

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. VEESCHUREN

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 *Rousettus* 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 *Dendromas* 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 pendant 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*.

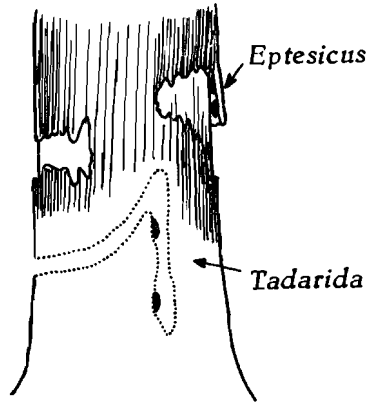


FIG. 42. — Schéma de pseudo-groupement chez des Cheiroptères arboricoles.

3. Rapprochements d'espèces externes.

Certains Cheiroptères 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.

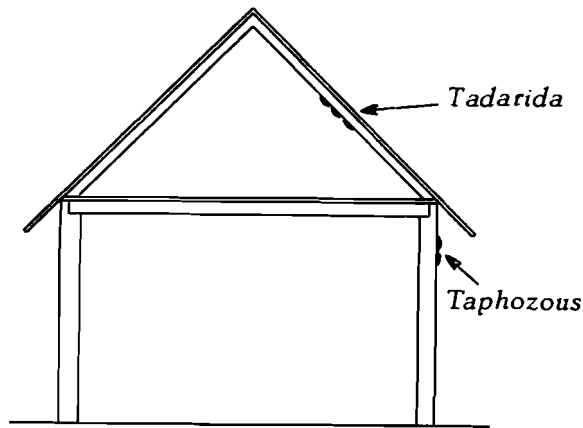


FIG. 43. -- Schéma de pseudo-groupement chez des Cheiroptères anthropophiles.

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 aleyone.
Tadarida limbata.

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

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-groupe ment » 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 gréganisme 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 mauritianus* : 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 wroughtoni.

Taphozous mauritanus.

Nycteris arge.

Nycteris nana.

Nycteris hispida.

Lavia frons.

Rhinolophus alcyone.

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 condyura.

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 mauritianus</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 nigrita</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 nigrita.
Pipistrellus culex (?).

Chez beaucoup d'espèces, le non-isolément 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 isolément 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 mauritianus</i>			
<i>Taphozous nudiventris</i>			
INTERNES LIBRES			
<i>Nycteris arge</i>			
<i>Nycteris nana</i>			
<i>Nycteris grandis</i>			
<i>Nycteris thebaica</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 nigrita</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-gréganisme, 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.

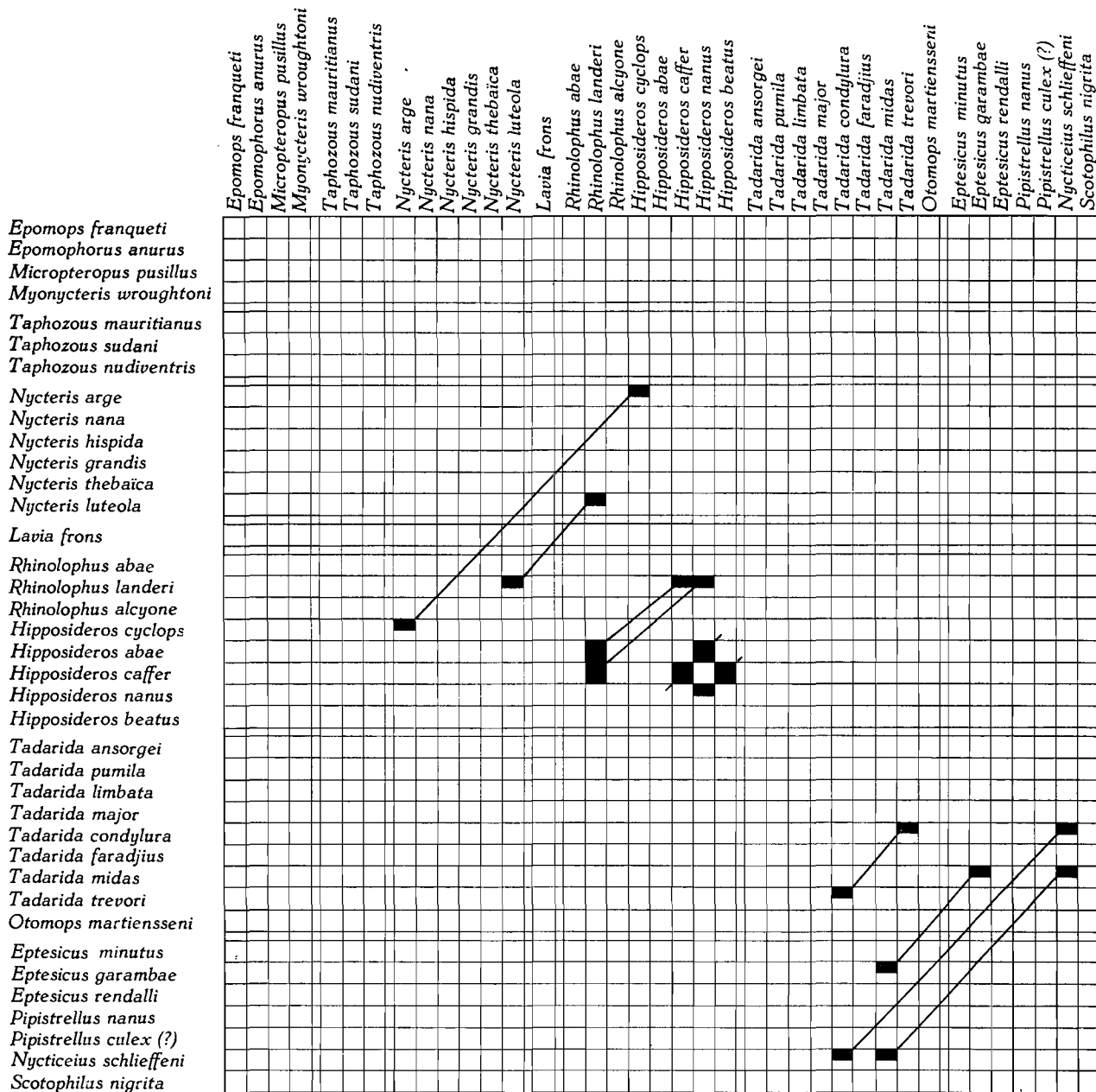


FIG. 47. — Schéma des groupements extra-spécifiques des Chéiroptères au Parc National de la Garamba.

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 *Molossidae* 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 grégairisme 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 tuteola*;
- 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.

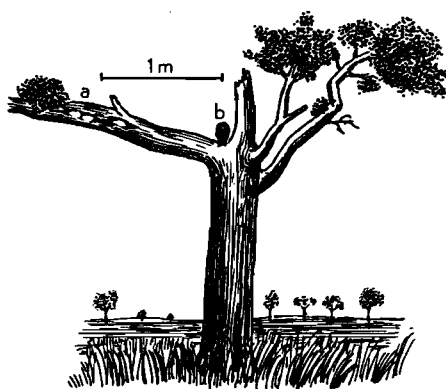


FIG. 48. — Représentation schématique de la zone d'épargne autour d'un nid de Hibou *Strigidae*.
a : colonie de *Molossidae*; b : nid de Hibou *Strigidae*.

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 troglodites 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.

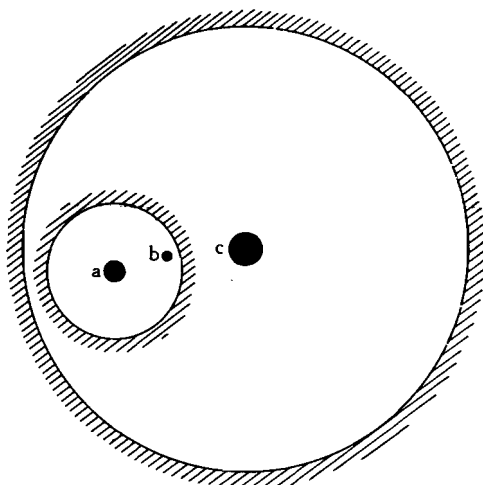


FIG. 49. — Schéma théorique de la zone d'épargne bilatérale :

- 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 *Irvingia 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. *Rhodogastria*;
Fragments d'ailes d'Hémiptères Homoptères, fam. *Cicadidae* : *Platypleura*, *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-crépusculaires, 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 journallement 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. PAGENSTECHE, 1859; B. BENECKE, 1879; S. FRIES, 1879, et ultérieurement de nombreux auteurs : R. ROLLINAT et R. TROUËSSART, 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'Equateur (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 admettons 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 wroughtoni*, 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>Casonycteris 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>hispidia</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 atilis</i> (= <i>Scotophilus nigrita</i> , d'après AELLEN, 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>Roussettus 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 caffer* 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 mauritanus</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 Mégacheirop-
tères; il admet une période déterminée pour beaucoup d'espèces, l'accouple-
ment 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 HIERNAUX-LHOEST (1948).

Espèce	Observation	Localisation	Période
<i>Roussettus</i> sp.	Embryon à terme et nouveau-nés	Mont Hoyo, 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 reproduc-
tion 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 reproduc-
tion chez le Mégacheirop-
tère *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>Rousettus 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
<i>Nycteris grandis</i>	Allaitement	Novembre
	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
	Juvenile 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.
	Juveniles 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>	Juveniles	Fin Avril
<i>Pipistrellus nanus</i>	2 juvéniles isolés	Fin juillet
<i>Pipistrellus culex</i> (?)	Allaitement	Mi-avril
<i>Scotophilus nigrita</i>	Allaitement	Avril

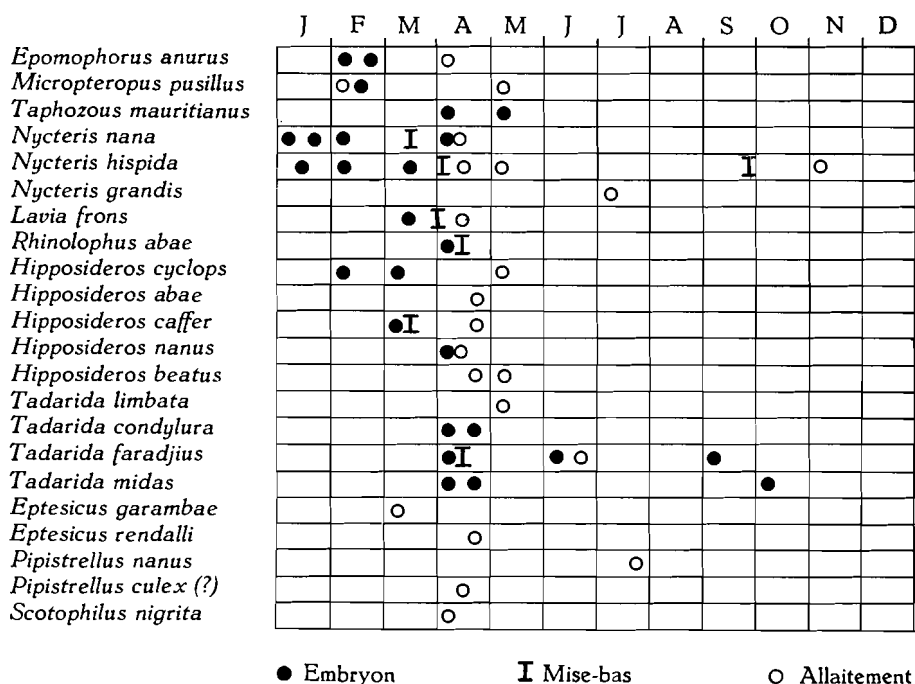


FIG. 50. — Chronologie des observations relatives à la reproduction, effectuées au Parc National de la Garamba.

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 $\frac{2}{3}$ 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 nigrata.

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 mauritianus.

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 mauritianus.

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.

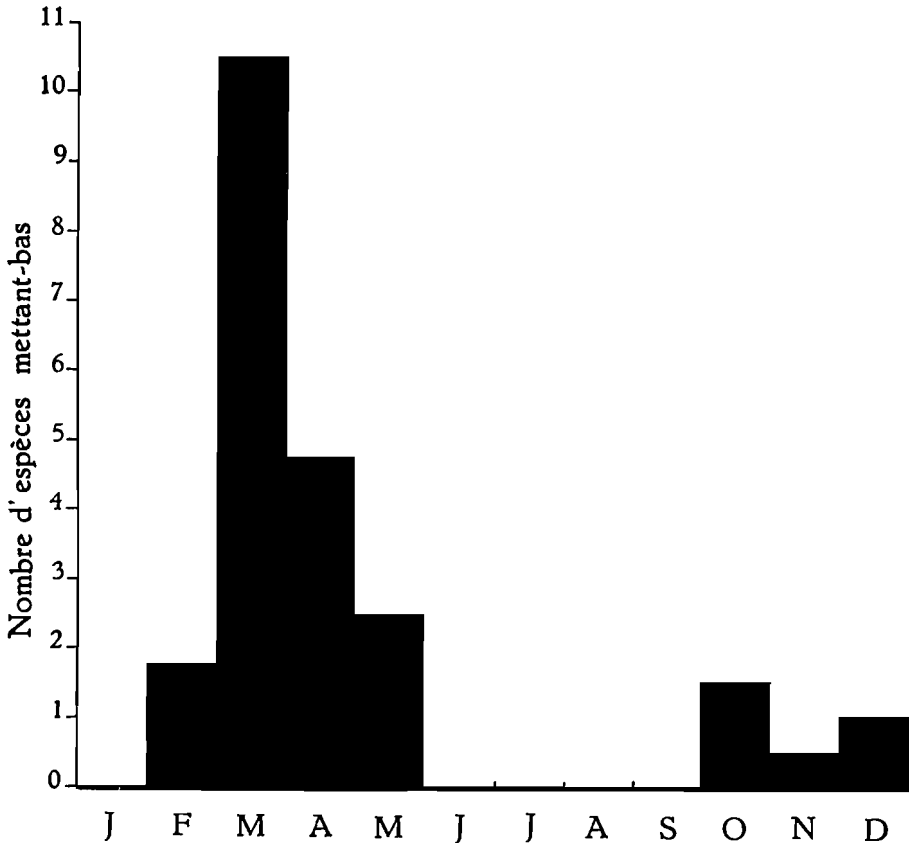


FIG. 51. — Chronologie de la reproduction des Cheiroptères au Parc National de la Garamba, en fonction du nombre d'espèces mettant bas à une période mensuelle déterminée.

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.

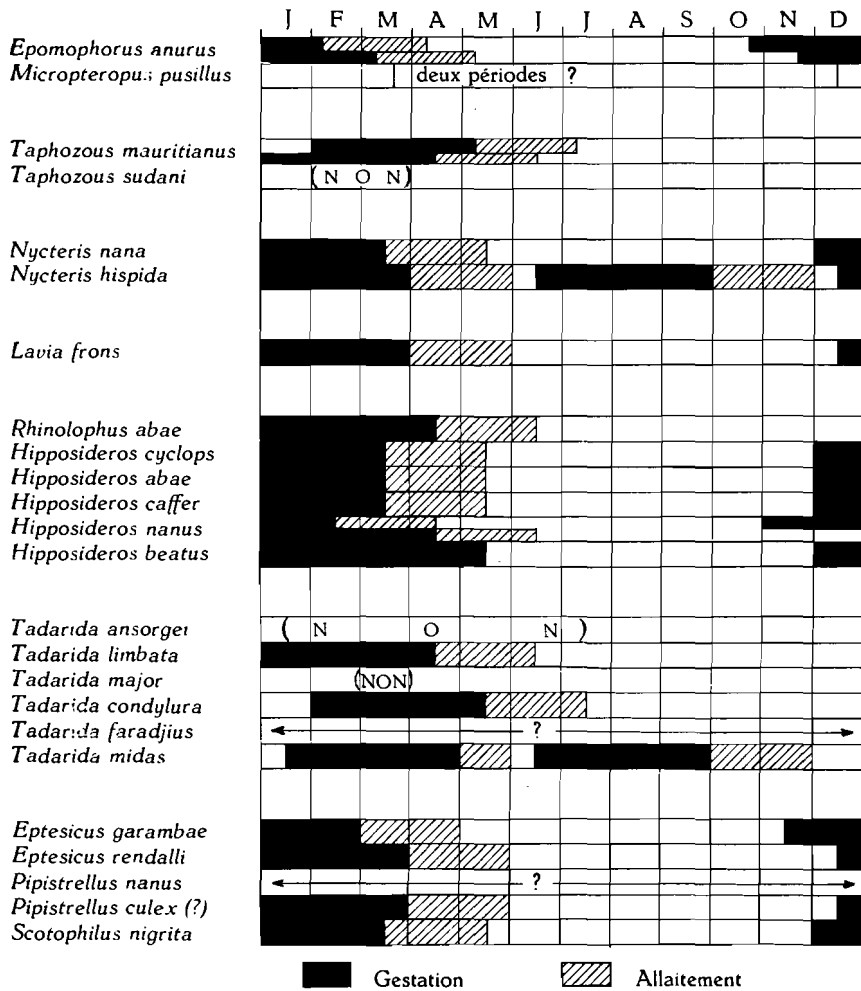


FIG. 52. — Hypothèse du cycle de reproduction des Cheiroptères du Parc National de la Garamba.

Des facteurs internes propres à chaque espèce interviennent également et la chronologie des phénomènes reproducteurs de chaque espèce de Cheiroptère, 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 a 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.

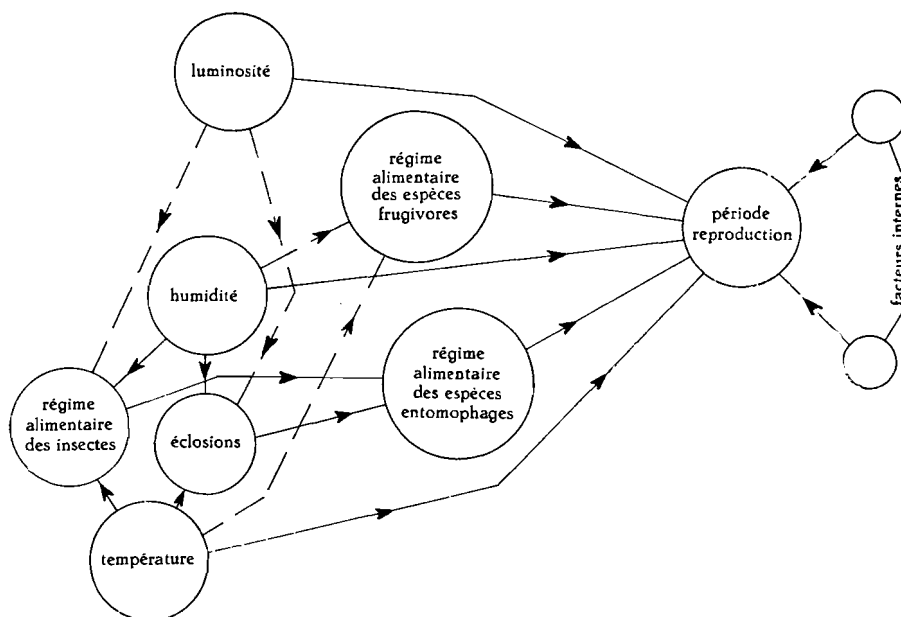


FIG. 53. — Schéma de certains facteurs responsables de la périodicité de la reproduction chez les Cheiroptères du Parc National de la Garamba.

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. TROUSSERT (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.

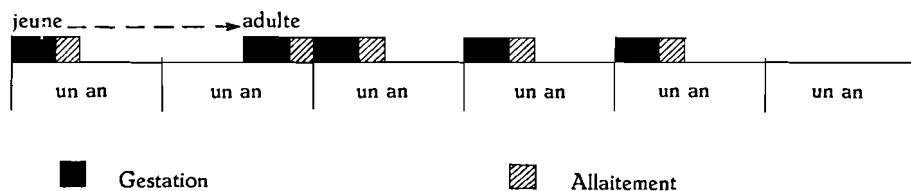


FIG. 54. — Représentation hypothétique du cycle sexuel d'un Cheiroptère. La naissance de l'animal examiné se situe à la fin de la première gestation du tableau.

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, Pétrrels, 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 MOFFAT (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 :

<i>Lavia frons.</i>	<i>Hipposideros cyclops.</i>
<i>Rhinolophus abae.</i>	<i>Tadarida condylura.</i>
<i>Hipposideros caffer centralis.</i>	<i>Tadarida midas.</i>
<i>Hipposideros abae.</i>	

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 inaptés 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 sont 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.