

PREMIÈRE PARTIE.
Écologie et biologie générale.

CHAPITRE PREMIER.

LES BIOTOPES.

I. — GÉNÉRALITÉS.

A. — Introduction.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Deux éléments très différents sont à envisager :

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

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

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

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

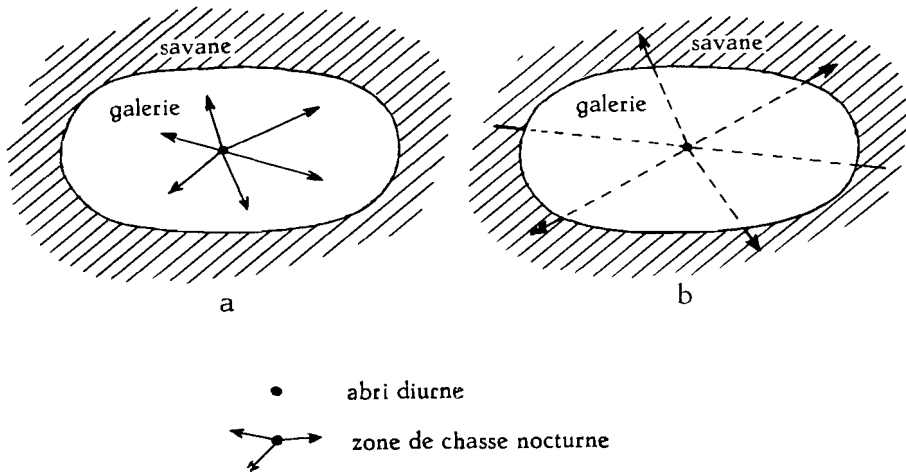


FIG. 5. — Représentation schématique des rapports entre le macro-biotope dont fait partie l'abri diurne et la zone d'activité réelle. a : concordance; b : non-concordance.

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

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

D. — Spécificité de l'abri diurne.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Coordonnées locales : II/gd;
Biotope : 4 (savane herbeuse).

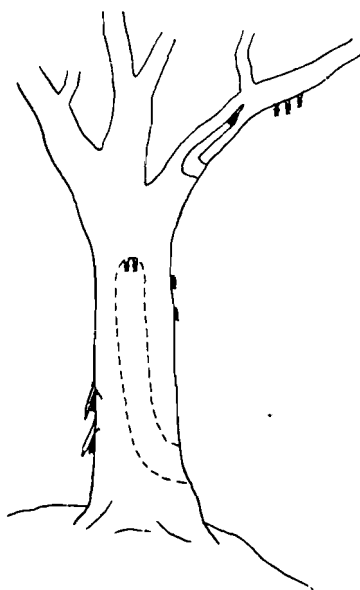


FIG. 6. — Possibilités théoriques d'abris diurnes des Cheiroptères dans un arbre isolé.

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

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

F. — Milieu diurne et milieu nocturne.

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

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

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

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

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

G. — Création, évolution et disparition des abris.

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

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

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

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

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

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

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

II. — CLASSIFICATION ÉCOLOGIQUE DES CHEIROPTÈRES.

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

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

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

A. — Cheiroptères internes et externes.

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

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

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

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

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

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

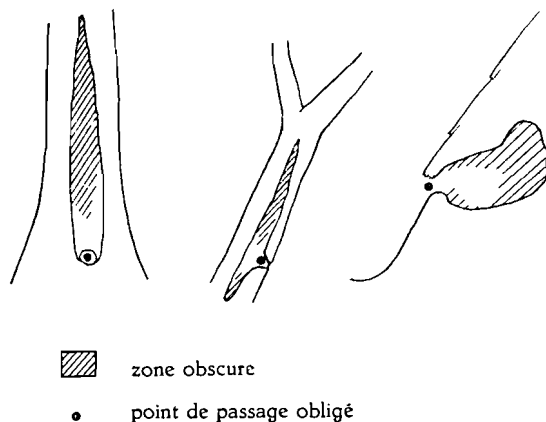


FIG. 7. — Représentation schématique des types principaux d'abris des Cheiroptères internes, montrant la zone obscure et le point de passage obligé.

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

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

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

Espèces externes :

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

Espèces internes :

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

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

B. — Cheiroptères phytophiles et lithophiles.

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

- contact plus ou moins prononcé avec un substrat végétal (tronc, branche, bourgeons) : espèces « phytophiles »;
- contact plus ou moins prononcé avec un substrat minéral (roche, sol d'un souterrain ou d'un terrier) : espèces « lithophiles ».

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

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

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

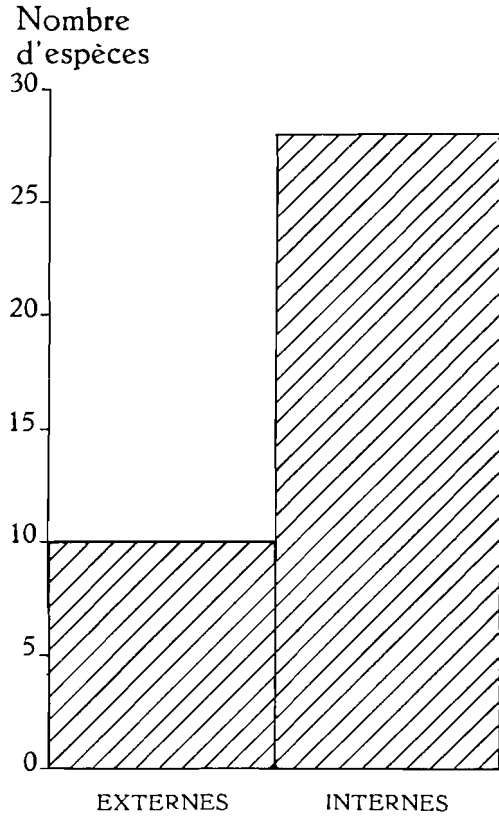


FIG. 8. — Schéma comparatif du nombre d'espèces externes et internes, au Parc National de la Garamba.

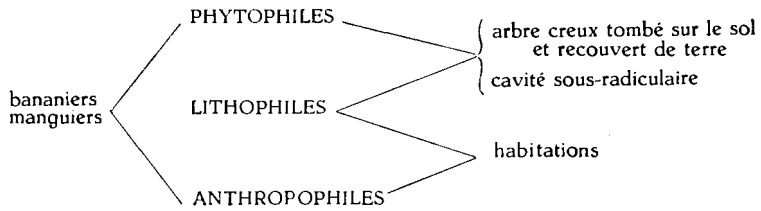


FIG. 9. — Transitions écologiques entre Cheiroptères phytophiles, lithophiles et anthropophiles.

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

Espèces phytophiles :

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

Espèces lithophiles :

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

Espèces anthropophiles ou semi-anthropophiles :

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

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

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

C. — **Classifications écologiques et éthologiques.**

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

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

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

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

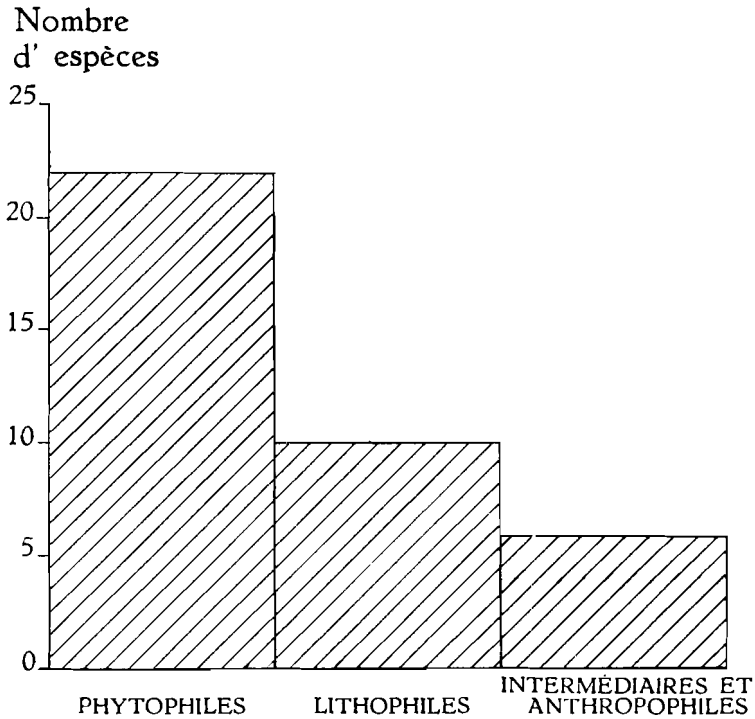


FIG. 10. — Schéma comparatif du nombre d'espèces phytophiles et lithophiles au Parc National de la Garamba.

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

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

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


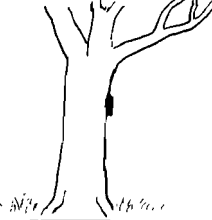
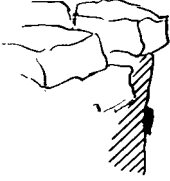
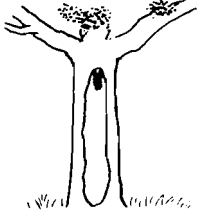
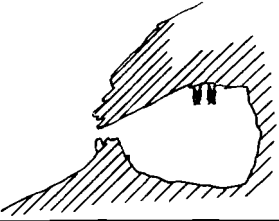
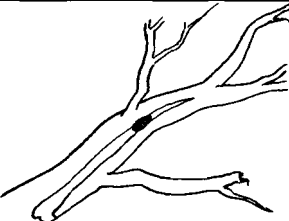
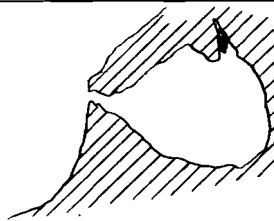
	PHYTOPHILE	LITHOPHILE
1. Externe libre		
2. Externe de contact		
3. Interne libre		
4. Interne de contact		

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

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

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

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

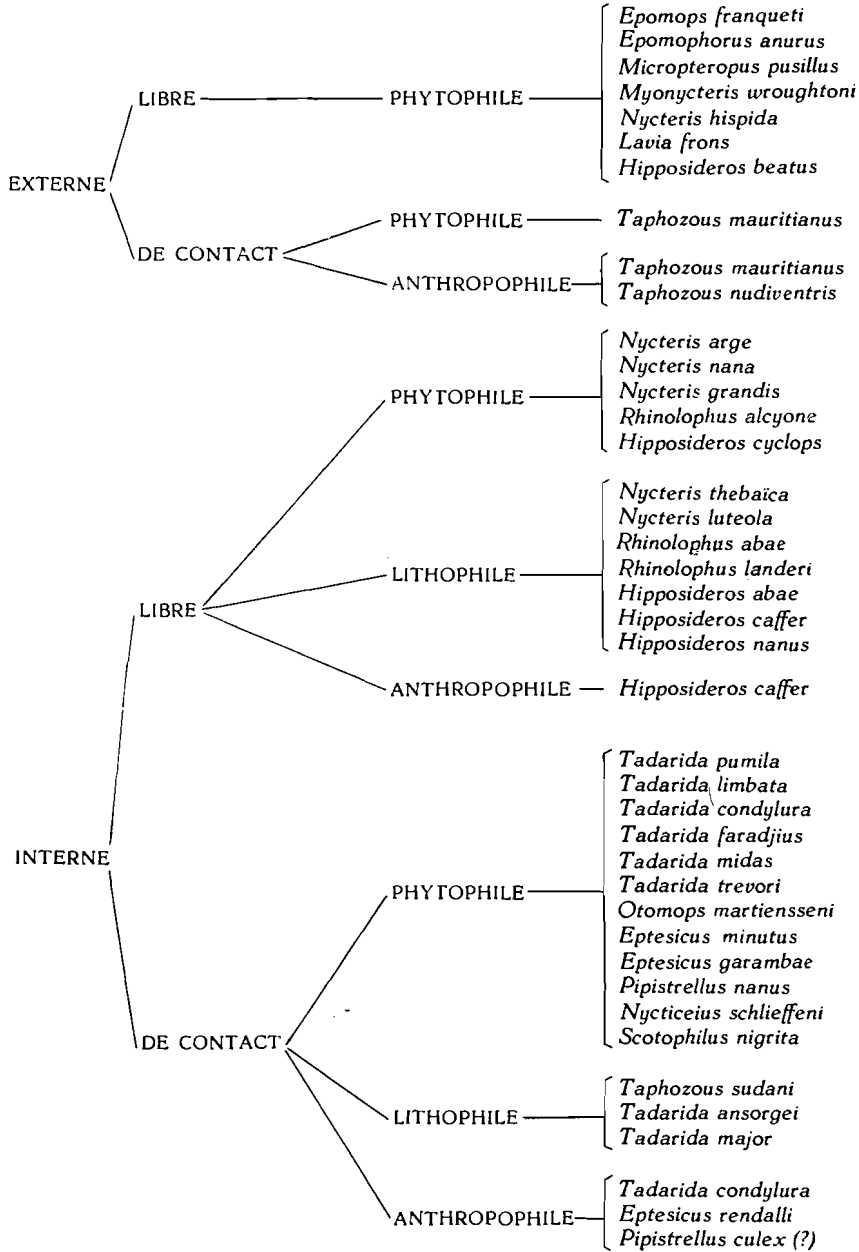


FIG. 12. — Classification des Chiroptères du Parc National de la Garamba, en fonction des caractères écologiques et éthologiques.

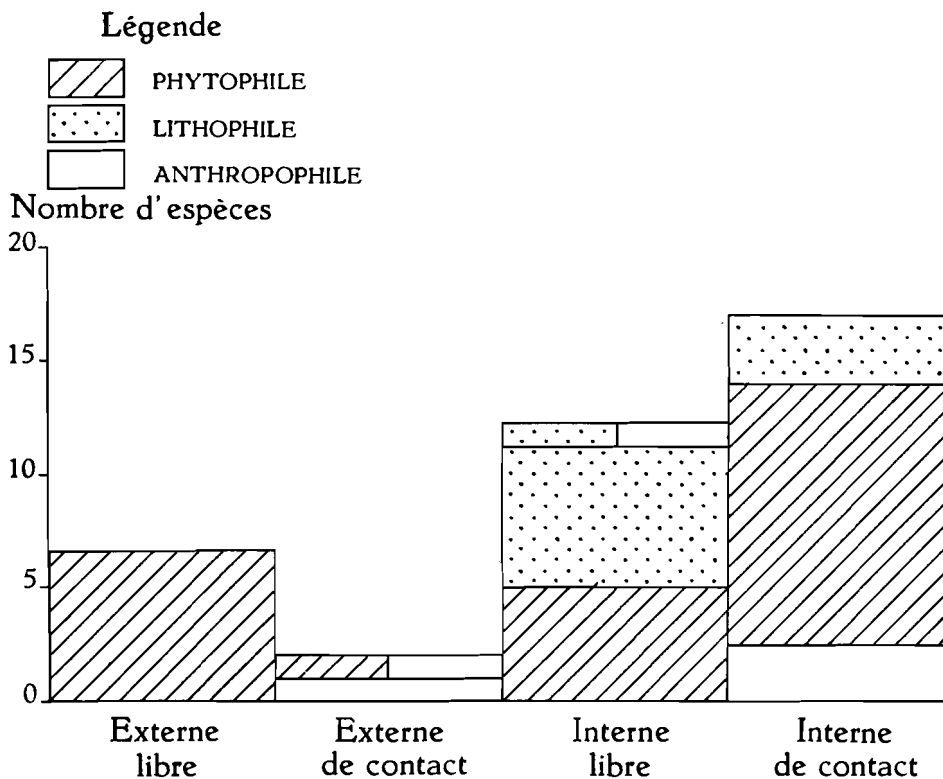


FIG. 13. — Schéma comparatif du nombre d'espèces, classées d'après les caractères écologiques et éthologiques.

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

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

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

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

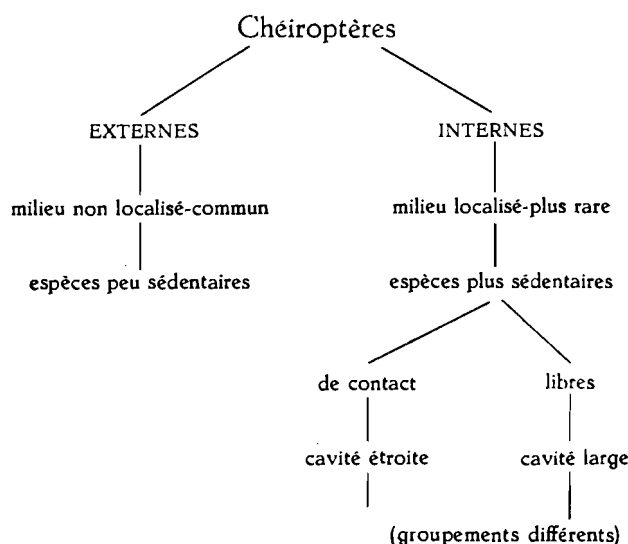


FIG. 14. — Caractères écologiques des Chéiroptères et conséquences.

E. — Espèces forestières et de savane.

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

Espèces forestières :

Epomops franqueti.
Nycteris arge.
Nycteris nana.
Nycteris grandis.
Rhinolophus landerti.

Hipposideros cyclops.
Hipposideros abae.
Hipposideros caffer centralis.
Hipposideros beatus maximus.
Tadarida pumila (?).

Espèces de savane :

Micropteropus pusillus.
Myonycteris wroughtoni.
Taphozous sudani.
Taphozous nudiventris.
Nycteris thebaica.
Rhinolophus abae.
Hipposideros nanus.
Tadarida ansorgei.

Tadarida major.
Tadarida midas.
Tadarida condylura.
Tadarida faradjius.
Tadarida trevori.
Otomops martiensseni.
Eptesicus garambae.
Nycticeius schlieffeni.

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

Epomophorus anurus.

Taphozous mauritanus.

Nycteris luteola.

Lavia frons.

Eptesicus minutus.

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



Photo J. VEESCHUREN.

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

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

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

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

A. — Cheiroptères phytophiles.

1. Internes.

a) ARBRES CREUX DE GALERIES.

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



Photo H. DE SAEGER.

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

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

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

Espèces typiques :

Nycteris arge.

Nycteris nana.

Nycteris grandis.

Rhinolophus alcyone.

Hipposideros cyclops.

b) CAVITÉS FISSURÉES DES ARBRES DE SAVANE.

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

Espèces typiques :

Tadarida limbata.

Tadarida midas.

Tadarida condylura (partim).

Tadarida faradjius.

Tadarida trevori.

Otomops martiensseni.

Eptesicus minutus.

Nycticeius schlieffeni.

Scotophilus nigrita.

c) CAVITÉS SOUS LES ÉCORCES DES ESSENCES DE SAVANE.

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

Espèce typique :

Eptesicus garambae.

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

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

Espèce typique :

Pipistrellus nanus.

2. Externes.

a) BUISSONS.

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



Photo J. VERSCHUBEN.

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

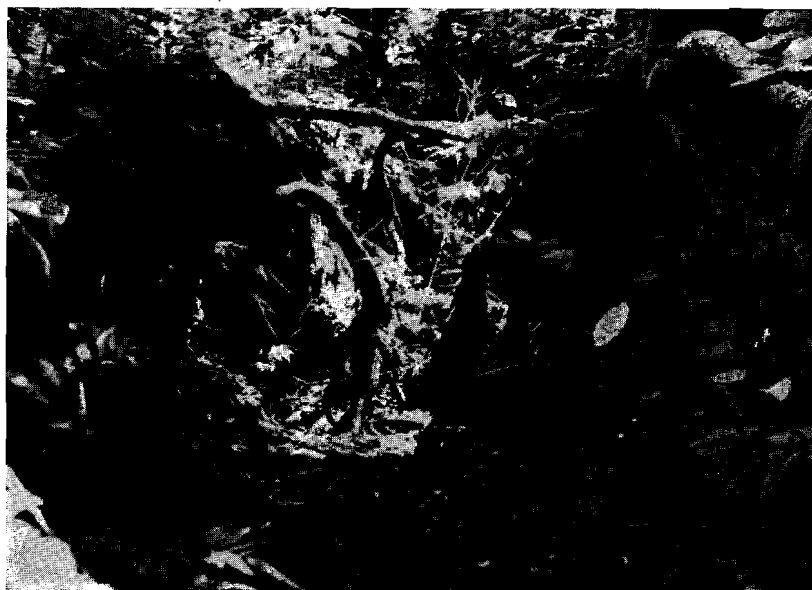


Photo H. DE SAEGEB.

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

Espèces typiques :

Epomophorus anurus (partim).
Nycteris hispida.
Hipposideros beatus maximus.

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

b) BUISSONS DE SAVANE.

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

Espèces typiques :

Micropteropus pusillus.
Myonycteris wroughtoni.

c) STRATE MOYENNE ET SUPERIEURE DES ESSENCES DE GALERIES PLUS OU MOINS DEGRADEES.

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

Espèces typiques :

Epomophorus anurus (partim).
Lavia frons.

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

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

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

Espèce typique :

Taphozous mauritanus (partim).

B. — Cheiroptères lithophiles.

1. Internes.

a) GROTTES.

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

b) CAVITÉS SOUTERRAINES GRANITIQUES (fig. 20).

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



Photo H. DE SAEGER.

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

Espèces typiques :

Taphozous sudani.

Nycteris thebaica.

Rhinolophus landeri (partim).

Rhinolophus abae.

Hipposideros abae (partim)

Hipposideros caffer centralis (partim).

Hipposideros nanus.

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



Photo H. DE SAEGER.

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



Photo J. VERSCHUREN.

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

c) CAVITES SOUTERRAINES NON GRANITIQUES.

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

Espèces typiques :

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

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

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

d) FISSURES ROCHEUSES.

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

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

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

C. — Cheiroptères anthropophiles (fig. 24).

1. Murs extérieurs des constructions européennes :

Taphozous mauritanus (partim).*Taphozous nudiventris*.

2. Fissures dans le toit d'habitations européennes :

Tadarida condylura.

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

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

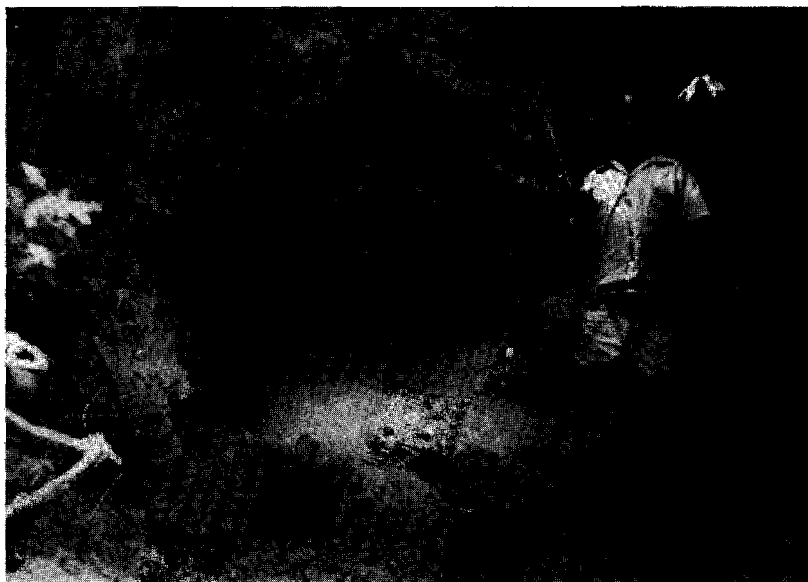


Photo J. VERSCHUREN.

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



Photo H. DE SAEGER.

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



Photo J. P. HARBOY.

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

4. Chaumes des huttes indigènes et des gîtes temporaires :

Eptesicus rendalli.

5. Caves des habitations européennes :

Hipposideros caffer centralis (partim).

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

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

IV. — LES FACTEURS ÉCOLOGIQUES.

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

A. — Facteurs climatiques.

1. Luminosité.

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

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

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

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

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

2. Humidité.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

3. Température.

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

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

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

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

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

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

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

a) ABRIS EXTERNES.

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

Localité : II/fd/17, riv. Garamba.

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

Heure : 11 h.

Espèce : *Nycteris hispida*.

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

Conclusions.

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

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

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

Localité : II/me/8.

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

Heure : 12 h.

Espèce : *Nycteris hispida*.

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

Conclusions.

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

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

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

Date : 15.I.1952 (saison sèche).

Heure : 11 h.

Espèce : *Epomophorus anurus*.

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

Conclusions.

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

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

Type d'abri : IV. — Idem (fig. 25).

Localité : Idem.

Date : 13.III.1951 (saison sèche).

Heure : 10 h.

Espèce : Idem.

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

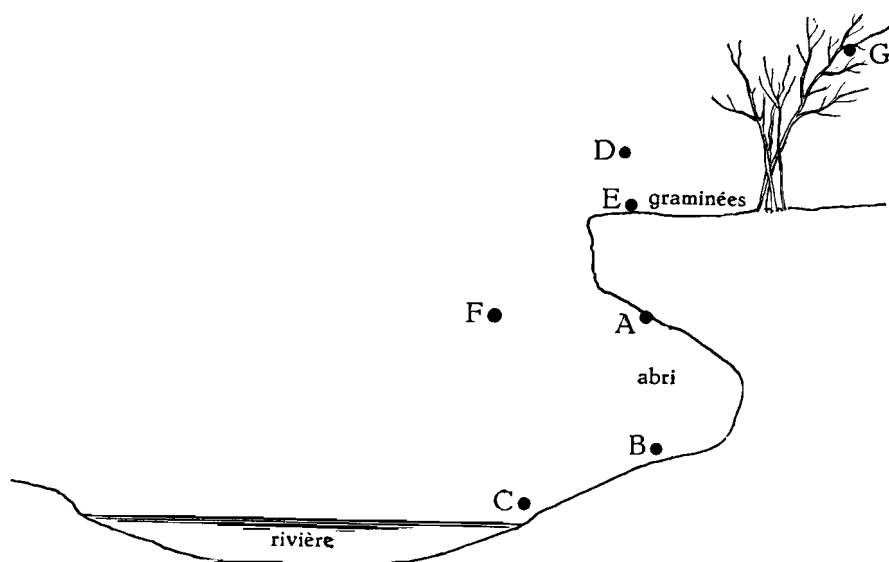


FIG. 25. — Localisation des mesures d'humidité et de température dans un abri rivulaire et parties environnantes.

b) ABRIS INTERNES PHYTOPHILES.

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

Localité : Inimvua/9.

Date : 15.V.1952.

Heure : 11 h.

Espèce : *Hipposideros cyclops*.

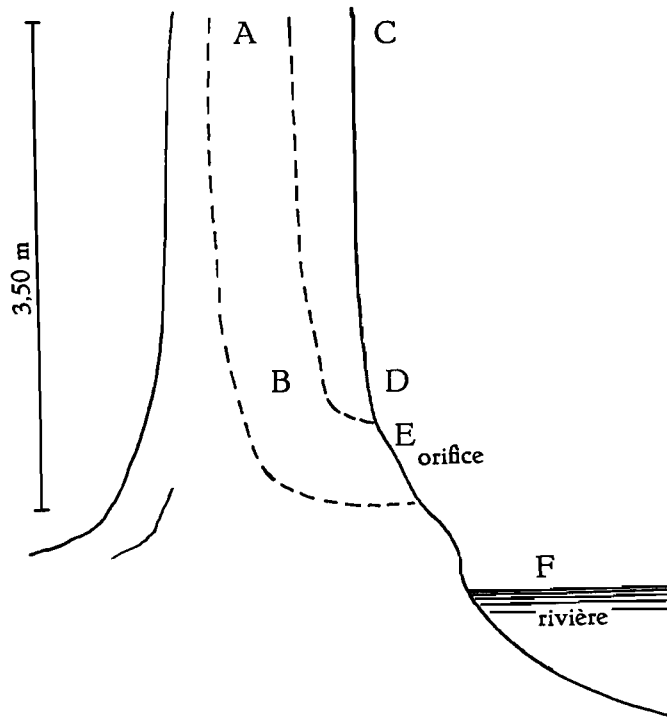


FIG. 26. — Localisation des mesures d'humidité et de température dans un arbre creux, en galerie forestière.

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

Conclusions.

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

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

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

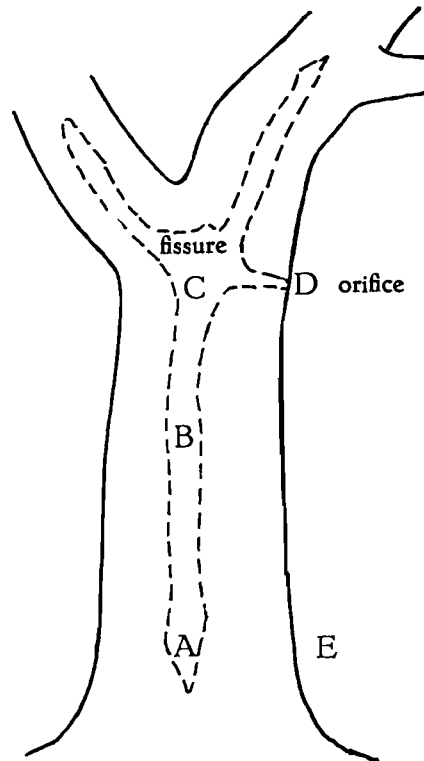


FIG. 27. — Localisation des mesures d'humidité et de température dans un arbre fissuré en savane (*Vitex Doniana*).

Localité : II/gd/4.

Date : 29.V.1952.

Heure : Cycle entier.

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

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

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

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

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

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

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

Conclusions.

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

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

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

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

c) ABRIS INTERNES LITHOPHILES.

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

Localité : Ndelele R.

Date : 22.VI.1952.

Heure : Cycle journalier partiel.

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

Schéma des localisations des mesures : fig. 30.

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

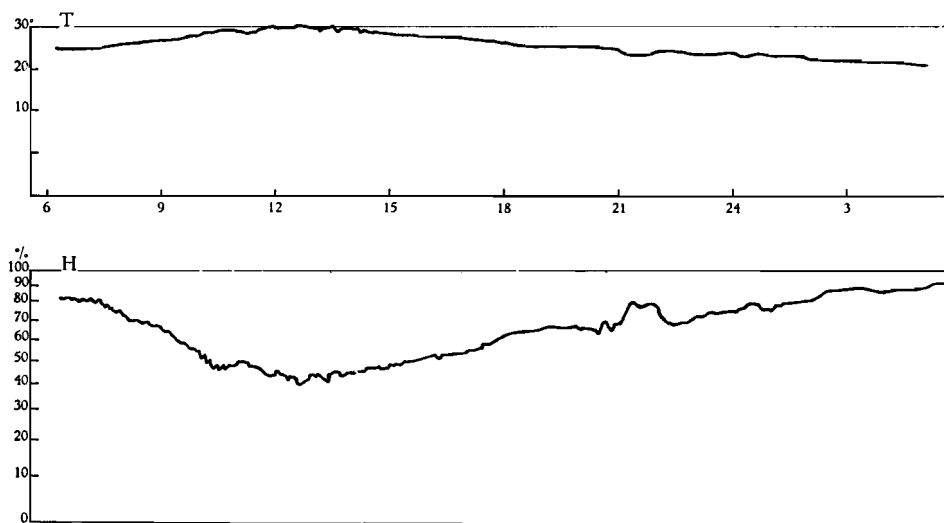


FIG. 28. — Thermohygrogramme schématisé en conditions standard.
Delele, 22.VI.1952.

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

Conclusions.

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

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

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

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

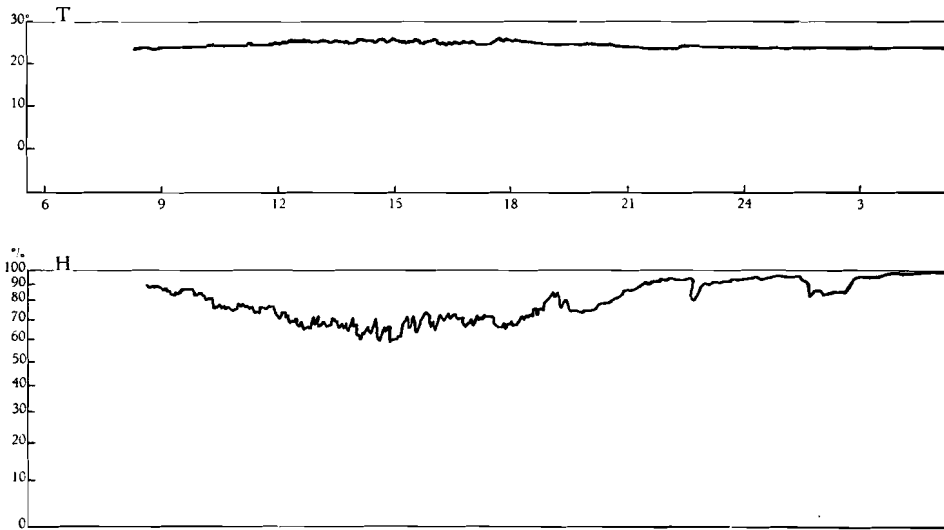


FIG. 29. — Thermohygrogramme schématisé dans une cavité souterraine granitique.
Delele, 22.VI.1952.

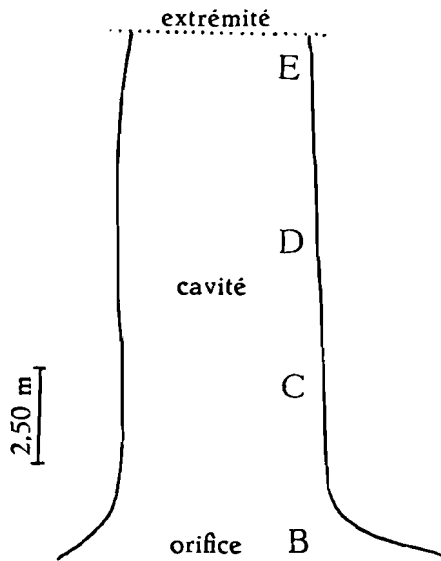


FIG. 30. — Localisation des mesures d'humidité et de température dans une cavité souterraine granitique (coupe longitudinale).

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

Localité : II/dd/8, Nakobo.

Date : 9.VIII.1952.

Heure : 9 h. ciel couvert.

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

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

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

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

Localité : Aka/9.

Date : 16.V.1952.

Heure : 9 h.

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

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

Type d'abri : IV. — Idem.

Localité : Maleli/8.

Date : 18.III.1952.

Heure : 11 h.

Espèce : Idem.

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

Conclusion (III et IV).

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

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

Localité : II/gd/4.

Date : 4 et 5.VII.1952.

Espèce : *Nycteris luteola*.

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

Conclusion.

Isolement thermique et hygrométrique presque complètement réalisé.

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

Conclusions.

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

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

Localité : Keroma/9.

Date : 23.IV.1952.

Heure : 14 h.

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

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

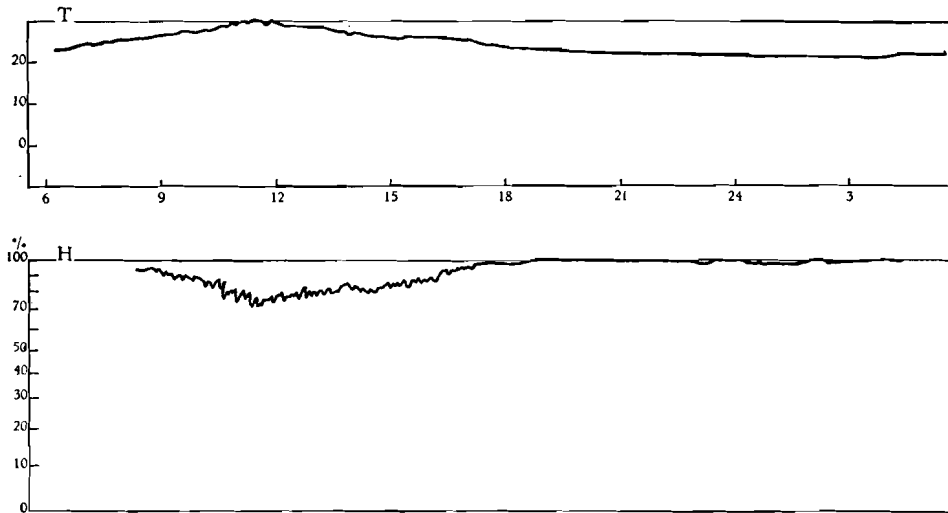


FIG. 31. — Thermohygrogramme schématisé, en conditions standard.
II/gd/4, 5.VII.1952.

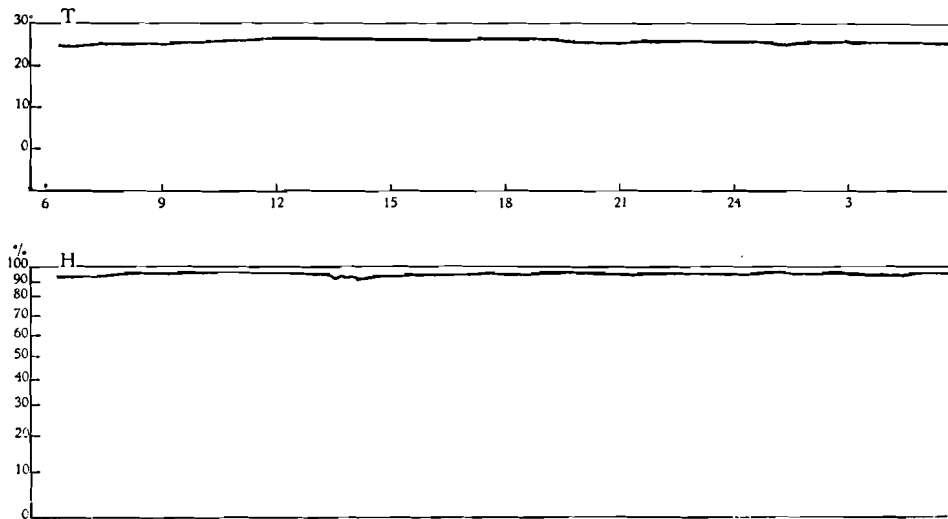


FIG. 32. — Thermohygrogramme schématisé, à l'entrée d'un terrier d'Oryctérope.
II/gd/4, 5.VII.1952 (à comparer avec la fig. 31).

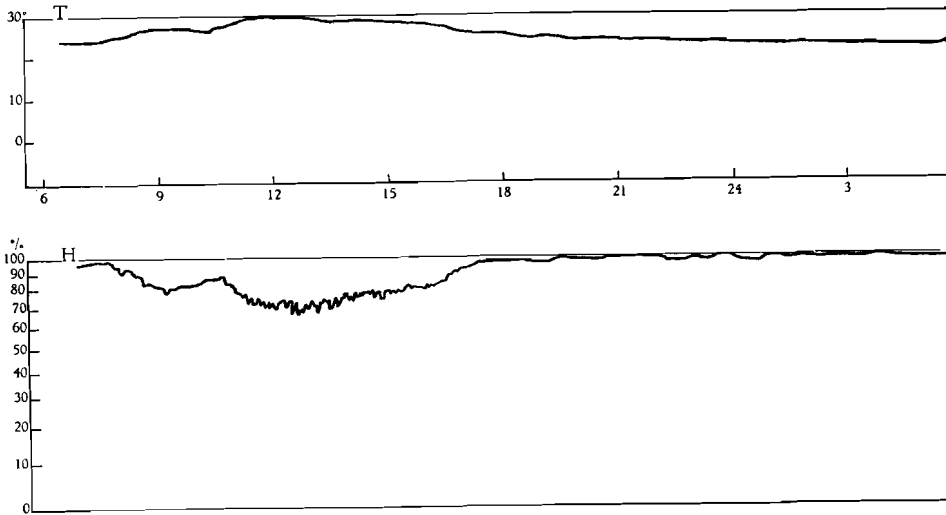


FIG. 33. — Thermohygrogramme schématisé, sur le sol, sous les graminées.
II/gd/4, 4.VII.1952.

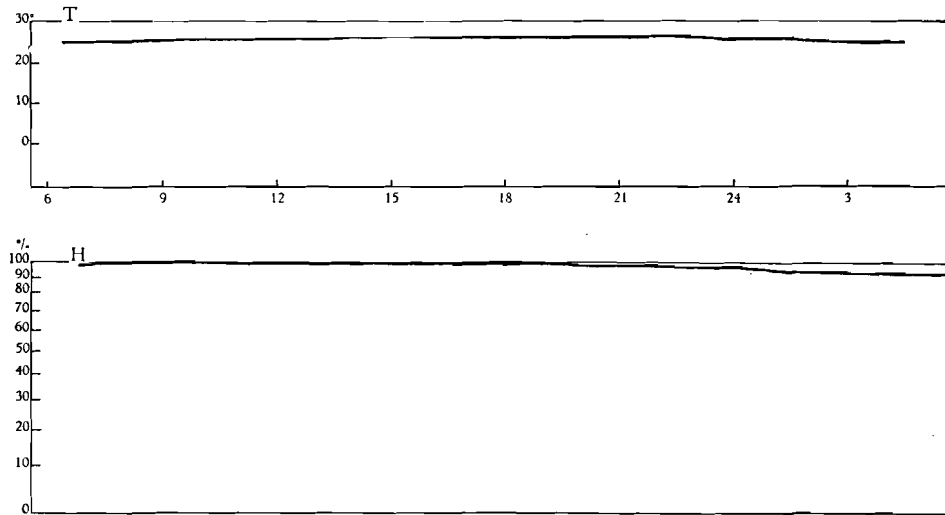


FIG. 34. — Thermohygrogramme schématisé, au fond d'un terrier d'Oryctérope.
II/gd/4, 4.VII.1952 (à comparer avec la fig. 33).

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

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

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

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

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

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

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

5. Déplacement de l'air.

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

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

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

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

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

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

2. Structure de la paroi.

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

3. Structure de l'abri.

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

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

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

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

4. Proximité d'eau libre.

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

5. Excréments.

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

6. Facteurs biotiques.

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

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

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

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

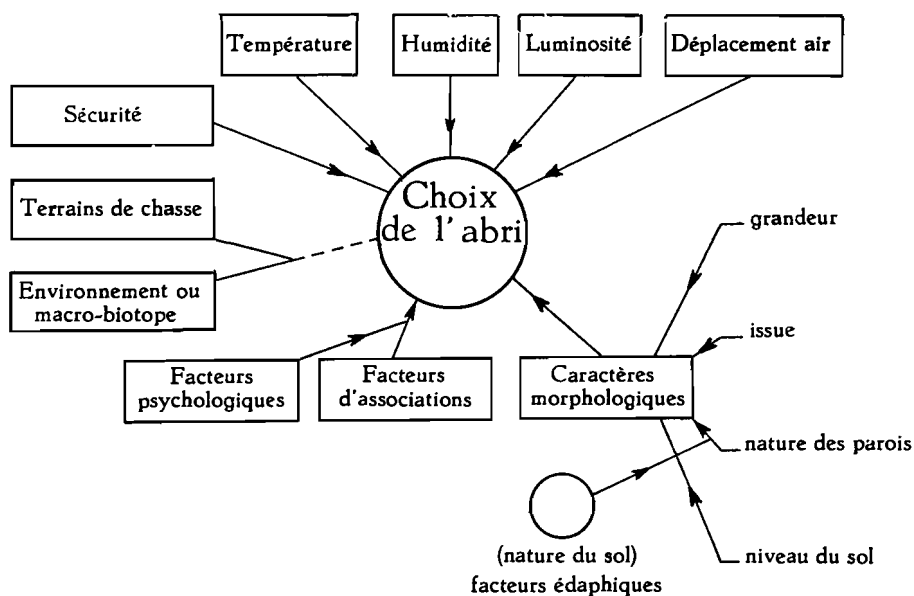


FIG. 35 — Représentation schématique des facteurs influençant le choix de l'abri diurne par les Cheiroptères.

C. — Facteurs essentiels et secondaires.

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

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

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

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

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

B. — Sex-ratio générale.

En nous limitant uniquement aux individus adultes, nous obtenons :

Mâles : 403.

Femelles : 547.

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

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

Mâles : 231.

Femelles : 276.

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

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

C. — Sex-ratio par familles systématiques.

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

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

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

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

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

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

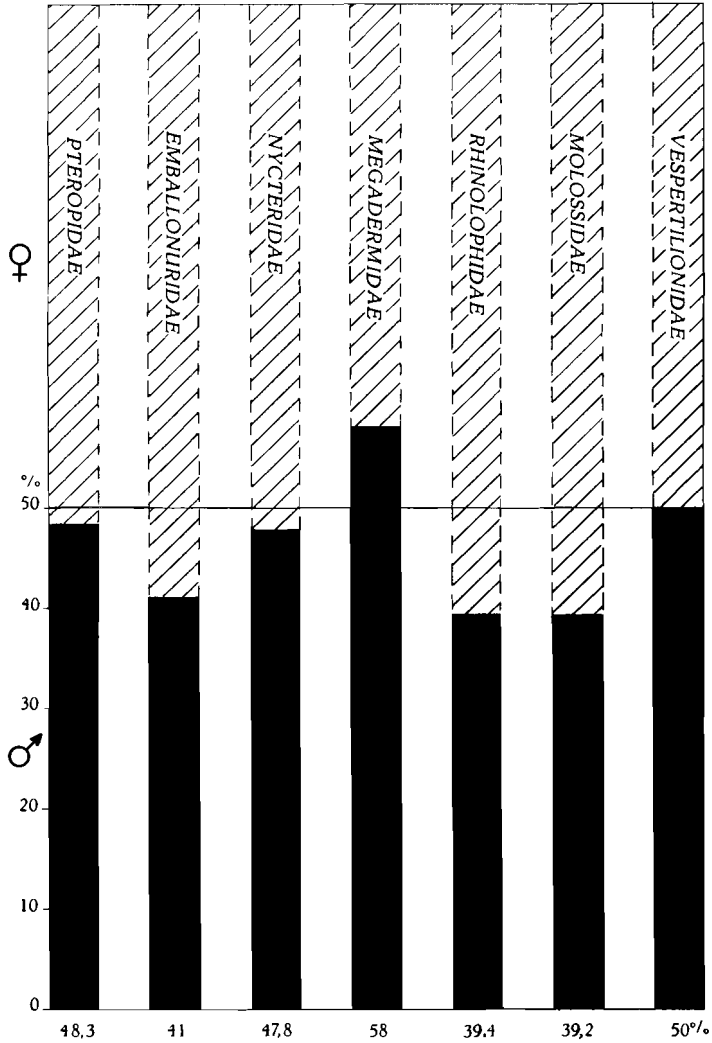


FIG. 36. — Sex-ratio brute, par famille systématique.

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

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

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

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

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

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

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

Conclusions.

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

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

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

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

E. — Sex-ratio spécifique.

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

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

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

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

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

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

Conclusions :

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

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

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

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

Taphozous nudiventris;
Tadarida trevori;

Scotophilus nigrita (maternité ?);

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Hipposideros abae :

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

Hipposideros coffer centralis :

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

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

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



Photo H. DE SAEGER.

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

II. — L'ÂGE DES CHEIROPTÈRES.

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

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

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

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

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

Les points suivants doivent être examinés :

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

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

3. Développement morphologique général :

COLORATION.

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

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

LONGUEUR DE LA PILOSITÉ.

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

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

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

III. — COMPOSITION TOTALE D'UNE POPULATION.

A. — Généralités.

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

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

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

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

B. — Étude d'une colonie déterminée.

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

23 avril 1952 :

Hipposideros caffer centralis :

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

Hipposideros abae :

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

Les pourcentages sont donc les suivants :

Hipposideros caffer centralis :

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

Hipposideros abae :

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

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

IV. — LA LONGÉVITÉ DES CHEIROPTÈRES.

A. — Généralités.

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

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

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

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

B. — Longévité potentielle et longévité moyenne.

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

C. — Causes de la longévité.

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

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

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

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

V. — NOMBRE DE CHEIROPTÈRES RÉCOLTÉS.**A. — Nombre de Cheiroptères.**

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

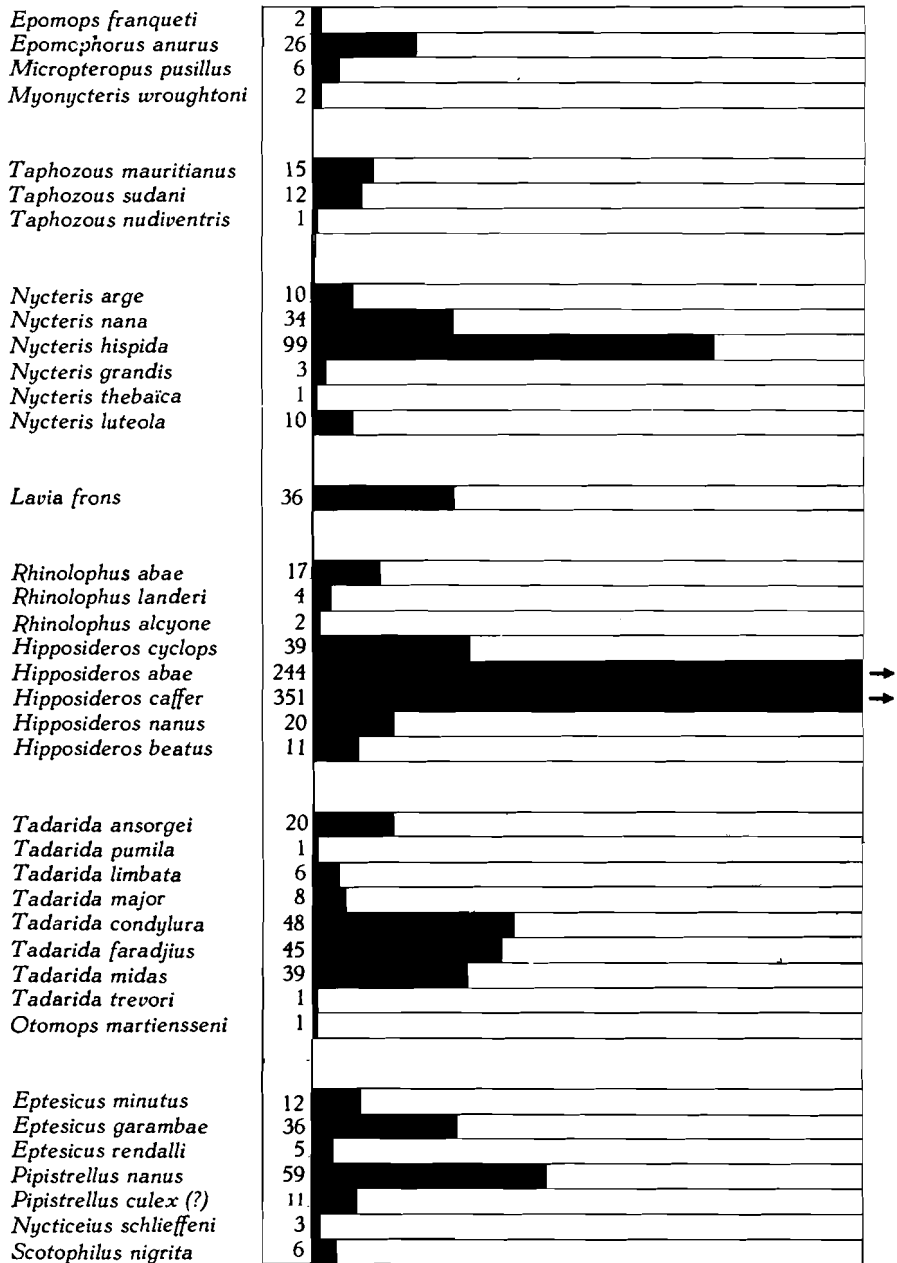


FIG. 38. — Tableau comparatif du nombre d'individus capturés au Parc National de la Garamba.

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

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

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

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

C. — Importance des récoltes et classifications systématiques.

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

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

On peut donc envisager trois groupes de familles :

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

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