rien étudier à fond ne donne qu'une idée superficielle de la faune.

I. — TECHNIQUES DE TRAVAIL.

A. — Zones explorées (fig. 70).

1. Stations de base.

Cellule I. — Camp de Bagbele (1949-1950). — Nous n'avons séjourné au Camp de Bagbele que deux mois (début octobre à mi-décembre 1950). Les récoltes de Cheiroptères y ont été effectuées avant notre arrivée par J. MARTIN, qui a récolté en particulier plusieurs espèces anthropophiles (*Pipistrellus nanus*, *Epomophorus anurus*).

Cellule II. — Camp de la Garamba (1950-1952). — Base principale de la Mission d'exploration. Les divers milieux ont été explorés à fond et l'accent a été principalement mis sur les mesures écologiques; les successions chronologiques ont pu être bien suivies. Nous avons — en dehors des « safaris » et des séjours au camp de Mabanga — basé nos travaux au camp de la Garamba de décembre 1950 à septembre 1952, sauf une absence à la fin de 1951 (Ituri). De nombreuses récoltes de Cheiroptères ont été également effectuées par M. H. DE SAEGER qui a, en particulier, trouvé le très exceptionnel *Taphozous nudiventris* et le rarissime *Otomops martiensseni*. Au point de vue systématique, près de $\frac{2}{3}$ des espèces ont été trouvées dans cette cellule biologique, les Chauves-souris phytophiles étant les plus nombreuses.

La parcelle entourant le camp de la Garamba a été parcourue dans son intégralité, principalement dans un rayon de 4 km autour du camp de base, où la plupart des arbres creux avaient d'ailleurs été repérés. Les têtes de sources du Sud de la cellule (Walowalo, Nampume, etc.) ont également fait l'objet de nombreux travaux.

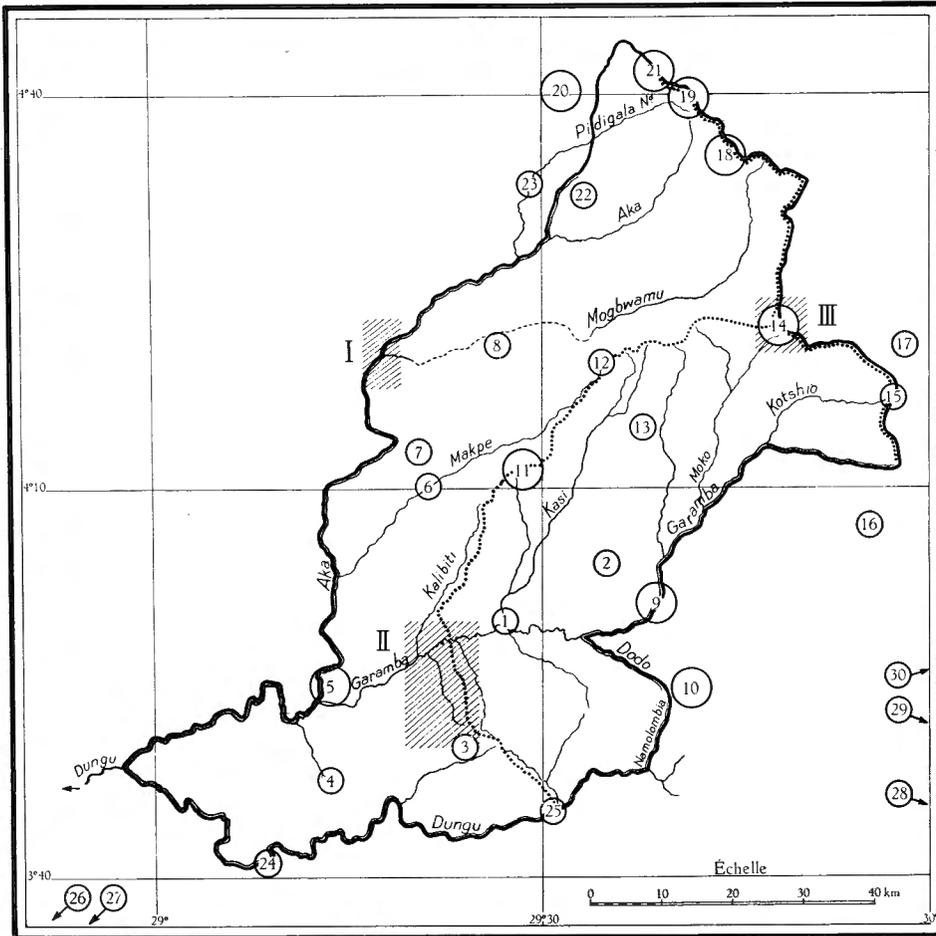


FIG. 70. — Principales zones de récoltes et de recherches des Cheiroptères, au Parc National de la Garamba et dans les régions environnantes. Les zones hachurées (I, II et III) représentent les « cellules » de base.

Cellule III. — Camp de Mabanga (1952). — Plusieurs séjours en 1952. L'affleurement rocheux granitique du Ndelele fait l'intérêt principal de cette région, base de plusieurs expéditions en pointe.

2. Points d'exploration secondaire.

1. Confluent Garamba-Kassi : galerie à *Irvingia Smithii*.
2. Mont Bagunda : importante élévation rocheuse au Sud-Est de la réserve naturelle. Plusieurs galeries forestières.

3. Source de la Naworoko : galerie forestière en voie de dégradation.
4. Source de la Wilibadi : milieu similaire.
5. Confluent Aka-Garamba : denses galeries à *Irvingia*; ancien village indigène; comparaisons possibles avec les éléments trouvés en 1948, avant l'abandon des cultures.
6. Cours moyen de la Makpe.
7. Mont Biadimbi : très important affleurement rocheux.
8. Mont Bamangwa : affleurement de micaschistes.
9. Cours moyen de la Garamba (Sud-Est du mont Bagunda).
10. Village de Bwere et régions environnantes (sources de la Dodo et Namolombia).
11. Source de la Maleli : le plus important massif forestier du centre de la réserve naturelle. Denses galeries. Nombreuses cavités souterraines.
12. Source de la Makpe et de ses affluents : denses galeries forestières; beaux peuplements de *Lophira alata*.
13. Mont Mpaza : inselberg granitique dénudé; pas de pseudo-grotte.
14. Mont Ndelele : affleurement granitique avec plusieurs cavités souterraines.
15. Peuplements d'*Isoberlinia doka*.
16. Mont Öttö.
17. Mont Tungu (territoire soudanais) : important inselberg granitique à flore xérophile. Nombreuses cavités souterraines.
18. Source de l'Aka — Mont Inimvua : très denses galeries forestières sur le cours supérieur de l'Aka et ses affluents supérieurs. Végétation similaire sur l'autre versant de la crête Congo-Nil. Faune forestière typique.
19. Source de la Pidigala et ses affluents : milieu similaire.
20. Mont Embe (peuplements de bambous, *Oxytenanthera*), sources de la Kokodo et affluents divers (végétation forestière), source de la Keroma (cavités souterraines).
21. Sources des affluents orientaux de l'Aka (Boni, etc.) : cfr. Aka.
22. Mont Uduku : massif granitique très abrupt; galeries forestières denses à la base; plusieurs cavités souterraines.
23. Village de Bagbele Moke : faune anthropophile dans les champs de coton et les cultures vivrières, entre des galeries peu dégradées.
24. Station de Gangala-na-Bodio : ancienne station de domestication des Éléphants : centre d'installation européen partiellement abandonné; village indigène; arbres fruitiers.

25. Station de Nagero : siège administratif du Parc National. Construction européenne récente et village indigène, dans une zone complètement inhabitée auparavant. Pas de faune anthropophile en 1952. Cours de la Dungu.

Les zones situées entre ces différents points ont été explorées au cours des déplacements.

Quelques récoltes et des observations ont été effectuées aussi à plus grande distance en dehors du Parc National de la Garamba.

26. Grottes de la Nambiliki : au Sud-Est de Dungu; cavernes dans un affleurement granitique, en savane boisée (J. VERSCHUREN en 1948; J. MARTIN en 1950).

27 à 29. Stations européennes de Dungu, Faradje et Aba : installations européennes.

30. Massif montagneux de la route Aba-Juba (frontière soudanaise) : affleurements granitiques très importants; plusieurs cavités souterraines (1948).

Nous n'examinerons pas dans ce travail les Cheiroptères récoltés ou observés dans des régions beaucoup plus lointaines du Parc National de la Garamba et qui ne peuvent être assimilés à la faune de ce dernier : hauts plateaux de l'Ituri (fin 1951) et grottes du mont Hoyo (septembre 1948).

B. — Repérage des milieux.

Les stations de recherches étaient établies de préférence dans les zones où les biotopes paraissaient les plus variés; les mesures écologiques étaient prises dans des milieux témoins. Rappelons que la Mission d'exploration rassemblait chaque jour les données climatiques de base dans une station météorologique réalisant les conditions standard. La recherche des milieux favorables exigeait un temps considérable et était combinée avec les autres travaux zoologiques : chasses, observations éthologiques, récoltes de Vertébrés inférieurs.

C. — Repérage des Cheiroptères.

Les Cheiroptères pouvaient être repérés de plusieurs façons différentes :

a) A la vue, directement (espèces externes), ou indirectement (excréments);

b) A l'ouïe : principalement les *Molossidae*, qui poussent sans interruption des cris durant toute la journée; ces manifestations vocales s'entendent de fort loin et font repérer la colonie (arbres creux, massifs rocheux); aussi *Taphozous mauritanus* et *Epomophorus anurus*, qui émettent régulièrement des sons; les espèces lithophiles et phytophiles des cavités de grandes

dimensions peuvent être décelées aisément par le bruit des vols spontanés ou non dans leurs abris (*Hipposideros caffer centralis*, *Hipposideros abae* et *Nycteris nana*);

c) A l'odorat : l'odeur dégagée par les Chauves-souris grégaires est très accentuée et se propage souvent à grande distance. De nombreuses fissures dans des *Vitex* (*Molossidae*) et des cavités souterraines (*Rhinolophidae*) ont pu être découvertes de cette façon. Rappelons que l'odeur dégagée par les *Molossidae* est essentiellement différente de celle des *Rhinolophidae*. Il s'agit plus exactement de l'odeur des excréments, car la plupart des Chauves-souris, sauf les *Molossidae*, sont elles-mêmes relativement inodores.

D. — Mesures écologiques.

Les éléments micro-climatiques ont été habituellement mesurés à l'aide d'instruments (thermomètres divers, psychromètres, etc.); dans certains cas, on a dû se contenter d'estimations par comparaisons; les valeurs numériques font alors défaut. Les mesures précédaient habituellement les captures des Chauves-souris, car les travaux exigés par les mensurations peuvent être à l'origine de modifications du micro-climat. Dès que l'animal avait été capturé, nous procédions à la description exacte du biotope et à l'enregistrement des documents photographiques. Les clichés directs des Cheiroptères dans leur milieu sont difficilement réalisables en Afrique.

E. — Observations biologiques (diurnes et nocturnes).

Les données éthologiques étaient notées à l'occasion de chaque récolte; ces observations présentent souvent des difficultés par suite des perturbations causées aux Cheiroptères par l'Homme dans les milieux internes. Nous avons tenté aussi d'étudier le comportement nocturne de certaines espèces : heures de départ et rentrée, vol, etc. Dans de nombreux cas, nous n'avons pas estimé nécessaire de capturer l'animal observé.

F. — Bagueage des Cheiroptères.

La méthode du bagueage que nous utilisons depuis plusieurs années en Europe et qui a donné des résultats intéressants dans différents domaines (longévité, déplacements, dynamique des populations) n'a guère été employée à de nombreuses reprises au Congo Belge. Plusieurs raisons l'expliquent aisément :

- Trop grand nombre de Cheiroptères à baguer et très faibles chances de reprises en régions pratiquement inhabitées par l'Homme;
- Difficultés de capturer les Cheiroptères vivants et intacts (individus non léthargiques);
- Taille trop considérable des Chauves-souris, en particulier certains *Molossidae* : malgré une longueur habituellement non supérieure à celle des grands

Vespertilionidae d'Europe (*Myotis myotis*), les avant-bras sont beaucoup plus épais (à Gabiro, en 1948, plusieurs *Tadarida condylura* bagués ont été retrouvés morts peu de temps après, par arrêt de la circulation sanguine dans le membre antérieur). Des bagues d'un modèle spécial devraient être utilisées pour ces grands Cheiroptères.

Le baguage systématique des Chauves-souris pourrait être envisagé dans les grandes colonies des grottes calcaires où la capture des animaux vivants présente des difficultés moins considérables (Thysville et mont Hoyo).

Nous avons utilisé cette technique exclusivement à la cavité souterraine de la source de la Keroma (*Hipposideros caffer centralis* et *Hipposideros abae*, 27 mâles et 24 femelles bagués), à Eagbele et à Fataki (Ituri).

II. — MÉTHODES DE CAPTURES.

A. — Généralités.

Il convient d'attirer l'attention sur le fait que sur 38 espèces ramenées du Parc National de la Garamba, 2 seulement n'ont pas été récoltées directement par les chargés de mission. Les Cheiroptères apportés par les Indigènes ne présentent guère de variété (*Pipistrellus nanus* dans la plupart des régions, *Lavia frons* et *Epomophorus anurus* près du Parc National de la Garamba, *Glauconycteris argentata* dans l'Ituri), et donnent une idée absolument fautive de la population cheiroptérologique d'une région, car les Noirs se contentent souvent de se saisir des espèces anthropophiles ou semi-anthropophiles et ne font jamais de recherches dans les milieux spéciaux. Le naturaliste européen doit donc être présent personnellement et participer lui-même à la capture; les Chauves-souris ramenées par l'indigène ne peuvent d'ailleurs servir qu'à des travaux limités d'anatomie et de zoogéographie. Tous les éléments écologiques, si importants, sont complètement défaut.

B. — Description et utilisation.

Les moyens mis en œuvre pour s'emparer des Chauves-souris sont essentiellement variables selon les milieux : les techniques diffèrent radicalement pour les espèces internes et pour les espèces externes; la capture de l'animal vivant est peu fréquente.

Trois méthodes principales vont être examinées; elles ont parfois été utilisées successivement pour la capture du même individu; nous verrons aussi plusieurs méthodes annexes.

1. Captures au fusil;
2. Captures par enfumage;
3. Captures directes.

1. Captures au fusil.

Des plombs extrêmement fins (12) doivent être utilisés car le poids des Chauves-souris est généralement faible.

a) Tir sur des animaux volant. — Cette méthode, très décevante, n'est utilisable qu'à titre sportif et semble à exclure lors de récoltes scientifiques : vol papillonnant et indécis de l'animal, lumière insuffisante, difficultés de retrouver le cadavre.

b) Tir direct sur des Chauves-souris externes. — Cette technique est utilisée pour s'emparer des Chauves-souris suspendues librement aux branches ou contre les parois; elle est à proscrire chez les individus de petite taille, qui seraient complètement détruits, quelle que soit la grosseur des plombs. Le tir à trop courte distance des Chauves-souris plus grandes est à éviter également afin que la gerbe de projectiles ne soit pas trop dense. Les Chauves-souris paraissent fort sensibles aux plombs et sont rapidement tuées, tandis que les Chiens-volants sont beaucoup plus résistants. Nous avons vu que, contrairement aux Oiseaux, certains Cheiroptères libres ne tombent pas sur le sol mais restent accrochés, ailes ouvertes (*Lavia frons*). Rappelons à ce sujet que l'accrochage des Cheiroptères par les membres postérieurs se fait par automatisme et sans intervention des muscles (GRASSÉ) :

Epomops franqueti.
Epomophorus anurus.
Micropteropus pusillus.

Myonycteris wroughtoni.
Taphozous mauritanus.
Lavia frons.

c) Tir indirect sur des Chauves-souris externes. — Cette technique consiste à viser un point situé à un niveau un peu inférieur à la Chauve-souris; par suite du déplacement d'air, l'animal tombe sur le sol et reste commotionné pendant quelques instants; sa capture est alors généralement aisée, quoiqu'il tombe parfois dans la dense végétation et parvienne ainsi à s'échapper :

Nycteris hispida.
Hipposideros beatus maximus.

d) Tir direct ou indirect sur des Chauves-souris internes mises en fuite par une autre méthode. — Les Chauves-souris internes parviennent souvent à s'échapper après l'enfumage ou le tir aveugle dans une cavité. Elles s'accrochent alors parfois pendant quelques instants à des branches et le tir au fusil est efficace :

Taphozous sudan.
Nycteris arge.
Nycteris nana.
Rhinolophus abae.

Rhinolophus alcyone.
Rhinolophus landeri lobatus.
Hipposideros cyclops.
Hipposideros caffer centralis.

e) Tir direct aux issues des cavités. — Au moment de l'envol du Cheiroptère mis en fuite ou s'enfuyant spontanément :

Tadarida pumila.
Tadarida condylura.
Tadarida trevori.

f) Tir indirect en milieu interne. — Cette méthode comparable à c trouve son emploi dans les cavités souterraines : les Chauves-souris sont commotionnées et tombent sur le sol ou sont mises en fuite et tuées à l'extérieur :

<i>Taphozous sudani.</i>	<i>Hipposideros abae.</i>
<i>Nycteris thebaica.</i>	<i>Hipposideros caffer centralis.</i>
<i>Rhinolophus abae.</i>	<i>Hipposideros nanus.</i>
<i>Rhinolophus landeri lobatus.</i>	

g) Tir aveugle dans les troncs d'arbres creux. — Cette technique est à utiliser avant l'enfumage, du fait de sa rapidité et du meilleur état des captures. Un coup de fusil est tiré en direction du sommet à l'intérieur d'un creux, sans visée très précise. Surtout en cas de tir un peu latéral, la Chauve-souris n'est pas atteinte directement par les projectiles, mais le violent déplacement d'air est suffisant pour la faire tomber sur le sol, où la capture de l'animal intact est aisée; dans d'autres cas, des touffes de végétaux sont déplacées énergiquement par des indigènes devant les issues, afin d'abattre les individus qui tentent de fuir en volant. Cette méthode permet parfois aussi de s'emparer d'autres Vertébrés. Le tir aveugle a été systématiquement réalisé dans toutes les cavités d'arbres, immédiatement après les mesures écologiques :

<i>Nycteris arge.</i>	<i>Rhinolophus alcyone.</i>
<i>Nycteris nana.</i>	<i>Hipposideros cyclops.</i>
<i>Nycteris grandis.</i>	

2. Captures par enfumage.

Cette méthode est à envisager seulement pour les espèces internes; les Chauves-souris résistent très longtemps à l'enfumage; l'enflamme direct agit d'ailleurs plus que l'enfumage proprement dit. Cette méthode a le sérieux inconvénient d'abîmer souvent les membranes; les conditions écologiques des arbres creux sont, de plus, complètement modifiées et la colonie mise en fuite ne réintègre souvent pas son abri. L'arbre entier risque de brûler, fait à éviter à tout prix dans une réserve naturelle intégrale et en saison sèche; le feu peut se propager à la végétation environnante et créer ainsi des incendies de brousse parfois très étendus.

a) Enfumage des cavités d'arbres creux de galerie. — Cette méthode est à utiliser si le tir au fusil aveugle a été infructueux; un bruit assez violent, dû au vol des Chauves-souris, avertit que la cavité est occupée. De nombreuses touffes d'herbes sèches sont mises en feu à la

base de l'arbre, après avoir été recouvertes de végétation humide, pour produire la fumée. Il peut sembler théoriquement utile de placer une grille au-dessus du feu pour que l'animal ne tombe pas dans les flammes et de fermer aussi l'ouverture avec des filets incombustibles; ces deux précautions sont en pratique superflues. Nous avons vu que l'issue préférentielle est généralement située vers le bas, ce qui évite de devoir boucher les ouvertures supérieures. Dans certains cas, l'enfumage se prolonge plus d'une heure et les Chauves-souris sont finalement mises en fuite par la chaleur et non par la fumée. *Hipposideros cyclops* paraît le Cheiroptère le plus résistant. De nombreux Invertébrés tombent sur le sol à la fin de l'enfumage. I. SANDERSON a donné une excellente et vivante description de cette méthode.

Nycteris arge.

Nycteris nana.

Nycteris grandis.

Rhinolophus alcyone.

Hipposideros cyclops.

b) Enfumage des fissures d'arbres de savane. — Cette technique est utilisée pour la capture des Cheiroptères de contact vivant dans ce type d'abri. Elle précède l'extraction directe des Chauves-souris à la main et permet d'isoler les animaux à l'extrémité terminale des fissures. Cette méthode est d'un emploi malaisé, car il convient habituellement de monter sur l'arbre et les branches sont souvent d'un accès difficile. Il est parfois nécessaire d'attacher une touffe de graminées sèches à l'extrémité d'une longue tige de bois. Quelques rares Cheiroptères à réaction de fuite occasionnellement centrifuge (*Tadarida condylura* et *Tadarida trevori*) tentent parfois de s'envoler et sont alors tirés au fusil. Dans la plupart des cas, les Chauves-souris sont extraites de leurs fissures au moyen de longues pinces :

Tadarida faradjius.

Tadarida condylura.

Tadarida midas.

Tadarida trevori.

Par suite de la longueur des fissures, il convient parfois de débiter la branche en plusieurs tronçons et de procéder à plusieurs enfumages successifs.

c) Enfumage de toitures. — Des touffes de graminées en feu sont attachées à l'extrémité d'un long mât et appliquées aux issues en cas de toitures en tôle; cette méthode dangereuse et utilisable seulement pour les habitations en matériaux incombustibles, exige un temps considérable, par suite de la résistance de l'animal :

Tadarida condylura.

d) Enfumage de fissures rocheuses. — La capture des *Molossidae* s'abritant dans des fissures rocheuses est extrêmement difficile. Les fissures sont parfois situées dans des parois verticales à grande hauteur et complètement inaccessibles (Uduku). Lorsque le niveau est moins élevé,

on peut tenter de s'approcher en grimpant contre les roches; il peut être indiqué d'utiliser la méthode décrite plus haut (graminées au sommet d'une tige). L'enfumage doit être très prolongé et les Chauves-souris parviennent d'ailleurs très souvent à se glisser dans des fissures annexes tout à fait inaccessibles. L'enfumage n'est pas moins difficile dans les fissures de rochers près du sol (Nagero) (fig. 71), par suite de l'existence de nombreuses issues avec l'extérieur :

Tadarida ansorgei.

Tadarida major.



Photo J. VERSCHUREN.

FIG. 71. — Nagero. Enfumage de fissures entre des rochers granitiques, au bord de la rivière Dungu.

e) Enfumage des cavités souterraines. — Cette méthode est à envisager seulement lorsque les dimensions de la cavité ne sont pas considérables (en particulier, une longue galerie à deux issues pouvant être bloquées). Même dans ces conditions, l'enfumage constitue une opération de longue haleine, dont la durée peut excéder une journée entière (Maleli). De grandes quantités d'herbes sèches doivent être accumulées aux ouvertures et la fumée doit être dirigée vers l'intérieur en battant l'air vigoureusement avec des branches. Les indigènes postés aux issues peuvent ainsi faire tomber les Chauves-souris qui tenteraient de fuir en volant. Il

n'est pas exceptionnel qu'elles restent mourir sur place; dans d'autres cas (Maleli), elles parviennent à éviter la fumée en se glissant dans des petites galeries annexes en communication avec la voûte du couloir principal, galeries dont l'extrémité se trouve à un niveau inférieur aux points d'enfumage : les Cheiroptères y sont presque complètement à l'abri (fig. 72).

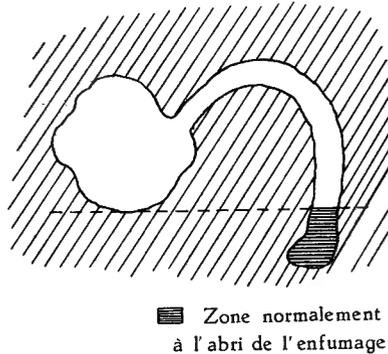


FIG. 72. — Coupe transversale théorique d'une galerie souterraine et son annexe.

3. Captures directes.

La capture directe des Chauves-souris est à envisager dans plusieurs cas :

a) *Cheiroptères lithophiles.* — Les Chauves-souris qui s'abritent dans de vastes cavités souterraines de grandes dimensions montrent une réaction de fuite habituellement centripète. Elles se réfugient aux extrémités de leur abri et la capture rapide à la main gantée de plusieurs dizaines d'individus ne présente guère de difficultés :

Hipposideros caffer centralis.
Hipposideros abae.

Les espèces vivant dans certaines fissures rocheuses de peu de profondeur (fig. 73) peuvent souvent être saisies directement sans trop de difficultés, quoique l'aide de longues pinces soit parfois utile :

Taphozous sudani.
Tadarida major.

b) *Cheiroptères anthropophiles.* — Les Chauves-souris vivant dans les combles des habitations peuvent être capturées assez aisément à la main, comme dans les cavités souterraines. L'odeur épouvantable qui règne dans ce milieu constitue cependant parfois un obstacle presque insurmontable :

Tadarida condylura.

Cette méthode est utilisée aussi pour s'emparer des Chauves-souris qui s'accrochent à des fissures intérieures dans les maisons ou se suspendent librement aux voûtes :

Pipistrellus culex (?).
Hipposideros caffer centralis.

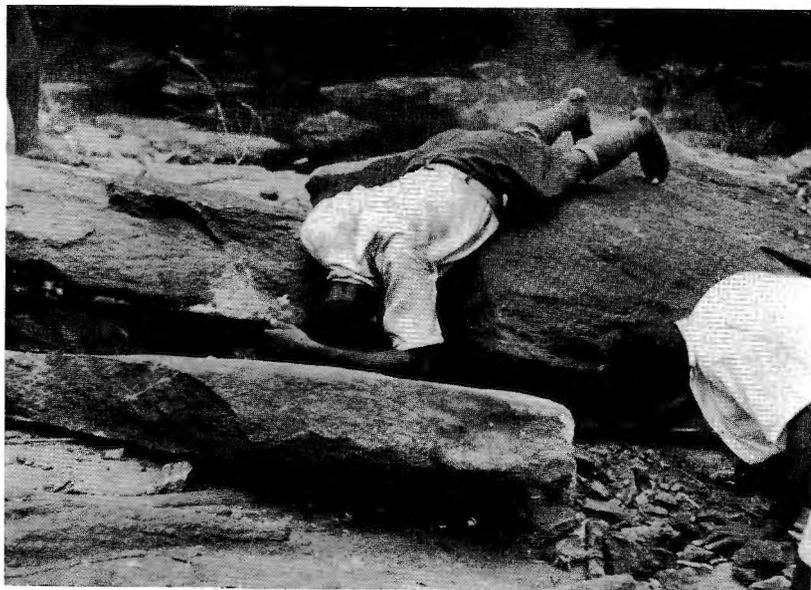


Photo J. VERSCHUREN.

FIG. 73. — Rivière Dungu (Nagero). Captures de *Tadarida major* (TROUESSART).

c) Cheiroptères phytophiles. — Les Cheiroptères s'abritant dans les Bananiers peuvent être saisis directement en fermant l'issue supérieure du bourgeon : ce mode de capture est utilisé généralement par les indigènes :

Pipistrellus nanus.

La capture des espèces à réaction de fuite centripète (fig. 74) et qui s'abritent dans des fissures très étroites exige habituellement un enfumage préalable; il convient alors de débiter les branches en sections de quelques cm de longueur et de saisir les Chauves-souris au moyen de pinces très fines :

Tadarida midas.
Tadarida faradjius.
Tadarida condylura.

Eptesicus minutus.
Nycticeius schlieffeni.

Lorsqu'il s'agit d'espèces vivant sous les écorces, les indigènes battent l'air avec violence lors de l'enlèvement des plaques d'écorce afin de faire tomber les individus qui tentent de fuir :

Eptesicus garambae.



Photo H. DE SAEGER.

FIG. 74. — II/gd/4. Recherche des *Molossidae* arboricoles.

En annexe à ces méthodes, signalons que des touffes de végétaux ou des « machettes » indigènes peuvent faire tomber sur le sol des *Nycteris hispida* dans les galeries denses; des *Epomophorus anurus* sont parfois atteints par de petites pierres lancées par des catapultes.

D'autres méthodes de captures avaient également été envisagées, mais n'ont pas été utilisées :

- fermeture des issues d'arbres creux par des filets; cette technique, utilisée par BELS en Europe pour les *Nyctalus noctula*, serait utile pour s'emparer des individus destinés au baguage.

- piégeage (Roussettes et *Taphozous*);
- glu;
- gaz hypnotiques.

Le tableau (fig. 75) montre l'importance respective des divers moyens de capture des Chauves-souris au Parc National de la Garamba.

C. — PRÉCAUTIONS.

Certaines mesures de sécurité doivent être prises lors des opérations de capture de Cheiroptères; les grands Mammifères sont nombreux au Parc National de la Garamba et les risques de rencontre sont fréquents.

Des précautions spéciales sont à prévoir en particulier lors de recherches dans deux types d'abris :

Arbres creux : gîte occasionnel de certains Reptiles; des Serpents tombent souvent sur le sol à la suite de l'enfumage ou du tir au fusil.

Cavités souterraines : les grottes constituent des abris réguliers pour nombre de grands Carnivores (Léopards, Hyènes, Lions); une rencontre avec ceux-ci dans des galeries étroites n'est pas à exclure. Lors de l'exploration des abris sous roche d'une tête de source, nous nous sommes trouvé à l'improviste à moins de trois mètres d'une Lionne accompagnée de nouveau-nés et abritée derrière un surplomb. L'escalade précipitée d'un arbre a permis d'échapper au danger. Un de nos préparateurs indigènes s'est également trouvé en face d'un Python de grande taille dans une cavité très étroite; le Noir n'a évité que difficilement le Reptile qui tentait de le saisir.

Ces remarques sont à l'intention du naturaliste qui a exploré des grottes en Europe, mais n'est pas au courant des éventualités en Afrique.

III. — ÉTUDES POSTÉRIEURES A LA CAPTURE.

Les travaux ne sont pas terminés au moment où le naturaliste s'est emparé de la Chauve-souris. Il convient de procéder aux opérations suivantes :

Mesures de la température rectale.

Recueil des parasites, à effectuer immédiatement, car certaines espèces ailées quittent l'hôte immédiatement après sa mort.

Examen du contenu stomacal et du développement des organes génitaux; il convient de procéder immédiatement à la fixation des organes destinés aux recherches histologiques et, en particulier, aux coupes intra-testiculaires servant aux études de génétique.

Mensurations et poids.

Un intérêt particulier s'attache à la conservation d'un pourcentage important des récoltes dans des liquides conservateurs. Une pièce en peau et un crâne n'ont qu'une valeur systématique et zoogéographique. Un animal conservé en alcool garde d'ailleurs son intérêt systématique; dans bien des

Espèce	Fusil	Enfumage	Capture directe
<i>Epomops franqueti</i>	■		
<i>Epomophorus anurus</i>	■		
<i>Micropteropus pusillus</i>	■		
<i>Myonycteris wroughtoni</i>	■		
<i>Taphozous mauritanus</i>	■		
<i>Taphozous sudani</i>	■		■
<i>Taphozous nudiventris</i>	■		■
<i>Nycteris arge</i>	■	■	
<i>Nycteris nana</i>	■	■	
<i>Nycteris hispida</i>	■	■	■
<i>Nycteris grandis</i>	■	■	
<i>Nycteris thebaïca</i>	■	■	
<i>Nycteris luteola</i>	■	■	
<i>Lavia frons</i>	■		
<i>Rhinolophus abae</i>	■		■
<i>Rhinolophus landeri</i>	■	■	
<i>Rhinolophus alcyone</i>	■	■	
<i>Hipposideros cyclops</i>	■	■	
<i>Hipposideros abae</i>	■	■	■
<i>Hipposideros caffer</i>	■	■	■
<i>Hipposideros nanus</i>	■	■	■
<i>Hipposideros beatus</i>	■	■	
<i>Tadarida ansorgei</i>	■	■	
<i>Tadarida pumila</i>	■	■	
<i>Tadarida major</i>	■	■	
<i>Tadarida condylura</i>	■	■	■
<i>Tadarida faradjus</i>	■	■	■
<i>Tadarida midas</i>	■	■	■
<i>Tadarida trevori</i>	■	■	
<i>Eptesicus minutus</i>			■
<i>Eptesicus garambae</i>			■
<i>Eptesicus rendalli</i>			■
<i>Pipistrellus nanus</i>			■
<i>Pipistrellus culex (?)</i>			■
<i>Nycticeius schlieffeni</i>			■
<i>Scotophilus nigrata</i>			■

FIG. 75. — Tableau montrant les méthodes de capture utilisées pour chaque Chéiroptère au Parc National de la Garamba.

cas la détermination n'est possible que sur des spécimens en alcool, le crâne pouvant encore être ultérieurement examiné; il est également possible d'extraire par après le squelette; des recherches d'anatomie macroscopique peuvent être réalisées ensuite et la recherche des parasites n'est pas à exclure. En cas de récoltes massives, des constatations biologiques de première importance, relatives à l'alimentation et à la reproduction, sont encore en mesure d'être entreprises au moment de l'étude ultérieure des spécimens conservés, *in toto*, en liquide.

Ces remarques ne sont pas seulement applicables aux Cheiroptères, mais à tous les autres Mammifères. Les objections à la fixation en alcool sont peu importantes : manque d'aspect esthétique, difficulté relative de transport et risque de conservation moins prolongée dans les musées.

C'est pour ces différents motifs que les deux techniques ont toujours été utilisées conjointement.

IV. — ÉTUDE DES CHEIROPTÈRES EN CAPTIVITÉ.

Nous avons vu qu'il est souvent malaisé de capturer des Chauves-souris intactes en Afrique; d'autre part, des observations sur les animaux captifs auraient exigé des installations non compatibles avec la vie en brousse.

Nous avons cependant conservé occasionnellement diverses espèces pendant plusieurs jours; tous les individus ont refusé systématiquement de se nourrir (*Tadarida ansorgei*, *Tadarida condylura*, *Tadarida midas*, *Hipposideros caffer* et *Hipposideros abae*). Les *Rhinolophidae* ne résistaient parfois que quelques heures, manifestaient une soif intense et montraient le phénomène d'assèchement des membranes, bien connu du naturaliste qui tente de conserver des *Rhinolophus hipposideros* en Europe. Les *Molossidae* subsistaient beaucoup plus longtemps (jusqu'à quinze jours), sans d'ailleurs absorber aucune boisson : les ailes ne séchaient cependant pas.

Certains caractères physiologiques de ces deux familles paraissent donc essentiellement différents.

CHAPITRE 10.

UTILITÉ ET AVENIR DES CHEIROPTÈRES.**I. — UTILITÉ ET NOCIVITÉ.**

Un examen du rôle des Cheiroptères dans l'économie humaine montre immédiatement que les avantages l'emportent nettement sur les inconvénients.

A. — Nocivité.

Les Mégacheiroptères sont considérés par certains auteurs « comme une véritable nuisance » (R. ROUSSELOT, 1950). Il est certain que les Roussettes peuvent causer des dommages sérieux aux fruits de certains arbres dont les branches sont parfois détruites sous le poids des Chiens-volants.

Les excréments de ces animaux et leurs cris constituent des désagréments sérieux dans certains postes européens.

La nocivité des Microcheiroptères reste à établir et les arguments en leur défaveur sont réellement minimes : l'odeur des *Molossidae* et subsidiairement des *Rhinolophidae* rend désagréable l'occupation de certaines constructions où les Chauves-souris se sont installées. La fermeture hermétique des issues et surtout l'installation d'abris spéciaux permettent d'éviter ces désavantages.

Nous n'examinerons pas ici le rôle que pourraient éventuellement jouer les Cheiroptères comme hôtes vecteurs dans la propagation de certaines maladies infectieuses.

B. — Utilité.

L'intervention des Roussettes dans la propagation de divers arbres fruitiers, par le transport à distance des graines contenues dans les excréments, paraît bien établie; elle a été étudiée par H. LANG et J. CHAPIN (1917).

Le rôle des Microcheiroptères dans la destruction des Insectes est capital et ne fait pas double emploi avec celui des Oiseaux; les Chauves-souris, animaux nocturnes, se nourrissent d'un grand nombre d'espèces que les Oiseaux insectivores ne sont pas en mesure de capturer.

Les Chauves-souris interviennent donc non seulement dans la défense des cultures, mais certaines espèces, en détruisant les Moustiques et, en particulier, peut-être les *Anopheles*, pourraient avoir leur mot à dire dans la limitation de la malaria. Une étude approfondie de ce problème devrait

être envisagée et permettrait sans doute d'obtenir des résultats utilitaires précieux au point de vue médical.

Les Cheiroptères sont également à l'origine de dépôts de guano dont l'utilisation comme engrais a été envisagée (mont Hoyo); des réalisations pratiques ont vu le jour en Amérique. Certains d'entre eux jouent aussi un rôle indiscutable dans la fécondation de différentes fleurs (P. JAEGER, 1954).

II. — INFLUENCE DE L'HOMME SUR LES CHEIROPTÈRES.

Les tableaux (figs. 76 et 77) reprennent schématiquement certains éléments examinés au chapitre 7. Ils montrent l'influence de l'Homme sur le maintien des Cheiroptères dans une région déterminée.

A. — Classifications systématiques (fig. 76).

Conclusions.

1. Les avantages et désavantages des facteurs anthropiques sont très variables à l'intérieur de chaque famille systématique.
2. Un peu plus d'un quart seulement des espèces paraissent réellement indifférentes à l'influence humaine.
3. Les avantages et les inconvénients se compensent chez plusieurs Cheiroptères.
4. Le nombre d'espèces favorablement influencées par les facteurs anthropiques est pratiquement égal à celui des espèces qui en pâtissent.

B. — Classifications écologiques (fig. 77).

Conclusions.

1. L'influence des facteurs anthropiques est presque homogène dans chaque groupe écologique :

Phytophiles : externes : effets principalement défavorables.
internes libres : exclusivement défavorables.
internes de contact : les effets défavorables compensent les favorables.

Lithophiles : de contact : indifférents ou très partiellement favorables.
libres : absolument indifférents.

2. La position des Cheiroptères dans les classements écologiques permet de déterminer donc immédiatement l'influence de l'intervention humaine envers chacun de ces Mammifères.

Espèce	Favorable	Indifférent	Défavorable
<i>Epomops franqueti</i>	manguiers		destruction forêt
<i>Epomophorus anurus</i>	plantation-manguiers		Capture directe
<i>Micropteropus pusillus</i>			
<i>Myonycteris wroughtoni</i>			
<i>Taphozous mauritanus</i>	maisons		destruction forêt
<i>Taphozous sudani</i>			
<i>Taphozous nudiventris</i>	maisons - déboisement		
<i>Nycteris arge</i>			destruction forêt
<i>Nycteris nana</i>			id.
<i>Nycteris hispida</i>		diminution couvert	
<i>Nycteris grandis</i>			destruction forêt
<i>Nycteris thebaïca</i>			
<i>Nycteris luteola</i>			
<i>Lavia frons</i>			diminution couvert
<i>Rhinolophus abae</i>			
<i>Rhinolophus landeri</i>			
<i>Rhinolophus alcyone</i>			destruction forêt
<i>Hipposideros cyclops</i>			id.
<i>Hipposideros abae</i>			id.
<i>Hipposideros caffer</i>	maisons		id.
<i>Hipposideros nanus</i>			
<i>Hipposideros beatus</i>		diminution couvert	
<i>Tadarida ansorgei</i>			
<i>Tadarida pumila</i>			destruction forêt ?
<i>Tadarida major</i>			
<i>Tadarida condylura</i>	maisons-progr. savane		effet direct feux
<i>Tadarida faradjus</i>	progression savane		id.
<i>Tadarida midas</i>	id.		id.
<i>Tadarida trevori</i>	id.		
<i>Eptesicus minutus</i>	id.		id.
<i>Eptesicus garambae</i>	id.		id.
<i>Eptesicus rendalli</i>	maisons		destruction directe
<i>Pipistrellus nanus</i>	bananeraies		destruction directe
<i>Nycticeius schlieffeni</i>	progression savane		effet direct feux

FIG. 76. — Influence des facteurs anthropiques sur les Cheiroptères, classés par ordre systématique.

Espèce	Favorable	Indifférent	Défavorable
<u>PHYTOPHILES</u>			
EXTERNES LIBRES			
<i>Epomops franqueti</i>	■		
<i>Epomophorus anurus</i>	■		■
<i>Micropteropus pusillus</i>		■	
<i>Myonycteris wroughtoni</i>			■
<i>Nycteris hispida</i>			■
<i>Lavia frons</i>		■	■
<i>Hipposideros beatus</i>			■
INTERNES LIBRES			
<i>Nycteris grandis</i>			■
<i>Nycteris arge</i>			■
<i>Nycteris nana</i>			■
<i>Rhinolophus alcyone</i>			■
<i>Hipposideros cyclops</i>			■
INTERNES DE CONTACT			
<i>Tadarida pumila</i>			■
<i>Tadarida faradjius</i>	■		■
<i>Tadarida midas</i>			■
<i>Tadarida trevori</i>			■
<i>Eptesicus minutus</i>			■
<i>Eptesicus garambae</i>			■
<i>Pipistrellus nanus</i>	■		■
<i>Nycticeius schlieffeni</i>			■
<i>Scotophilus nigrita</i>			■
<u>LITHOPHILES</u>			
LIBRES			
<i>Nycteris thebaïca</i>		■	
<i>Rhinolophus abae</i>		■	
<i>Rhinolophus landeri</i>		■	
<i>Hipposideros abae</i>		■	
<i>Hipposideros caffer</i>	■		■
<i>Hipposideros nanus</i>		■	
DE CONTACT			
<i>Taphozous sudani</i>		■	
<i>Tadarida ansorgei</i>		■	
<i>Tadarida major</i>		■	
INTERMÉDIAIRES			
<i>Taphozous mauritanus</i>	■		■
<i>Tadarida condylura</i>	■		■

FIG. 77. — Influence des facteurs anthropiques sur les Cheiroptères, classés par ordre écologique.

III. — AVENIR DES CHEIROPTÈRES.

Les tableaux précédents permettent de déterminer dans une certaine mesure l'avenir de la plupart des Cheiroptères, dans la région étudiée. Une augmentation des espèces anthropophiles et une diminution progressive de beaucoup d'autres sont à prévoir. Les tableaux précédents nous permettent d'émettre les prévisions suivantes :

- a) les Cheiroptères des arbres creux de galerie forestière vont progressivement décroître et disparaîtront sans doute à plus ou moins brève échéance;
- b) les Chauves-souris vivant dans les arbres creux de savane se maintiendront vraisemblablement par équivalence des facteurs favorables et défavorables;
- c) plusieurs Cheiroptères lithophiles parviendront vraisemblablement à se maintenir et même à augmenter par adaptation secondaire au milieu anthropique;
- d) la subsistance des espèces externes est liée au maintien d'un couvert minimum. Une augmentation est même à prévoir dans certains cas (Roussettes).

L'évolution des populations de Cheiroptères dans les régions tempérées d'Europe semble confirmer d'ailleurs nos hypothèses : les espèces considérées comme lithophiles se sont bien maintenues (la plupart des *Myotis*, *Plecotus*, *Barbastellus*) dans des régions radicalement transformées par l'Homme. Les Cheiroptères phytophiles (*Nyctalus*, *Eptesicus*, *Myotis bechsteini*) diminuent progressivement et semblent en voie de disparition en beaucoup d'endroits.

D'autres éléments pourraient cependant modifier radicalement l'avenir des Cheiroptères d'Afrique centrale par une action directe sur ces derniers et non plus par l'intermédiaire du milieu : nous envisageons surtout l'utilisation inconsidérée et sans contrôle des insecticides, qui transforment complètement la population entomologique d'une région. Peut-on espérer que ces techniques modernes, qui détruisent sans discrimination les Invertébrés utiles aussi bien que nuisibles, seront un jour utilisées avec discernement? L'Homme réalise-t-il que ces méthodes, si elles ne sont pas contrôlées par des travaux de biologie, risquent de modifier totalement l'équilibre biologique d'une région?

IV. — AVENIR DES CHEIROPTÈRES ET PARCS NATIONAUX.

L'étude de l'évolution normale des populations de Cheiroptères pourra donc être suivie principalement dans les réserves naturelles intégrales. Nous savons, en effet, que l'influence des facteurs anthropiques est considérable chez beaucoup d'espèces; il est donc certain que les travaux entrepris à l'avenir en dehors des réserves ne refléteront que des éléments partiellement faussés. Il est à souhaiter que la diminution progressive des galeries du Parc National de la Garamba puisse être stoppée, du moins partiellement, par la limitation des feux de brousse, afin de permettre le maintien de tous les Cheiroptères phytophiles.

Un intérêt majeur s'attacherait à l'étude comparée de la faune des Cheiroptères à l'intérieur des Parcs Nationaux et en dehors de ceux-ci.

Les éléments écologiques et biologiques relatifs aux Cheiroptères du Parc National de la Garamba pourront en tout cas servir de base et de points de comparaison pour les études ultérieures.

Souhaitons que ces sanctuaires naturels soient conservés à jamais intacts pour que des travaux, dont les conséquences peuvent être scientifiques et indirectement utilitaires, soient encore possibles dans plus d'une génération.
