

b) Poils spéciaux : ceux-ci sont généralement caractéristiques des mâles, mais leur développement n'est guère régulier et paraît fonction de l'âge ou du moment du cycle sexuel :

- épaulettes d'*Epomophorus*, *Epomops* et *Micropteropus*;
- poils de la gorge des *Myonycteris* (présents aussi chez les femelles);
- poils axillaires de *Rhinolophus landeri*;
- poils de la crête de la tête chez certains *Molossidae*;
- poils du sac frontal de certains *Rhinolophidae* (généralement plus développés chez les femelles).

6. Divers. — Sac gulaire de *Taphozous*, absent chez les femelles de certaines espèces; manque parfois aussi dans les deux sexes.

CHAPITRE 6.

ÉTHOLOGIE.

I. — GÉNÉRALITÉS.

On entend généralement par éthologie l'étude des « moeurs » des animaux; la séparation n'est souvent guère nette entre écologie et éthologie, d'une part, psychologie et éthologie, d'autre part. Les auteurs ne sont guère d'accord sur la valeur à donner aux différents termes. Dans les pays de langue française, quand on parle de « psychologie animale », on pense immédiatement à des travaux de laboratoires (le réflexe de PAVLOV, par exemple), et on ne réalise pas la possibilité d'étude de la psychologie de l'animal dans son milieu ou en captivité, sans intervention directe de l'homme. Les auteurs de langue allemande ont une toute autre conception, bien plus large, de la psychologie. Le titre traduit de l'ouvrage d'H. HEDIGER (1951) « Observations sur la psychologie animale dans les Parcs Nationaux du Congo Belge » en est un exemple bien net.

Il est regrettable de constater combien l'étude directe ou indirecte des « moeurs » de l'animal est négligée dans certains pays où la tendance philosophique des auteurs dirige plus volontiers ceux-ci vers des recherches exclusivement anatomiques ou systématiques. L'étude de l'animal mort et isolé de son milieu ne constitue qu'un aspect de la zoologie; les recherches sur le milieu et le comportement de l'animal dans ce dernier sont au moins aussi importantes.

Nous avons examiné dans d'autres chapitres certaines données étho-écologiques importantes (reproduction, sex-ratio, alimentation, etc.); nous verrons donc seulement les éléments qui n'ont pas trouvé place ailleurs.

II. — LE CHEIROPTÈRE AU REPOS.

Nous examinerons ici le comportement de la Chauve-souris, en l'absence de tout déplacement : ce sera en quelque sorte une étude de la Chauve-souris « statique ».



Photo H. DE SAEGER.

FIG. 55. — II/fc/17. *Epomophorus anurus* HEUGLIN.
Cheiroptère libre typique.

A. — Localisation chronologique.

La Chauve-souris n'est généralement immobile que pendant la journée. L'actogramme des Cheiroptères montre clairement que leur activité commence seulement à la nuit. Il convient toutefois de ne pas généraliser :

— certains *Nycteridae* et *Rhinolophidae* reviennent régulièrement pendant la nuit dans leurs abris et s'y tiennent parfois immobiles pendant assez longtemps;

— de nombreuses espèces se déplacent spontanément ou non, soit en volant, soit en grimpant, pendant la journée.

B. — Subdivision essentielle : libres et de contact.

La subdivision étho-écologique de base des Cheiroptères consiste à envisager deux groupes principaux :

1. — Les espèces qui se suspendent librement par les membres postérieurs, sans contact du corps avec une paroi ou le corps d'un autre individu.

2. — Les espèces qui sont toujours en contact, au moins ventralement, avec une paroi ou le corps d'un autre individu.

Nous convenons d'appeler les premiers « libres » et les seconds « de contact ».

Cette classification est particulièrement importante en ce sens qu'étant basée sur des éléments anatomiques, elle n'est guère sujette à variation. Une espèce « libre » ne se transformera guère en espèce « de contact ».

Les Chauves-souris libres ou de contact sont parfaitement déterminées au Parc National de la Garamba et il n'y a pas d'espèce mixte. Nous ne voulons cependant pas généraliser cette classification; elle s'applique en effet assez mal à certains *Vespertilionidae* européens; nous songeons en particulier aux Cheiroptères du genre *Myotis* (*Myotis dasycneme*, *Myotis myotis*, *Myotis mystacinus*) que l'on trouve aussi bien suspendus librement ou accrochés au fond des crevasses. Tous les *Vespertilionidae* du Parc National de la Garamba sont des Cheiroptères de contact.

C. — Cheiroptères libres.

Il peut s'agir aussi bien de Cheiroptères externes (*Pteropidae*, *Nycteris hispida*, *Lavia frons*, *Hipposideros beatus maximus*), qu'internes (autres *Nycteridae*, *Rhinolophidae*). Les phytophiles ne paraissent pas moins nombreux que les lithophiles. Les Chauves-souris s'accrochent indifféremment aux branches, aux anfractuosités du bois ou aux rochers.

Dans la plupart des cas, les Cheiroptères se suspendent par les deux pattes, mais il est fréquent qu'un seul des membres postérieurs serve à la suspension (en particulier certains *Pteropidae* et *Nycteridae*). Les griffes prennent appui sur le point de suspension, les deux pieds étant dirigés dans la même direction, sauf parfois chez les *Pteropidae* où les griffes se font face, par suite d'une torsion des membres postérieurs qui entourent complètement le point de suspension, habituellement une branche d'arbre.

Dans certaines conditions, les espèces libres se suspendent parfois à proximité immédiate les unes des autres (en particulier les *Hipposideros*); les corps ne sont pas séparés par plus de 2 mm, mais il n'y a guère de véritable contact.

Les ailes de ces Cheiroptères sont fréquemment entr'ouvertes assez largement; nous avons observé ce fait en particulier chez *Nycteris nana*.

Les *Hipposideros* sont fréquemment dans le même cas. Nous n'avons jamais observé au Parc National de la Garamba des Chauves-souris dont le corps est entièrement entouré par les ailes, comme chez les *Rhinolophus hipposideros* et *ferrum-equinum* léthargiques d'Europe. Le fait a été noté chez des *Rhinolophus hildebrandti*, dans une mine souterraine, près du Parc National de la Kagera, en région d'altitude et beaucoup plus froide.

Les espèces suivantes peuvent être considérées comme des Cheiroptères libres :

Pteropidae :

Epomops franqueti.

Epomophorus anurus.

Micropteropus pusillus.

Myonycteris wroughtoni.

Les espèces du genre *Roussettus* pourraient être occasionnellement de contact.

Nycteridae :

Nycteris hispida.

Nycteris nana.

Nycteris arge.

Nycteris grandis.

Nycteris thebaica.

Nycteris luteola.

Megadermidae :

Lavia frons.

Rhinolophidae :

Rhinolophus abae.

Rhinolophus landeri.

Rhinolophus alcyone.

Hipposideros cyclops.

Hipposideros caffer centralis.

Hipposideros abae.

Hipposideros beatus maximus.

Hipposideros nanus.

Cette classification éthologique se superpose parfaitement aux subdivisions de la systématique. Nous trouvons donc 19 espèces libres au Parc National de la Garamba, soit la moitié du total.

D. — Cheiroptères de contact.

Deux types de subdivision des Cheiroptères de contact peuvent être envisagés :

1. — Les zoophiles. — Chauves-souris en contact avec d'autres individus, soit de la même espèce, soit d'une espèce différente.

Les azoophiles. — Chauves-souris en contact exclusivement avec une paroi.

En réalité, la plupart des Cheiroptères examinés ici peuvent indistinctement être classés dans les deux catégories : la position dépend uniquement de l'importance des groupements, les espèces relativement solitaires paraissant plus souvent azoophiles. Seul *Taphozous mauritanus* semble exclusivement azoophile.



Photo H. DE SAEGER.

FIG. 56. — II/gd/4. *Tadarida midas* (SUNDEVALL).
Cheiroptère de contact typique.

2. — Les ventraux. — Cheiroptères en contact uniquement par la partie ventrale : *Emballonuridae*.

Les dorso-ventraux. — En contact dorsal et ventral : *Molossidae*.

Cette subdivision est aussi peu rigoureuse que la précédente : le comportement d'un individu à ce sujet dépend des conditions écologiques locales (*Taphozous sudani*, *Tadarida condylura*). Tous les *Vespertilionidae* appartiennent indifféremment aux deux catégories (sauf *Nycticeius schlieffeni*, uniquement dorso-ventral).

Plusieurs espèces de contact ouvrent largement leurs ailes au repos, en particulier *Taphozous mauritanus*, *Taphozous sudani* et certains *Molossidae*.

Les espèces suivantes peuvent être considérées comme des Cheiroptères de contact :

Emballonuridae :

Taphozous mauritanus.

Taphozous sudani.

Taphozous nudiventris.

Molossidae :

Tadarida ansorgei.

Tadarida major.

Tadarida limbata.

Tadarida pumila.

Tadarida condylura.

Tadarida faradjius.

Tadarida midas.

Tadarida trevori.

Otomops martiensseni.

Verperilionidae :

Eptesicus minutus.

Eptesicus garambae.

Eptesicus rendalli.

Pipistrellus nanus.

Pipistrellus culex (?).

Nycticeius schlieffeni.

Scotophilus nigrata.

Les classifications éthologiques et systématiques se superposent à nouveau. Nous avons ici 19 espèces, donc la moitié du total des Cheiroptères du Parc National de la Garamba.

III. — LE CHEIROPTÈRE EN MOUVEMENT.

A. — Subdivisions.

Nous pourrions envisager à ce sujet les Cheiroptères à trois points de vue différents :

- déplacements dans l'abri et en dehors de l'abri;
- déplacements diurnes ou nocturnes;
- déplacements en vol et non volant.

Cette dernière subdivision sera suivie.

B. — Déplacements non volant.

1. Périodicité.

Généralement le jour, sauf chez quelques espèces qui reviennent absorber leurs proies dans les cavités, et au moment du départ et du retour dans l'abri.

2. Mode de déplacement.

Il s'agit presque uniquement de « grimpeur »; c'est donc l'apanage pratiquement exclusif des espèces de contact; les espèces libres ne se meuvent que difficilement sans voler; dans certains cas, elles peuvent évoluer, la tête en bas, par déplacement progressif des membres.

Les Chauves-souris de contact grimpeuses s'aident des membres antérieurs et postérieurs et prennent également parfois appui sur la queue. Elles

grimpent aisément sur des surfaces horizontales ou verticales; dans ce dernier cas, la tête n'est pas nécessairement maintenue vers le bas. Les Chauves-souris se meuvent parfois très rapidement de cette façon.

Les Cheiroptères grimpeurs sont habituellement recouverts de poils très courts favorables à ces déplacements.

Toutes les espèces de contact internes se meuvent nécessairement quelques instants en grim pant, au moment du départ de l'abri interne, pour se diriger vers l'issue.

Ajoutons que les Chauves-souris se déplacent sans difficultés sur l'eau : des individus tombés accidentellement dans une rivière rejoignent aisément la rive en nageant.

3. Localisation.

Les *Molossidae* grimpent habituellement à l'intérieur — soit sous des plaques rocheuses, soit dans des fissures d'arbres creux — et s'envolent dès qu'ils arrivent à l'extérieur, tandis que les *Vespertilionidae* et les *Emballonuridae*, sauf *Taphozous mauritanus* strictement externe, n'ont pas de préférence marquée.

Les déplacements non volant à l'intérieur des cavités sont habituellement individuels, mais, dans certaines conditions, on constate de véritables mouvements de masse (*Tadarida condylura*).

C. — Déplacements en vol.

1. Localisation.

En principe, à l'extérieur du gîte diurne chez les espèces internes, mais parfois aussi à l'intérieur de celui-ci :

— Au moment du départ et du retour des Cheiroptères libres internes et lorsqu'ils reviennent absorber leurs proies (*Nycteris nana*);

— Déplacements diurnes spontanés dans les cavités, provoqués par des facteurs non déterminés;

— Déplacements non spontanés, causés par la pénétration d'un intrus à l'intérieur de l'abri ou par le passage à proximité de celui-ci : *Taphozous sudani*, *Nycteris nana*, *Rhinolophus abae*. Ces mouvements ne sont pas réguliers chez une espèce déterminée.

2. Chronologie.

Chez les espèces internes, principalement de nuit. Les internes de contact ne volent spontanément à l'extérieur de jour que très rarement, même lorsqu'on tente de les capturer.

Chez les espèces externes, on constate très souvent des déplacements spontanés en vol, en plein jour. Il est fréquent que les *Pteropidae* (surtout *Epomops franqueti* et *Epomophorus anurus*) et *Lavia frons* changent spontanément de point de suspension en plein jour, en volant. Ces

mouvements paraissent plus rares chez *Nycteris hispida*. Ces déplacements diurnes constituent d'autre part la réaction de fuite normale des Cheiroptères externes.

Nous avons observé enfin des Chauves-souris d'espèce indéterminée poursuivant des Insectes au vol en pleine journée, au-dessus des feux de brousse (confluent Kalibiti-Garamba).

3. Facteurs déterminant l'importance des déplacements.

a) L'indice digital. — Aptitude morphologique à effectuer des vols de longue durée.

b) L'alimentation. — Localisation des Insectes constituant le régime alimentaire du Cheiroptère à proximité ou à distance de son abri; rapport avec le biotope.

c) Le nombre de Cheiroptères de la colonie. — Les individus grégaires doivent évidemment se déplacer à plus grande distance.

4. Les types de vol.

La classification des types de vol des Cheiroptères est malaisée en Afrique, car il est généralement difficile de déterminer quelle espèce on observe. On peut sommairement envisager deux subdivisions principales :

— Le vol « papillonnant », avec de nombreux battements d'ailes : déplacements très lents, au ras du sol, des espèces à indice digital faible : *Nycteridae*. Vol caractéristique des espèces « de galerie », animaux obligés de se déplacer dans des espaces très réduits. Possibilité de modification de direction très rapide dans ce milieu peu dégagé.

— Le vol « planant », avec des battements d'ailes peu fréquents : déplacements très rapides, généralement à grande hauteur, d'animaux profitant des courants aériens; indice digital très élevé. Vol caractéristique des espèces de savane, en terrain très dégagé. Virages effectués sur de grands espaces : *Emballonuridae*, *Molossidae*.

Tous les intermédiaires peuvent être notés entre ces deux types de vol. Celui des *Pteropidae* est également rapide mais avec des battements d'ailes beaucoup plus fréquents que chez les *Molossidae*. Les *Rhinolophidae* se déplacent beaucoup plus rapidement que les *Nycteridae* et les battements d'ailes sont moins nombreux; ils ne peuvent guère tourner à angle aussi aigu que les *Nycteridae*.

Le type de vol est donc essentiellement adapté au milieu où chasse la Chauve-souris et aux Insectes qui constituent son régime alimentaire.

5. Signification et utilité du vol.

a) Déplacements :

- lors des migrations;
- départ et retour de chasse.

b) Chasse :

- poursuite des Insectes (Microcheiroptères);
- recherche des fruits (Mégacheiroptères).

Une différence essentielle sépare à ce point de vue les deux groupes de Cheiroptères : le vol n'intervient qu'indirectement dans la recherche de la nourriture chez les Roussettes, tandis qu'il joue un rôle actif chez les Chauves-souris.

c) Fuite :

- pour éviter l'ennemi (espèces externes; également espèces internes, à réaction de fuite centrifuge).

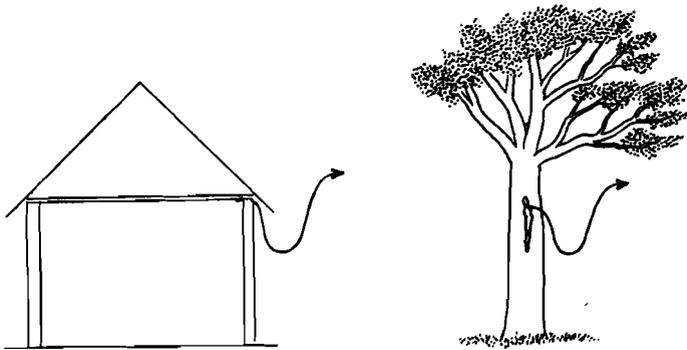


FIG. 57. — Départ caractéristique de l'abri diurne chez les *Molossidae*.

6. Le départ et le retour du vol.

a) Mode d'action. — Essentiellement différent chez les Cheiroptères libres ou de contact. Chez les premiers, la Chauve-souris prend directement son envol; au retour, elle réintègre un point de suspension et après quelques petits déplacements — en vol — de plus en plus réduits à l'intérieur de l'abri, chez les espèces internes, se suspend définitivement. Chez les Cheiroptères de contact, *Taphozous sudani* quitte en une fois, en volant, son abri diurne; le phénomène est différent chez toutes les autres espèces : elles se rendent d'abord vers l'issue de la cavité en grimpant, même si la distance est considérable (*Tadarida condylura*).

Le vol commence d'une façon typique chez les *Molossidae* (fig. 57) : l'ouverture de la cavité se trouve toujours à une hauteur assez considérable au-dessus du sol : la Chauve-souris se laisse tomber dans le vide et ne vole réellement que quelques instants plus tard.

Au retour, le Cheiroptère s'accroche à la paroi de la cavité après avoir pénétré « en piqué » dans l'orifice. Le processus est assez similaire chez les Martinets, *Apus* sp.

b) Issues préférentielles (fig. 58).

Lorsque la cavité est verticale et de dimensions considérables (grand arbre creux de galerie), le départ se fait presque toujours par l'ouverture inférieure et non par le sommet.

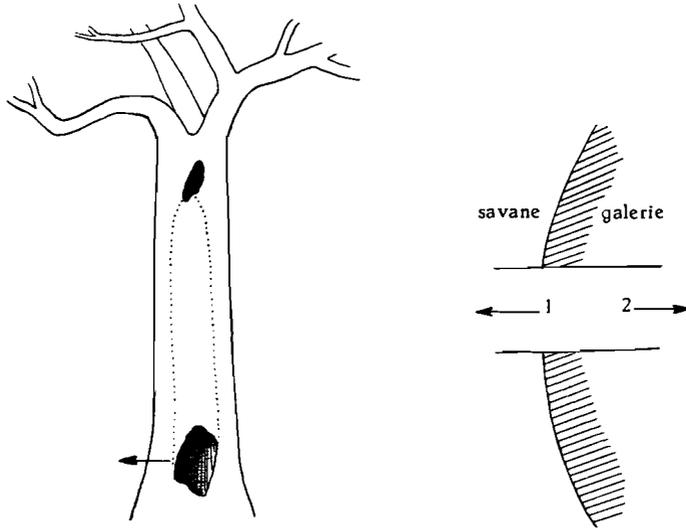


FIG. 58. — Schéma des issues préférentielles.

Lorsque la cavité est horizontale et de grandes dimensions (grotte, arbre creux tombé), il n'y a généralement pas d'issue préférentielle, sauf parfois si la cavité se trouve en lisière de forêt et de savane. Le biotope d'activité nocturne de l'espèce peut déterminer alors l'ouverture utilisée (*Nycteris luteola* sans doute vers la savane, *Hipposideros caffer centralis* vers la galerie).

c) Départs des Cheiroptères grégaires. — Les départs des Chauves-souris grégaires sont de trois types différents (fig. 59) :

— Le départ isolé : tous les individus de la colonie quittent l'abri à des moments différents; il n'y a aucune simultanéité, sinon occasionnelle : *Eptesicus garambae*.

— Le départ massif : toute la colonie quitte l'abri au même moment : *Epomophorus anurus* et certains Microcheiroptères libres internes, si l'issue est de grandeur suffisante (*Hipposideros*).

— Le départ par « à-coups » : le départ se fait en quelques épisodes et à chacune des sorties, une partie de la population prend simultanément son envol : *Molossidae*.

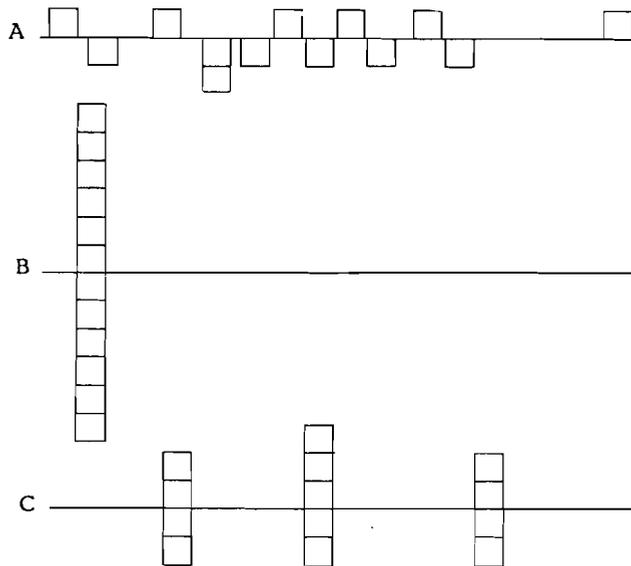


FIG. 59. — Représentation schématique des types de départ chez les Cheiroptères :
A : départ isolé; B : départ massif; C : départ par « à-coups ».

IV. — L'ACTOGRAMME DES CHEIROPTÈRES.

A. — L'actogramme journalier.

1. Généralités.

L'actogramme des Cheiroptères paraît à première vue très simple : activité nocturne et repos diurne. Nous avons cependant vu plus haut que des déplacements spontanés sont fréquents pendant la journée chez de nombreuses espèces (*Epomophorus anurus*, *Lavia frons* à l'extérieur, *Taphozous sudani*, *Hipposideros caffer centralis*, *Hipposideros abae*, etc., dans des cavités). Il est néanmoins certain que le facteur essentiel qui détermine l'activité de l'animal, à savoir la recherche de la nourriture, fait défaut dans ces déplacements diurnes. Les seules exceptions paraissent les suivantes :

- *Lavia frons* en chasse, dès la fin de l'après-midi;
- Cheiroptère indéterminé chassant au-dessus d'un feu de brousse à midi.

2. Horaires.

La modification dans l'actogramme est déterminée essentiellement par les moments de retour et de départ du Cheiroptère, ceux-ci étant fonction de l'obscurité, donc des heures de lever et coucher du soleil. L'intervalle entre ces dernières et les moments de départ et retour en chasse est relativement

constant chez une espèce déterminée, mais variable d'après l'espèce examinée. L'actogramme varie donc légèrement en fonction de la saison, au Parc National de la Garamba (3° à 4° lat. Nord).

Le tableau (fig. 60) montre un actogramme typique des Cheiroptères, à l'équinoxe.

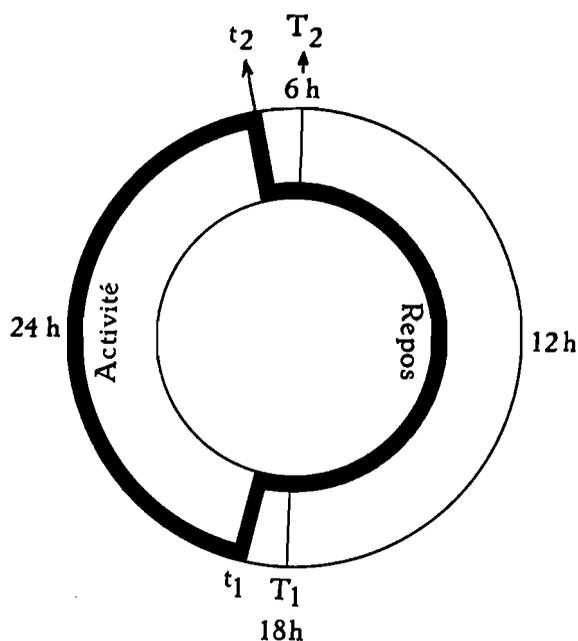


FIG. 60. — Actogramme général des Cheiroptères.

L'activité se maintient du temps t_1 au temps t_2 , T_2 et T_1 représentant respectivement l'heure du coucher et du lever du soleil. Au moment du solstice d'été, toutes les valeurs sont décalées vers la gauche; au solstice d'hiver, elles se décalent vers la droite, les différences entre T_1 et t_1 et entre T_2 et t_2 restant toujours relativement fixes chez une même espèce. Les intervalles entre T_1 et t_1 , d'une part, et T_2 et t_2 , d'autre part, ne sont pas égaux chez une espèce déterminée : le retour à l'abri est parfois plus proche du lever du soleil que le départ du coucher.

Nous n'avons pas eu la possibilité de mesurer systématiquement cet intervalle chez tous les Cheiroptères. Chez *Eptesicus garambae*, l'intervalle moyen au début de l'activité est de 15 minutes; chez *Tadarida midas*, cette valeur s'élève à environ 10 minutes.

Ces valeurs paraissent dans certains cas indépendantes des conditions météorologiques, principalement en ce qui concerne les espèces internes de contact.

Les départs en chasse très précoces — dès avant le coucher du soleil — ne sont guère observés en Afrique centrale (cfr. exceptions supra). Rappelons qu'il est fréquent que les Chauves-souris européennes, en particulier *Pipistrellus pipistrellus*, poursuivent les Insectes dès la fin de l'après-midi, surtout durant certaines journées d'hiver; les chasses ne seraient pas possibles à une heure plus tardive en cette saison par suite de la diminution progressive de la température.

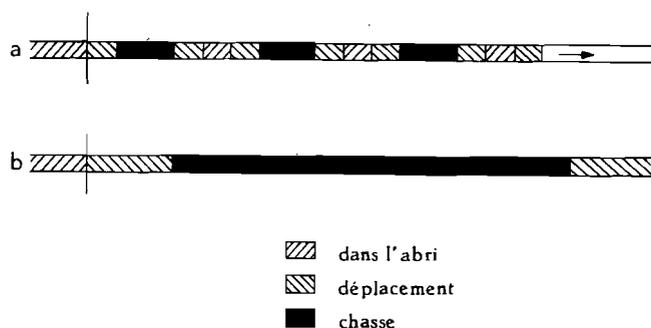


FIG. 61. — Représentation schématique de l'activité des Chiroptères au cours d'une nuit :

- a : espèces relativement sédentaires (*Nycteridae*);
 b : espèces effectuant de grands déplacements (*Molossidae*).

3. Activité.

L'actogramme a pour base le moment de départ de l'abri. Quelle est l'activité de la Chauve-souris dès son départ de celui-ci (fig. 61) ? Nous avons vu plus haut que la poursuite des Insectes constitue l'élément essentiel mais non exclusif. Chez les espèces qui n'effectuent pas de déplacements importants (*Nycteridae*), les chasses peuvent commencer immédiatement; nous avons vu que ces Chauves-souris réintègrent à intervalles réguliers leur abri pour s'y nourrir. Les grands voiliers, au contraire, et les espèces grégaires ne chassent évidemment pas à proximité de leur abri diurne; l'actogramme doit envisager un temps considérable pour les déplacements; chez certaines espèces, les exigences alimentaires sont spécialisées et les proies peuvent seulement être trouvées à grande distance de l'abri diurne. Les espèces privilégiées sont évidemment celles dont le régime alimentaire n'est pas très spécialisé et dont les terrains de chasse sont situés à proximité de l'abri. C'est la combinaison des exigences microclimatiques du gîte diurne et des nécessités alimentaires qui détermine les déplacements.

L'actogramme détaillé — en fonction des chasses et des déplacements — varie donc essentiellement selon l'espèce envisagée.

4. Repos.

Le sommeil diurne de la plupart des Chauves-souris de la région explorée est très léger. Nous n'entrerons pas ici dans des détails concernant les stades successifs depuis la léthargie profonde jusqu'au sommeil léger (GRASSÉ, 1955) : au Parc National de la Garamba, la léthargie fait presque complètement défaut. Des *Taphozous sudani* en léthargie pratiquement complète (mont Bamangwa) constituent une exception notable. Tous les animaux capturés manifestent immédiatement une activité intense. Sauf chez certains *Molossidae* (*Tadarida condylura* et *Tadarida faradjius*), nous n'avons pas constaté de temps de latence entre le sommeil et l'activité : le réveil est instantané.

Une preuve du sommeil très léger et fréquemment interrompu spontanément des Cheiroptères de la région étudiée peut se trouver dans le fait que ces animaux réagissent immédiatement lors de l'approche d'un intrus. Cette réaction se manifeste par la fuite au vol, en grim pant, en dehors ou dans l'abri, par l'émission de cris, etc. Les manifestations vocales spontanées de la plupart des Chauves-souris prouvent d'ailleurs leur activité pendant la journée. La sensibilité diurne des Cheiroptères, qu'elle soit d'origine visuelle, auditive, olfactive et vraisemblablement ultrasonique, semblerait intacte.

5. Facteurs déterminant l'actogramme.

Nous avons vu que l'heure de début d'activité nocturne est fixe chez une espèce. Comment la Chauve-souris a-t-elle perception des localisations chronologiques ? Ce problème est très malaisé à élucider. Il est certain que la diminution progressive de la luminosité intervient, mais cet élément n'est pas suffisant, car il n'explique pas le comportement des espèces internes vivant dans des cavités où la lumière fait défaut en permanence et qui ne sont donc pas en état de percevoir les variations extérieures. Les modifications progressives de température et d'humidité interviennent également car, nous l'avons vu pour les abris du Parc National de la Garamba, l'isolement micro-climatique n'est jamais réalisé complètement par rapport à l'extérieur; le problème est beaucoup plus complexe dans les grandes grottes à micro-climat constant. Nous avons vu d'ailleurs qu'au Parc National de la Garamba les heures de départ en chasse étaient dans certains cas indépendantes des conditions météorologiques externes : ce n'est donc pas uniquement une modification progressive des facteurs climatiques qui détermine l'abandon de l'abri au cours de la soirée.

B. — L'actogramme non journalier.

1. Généralités.

Nous avons examiné plus haut l'activité et le repos des Cheiroptères dans le courant d'une journée. Il convient d'envisager aussi l'actogramme des Chauves-souris au cours d'une période plus longue. L'actogramme le plus

simple suppose le retour journalier à l'abri et exclut des déplacements de plus vaste envergure. Il est certain que les Cheiroptères libres externes, dont l'« abri » est moins localisé, ne retournent pas nécessairement tous les matins au même endroit.

2. Activité cyclique.

Certains Cheiroptères peuvent être considérés comme des animaux errants, mais les déplacements plus importants suivent en général un rythme cyclique dû à une série de facteurs, souvent difficiles à discerner :

Biotiques :

— rassemblements à certains moments de l'année, dans divers milieux bien déterminés (sans doute chez *Hipposideros caffer centralis* et *Hipposideros abae*); maternités, exclusion des juvéniles;

— déplacements causés par l'apparition régulière dans un abri temporaire d'une espèce psychologiquement supérieure (*Nycteris grandis* et *Nycteris nana* ?);

Alimentaires :

— recherche de nourriture, spécialement chez les espèces frugivores;

Abiotiques :

— (feux de brousse, montée des eaux).

3. Les migrations.

La technique du baguage permettrait seule d'obtenir des éléments clairs à ce sujet. Les Chauves-souris du Parc National de la Garamba paraissent relativement sédentaires, en dehors des déplacements cycliques de peu d'ampleur. H. LANG et J. CHAPIN signalent des migrations importantes chez certains *Pteropidae*, en particulier *Eidolon helvum*. Il est certain qu'*Epomophorus anurus* apparaît subitement à certaines périodes de l'année au bord de plusieurs rivières du Parc National de la Garamba. Ces déplacements sont en relation avec la fructification de certaines essences. Des migrations régulières paraissent peu vraisemblables chez les espèces insectivores, sauf peut-être certains *Emballonuridae* (*Taphozous sudani*, *Taphozous nudiventris*); elles sont certainement à exclure chez les *Nycteridae*. Rappelons que si quelques espèces européennes effectuent de véritables mouvements migratoires (*Nyctalus noctula*, *Myotis myotis*, *Myotis dasycneme*), la plupart des Chauves-souris sont strictement sédentaires dans les régions septentrionales.

4. L'actogramme annuel.

Les conditions météorologiques extérieures paraissent avoir peu d'influence sur les heures de départ en chasse de certains Cheiroptères; il semble toutefois que chez d'autres espèces la durée des déplacements varie dans une plus large mesure en fonction de la pluie.

L'année se subdivise en deux saisons principales au Parc National de la Garamba (4° lat. Nord) : une saison sèche très marquée, de décembre à février-mars; une saison de pluies, d'avril à octobre-novembre. Les minima de température ne tombent jamais suffisamment bas pour réduire l'activité des Chauves-souris.

Saison des pluies. — Le début de la saison des pluies est caractérisé par la fructification de nombreuses essences et l'augmentation de la population entomologique. Les exigences alimentaires des Chauves-souris peuvent être satisfaites plus aisément. La saison des pluies est donc indirectement favorable aux Chauves-souris. Les mises-bas ont d'ailleurs lieu chez la plupart des espèces en cette période correspondant au printemps européen. Les pluies ont toutefois un effet direct défavorable, en ce sens qu'elles réduisent la durée des chasses puisque beaucoup de Chauves-souris sembleraient limiter leurs déplacements par temps de pluie, en particulier les *Nycteridae* et les *Rhinolophidae* et peut-être les *Molossidae*.

Les influences indirectes et directes se combinent au total : les chasses ne sont pas aussi prolongées mais paraissent plus fructueuses.

Saison sèche. — Les fruits sont rares en savane et les Insectes moins abondants. L'absence de pluie ne limite jamais les chasses : les vols sembleraient donc plus longs mais moins fructueux. Le début de la saison sèche est la période des feux de brousse dont l'influence directe et surtout indirecte paraît considérable sur beaucoup de Cheiroptères.

Il est clair que la plupart de ces facteurs ne jouent pas en forêt équatoriale où les saisons ne sont plus délimitées : l'activité des Chauves-souris ne subit donc guère de limitation.

V. — LE TERRITOIRE.

Nous examinerons ce problème exclusivement du point de vue du zoo-psychologue, essentiellement différent de celui de l'écologiste. Les termes utilisés peuvent aussi avoir un sens tout différent.

A. — Généralités.

Le problème du territoire a fait l'objet de nombreux travaux récents. H. HEDIGER (1951) a montré l'importance considérable de cet élément dans la vie de l'animal.

L'étude du territoire des Cheiroptères présente des difficultés considérables : les Chauves-souris sont habituellement semi-grégaires ou grégaires; il n'est donc pas question d'un véritable territoire individuel chez la plupart des espèces. On peut envisager évidemment le territoire « colonial » et le territoire individuel au sein de la colonie.

Les Cheiroptères, d'autre part, sont caractérisés par l'existence d'un milieu

diurne essentiellement différent du biotope nocturne. Il semble raisonnable de considérer comme point principal du territoire, l'abri temporaire. Existe-t-il un véritable territoire nocturne? La réponse ne peut être donnée à cette question. A première vue, seules les exigences purement écologiques paraissent déterminer les zones de chasse d'un individu ou d'une colonie. Il ne semble cependant pas exclu que des facteurs « psychologiques » limitent les zones entre diverses colonies; il est possible que ces territoires soient même marqués; ces éléments ne peuvent évidemment être déterminés dans le stade actuel de nos connaissances sur la psychologie des Cheiroptères.

Le territoire diurne de *Nycteris hispida* apparaît assez clairement : on peut l'observer sans difficulté lorsque l'animal est mis en fuite; il ne pénètre guère dans des zones habitées par d'autres individus. Le territoire mesure au maximum quelques m².

B. — Les différents points du « territoire général ».

Nous avons vu qu'il convient de faire une distinction entre le territoire diurne et le territoire nocturne; tous deux constituent cependant des éléments du secteur aux limites apparemment imprécises dans lequel se déplace l'animal, et qu'on peut appeler son « territoire général ».

On peut y envisager diverses localisations :

1. Le « dortoir ». — Celui-ci est constitué essentiellement par l'abri diurne chez toutes les espèces; ce rôle n'est d'ailleurs pas exclusif. Les Chauves-souris dorment en réalité fort peu; il s'agit donc plus exactement du point de repos.

2. La zone d'alimentation. — Elle est essentiellement différente selon le type de Cheiroptère. Chez les *Nycteridae*, qui ne se nourrissent pas en plein vol, elle se confond avec le dortoir; il en est de même dans certains cas chez les *Rhinolophidae*. Chez les *Molossidae*, la zone d'alimentation n'est pas localisée car ces Chauves-souris absorbent leur proie en volant. Chez certaines espèces, il existerait des points de repos dans la zone de chasse où la Chauve-souris dévorerait les proies venant d'être capturées.

3. Le terrain de chasse. — Correspondant au véritable biotope de l'animal, il est localisé par les couches aériennes où la Chauve-souris poursuit les Insectes. Chez les Roussettes, il s'agit de zones déterminées dans la végétation. Rappelons l'existence d'une double zone d'épargne souvent bien marquée par rapport aux abris diurnes.

4. Le lieu de reproduction. — Dans les conditions actuelles, il n'est pas possible de déterminer où s'accouplent les Chauves-souris au Parc National de la Garamba. La deuxième localisation importante relative à la reproduction, à savoir l'endroit de mise-bas, se confond avec le dortoir. Quant aux phénomènes relatifs à l'allaitement, leur localisation varie selon

la période : dans les premières semaines, le jeune semble suivre sa mère; ultérieurement, il reste dans le dortoir qui se transforme en nursery.

5. Le lieu de défécation. — Il est essentiellement variable et les excréments ne sont pas émis exclusivement dans l'abri diurne mais également en vol. Alors que chez certaines espèces le guano trouvé à l'intérieur de l'abri est abondant au point d'acquérir un rôle écologique primordial (maintien de l'humidité) et même parfois d'être à l'origine des déplacements cycliques, dans d'autres cas la quantité de déjections est hors de proportions avec le nombre de Chauves-souris; les excréments paraissent émis alors uniquement à l'extérieur (*Tadarida condylura*). Chez certaines espèces, la défécation pourrait avoir lieu dans l'abri, mais les déjections seraient jetées ultérieurement en dehors de la cavité.

C. — Fidélité au gîte.

La fidélité des Chauves-souris à leur gîte diurne est essentiellement variable et dépend de nombreux facteurs. Certaines sont très sensibles et quittent leur abri dès le moindre dérangement (*Rhinolophus alcyone*). La fidélité au gîte est évidemment maximale au moment de la reproduction. Chez certaines espèces, la modification des conditions écologiques et climatiques du micro-biotope est incapable de faire disparaître immédiatement la fidélité à l'abri : certains Cheiroptères réintègrent des troncs d'arbres creux après un enfumage prolongé ayant modifié complètement le micro-climat; il est cependant évident que les facteurs écologiques l'emporteront rapidement sur les éléments éthologiques et que l'abri sera bientôt abandonné définitivement.

La fidélité à un gîte peut se prolonger pendant un temps considérable : tandis que les Cheiroptères libres externes se déplacent tous les jours, les Chauves-souris internes des grandes cavités souterraines fréquentent parfois ces dernières pendant de longues années. La quantité de guano, considérable au point d'avoir été envisagée comme engrais, en est une preuve suffisante (grottes du mont Hoyo, Ituri).

VI. — ENNEMIS ET MOYENS DE DÉFENSE.

A. — Généralités.

Le nombre d'ennemis directs des Cheiroptères paraît à première vue assez limité, ce qui est une conséquence du mode de vie nocturne de ces animaux. On peut considérer les Cheiroptères comme des Vertébrés en infériorité pendant la journée et n'ayant pu subsister que par une adaptation à l'obscurité. N'est-il pas étrange de constater que les seuls Mammifères réellement volants soient nocturnes? Ceci montre qu'à certains égards le vol des Chauves-souris est inférieur à celui des Oiseaux. Les deux groupes de Vertébrés adaptés au même mode de locomotion n'ont pu se maintenir que

grâce à des actogrammes complètement différents (fig. 62). Le mode de vie nocturne des Chauves-souris peut être considéré comme une adaptation secondaire par suite de la rivalité avec les Oiseaux. Il ne semble pas absurde d'admettre qu'au stade de l'évolution où certains Mammifères ont progressivement acquis l'aptitude au vol, ils n'ont pu se maintenir qu'en adoptant comme période d'activité les seules heures de l'actogramme des Oiseaux où

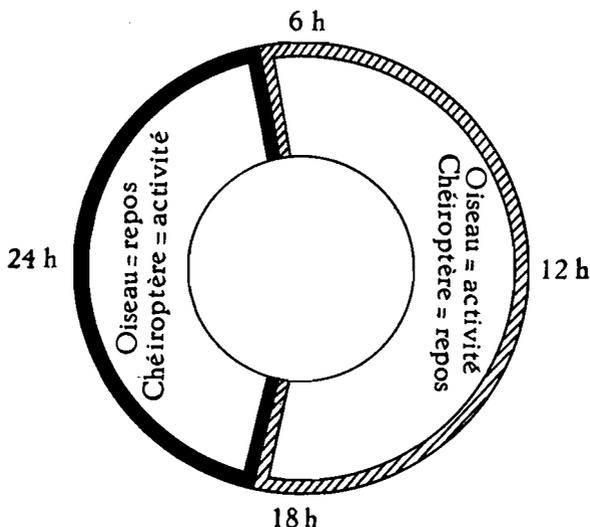


FIG. 62. — Actogramme comparé des Chéiroptères et des Oiseaux.

ceux-ci sont au repos. Ce raisonnement suppose évidemment que l'on considère l'Oiseau comme l'adversaire naturel du Mammifère volant. Les seuls Chéiroptères suffisamment puissants pour opposer une résistance efficace aux Oiseaux — les Roussettes — ont d'ailleurs un mode de vie semi-diurne. Le début de l'activité nocturne de la plupart des Chauves-souris est essentiellement déterminé par la fin de l'activité diurne de la plupart des Rapaces.

B. — Ennemis des Chéiroptères.

1. Biotiques. — Nous avons vu que les Rapaces diurnes capturent sans difficultés les Chauves-souris en cas d'activité occasionnelle de ceux-ci pendant la journée. Les Rapaces nocturnes doivent également être considérés comme des ennemis des Chéiroptères, mais dans une mesure beaucoup moins importante, les ossements de Chauve-souris n'étant trouvés que rarement dans leurs pelotes de réjection. L'orientation ultra-sonique permet à la Chauve-souris de résister efficacement.

Machaerhamphus anderssoni s'est spécialisé dans la poursuite des Chauves-souris : les observations de H. LANG et J. CHAPIN (1917) ont montré

que cet Oiseau est nettement cheiroptérophage. Les autres ennemis ne sont qu'occasionnels; nous avons vu que les Chauves-souris ne réagissent pas en face de la plupart des Vertébrés avec lesquels elles forment d'ailleurs fréquemment des groupements neutres. Exceptionnellement, des Rongeurs, des Carnivores ou des Reptiles pourraient dévorer des Chauves-souris dans leurs abris diurnes, mais nous n'avons jamais fait d'observation directe à ce sujet. Le rôle de l'Homme en tant qu'ennemi des Chauves-souris est considérable; nous l'examinerons ultérieurement.

Les Chauves-souris libres externes (*Nycteris hispida*, *Lavia frons*) paraissent à première vue beaucoup plus exposées que les espèces internes : les retraites de ces dernières, en particulier certains *Molossidae* lithophiles, sont absolument inaccessibles (*Tadarida ansorgei* et *Tadarida major*).

2. Abiotiques. — Ce sont principalement des facteurs qui agissent indirectement par modification du biotope. Les deux éléments essentiels sont constitués par les feux et les pluies; les feux détruisent de nombreuses cavités et réduisent progressivement les lambeaux forestiers; occasionnellement, des Chauves-souris sont brûlées; l'influence des feux de brousse est très variable selon l'espèce examinée. Les eaux envahissent parfois les abris et inondent ceux-ci. Certaines pluies prolongées du printemps limitent les chasses et peuvent compromettre l'équilibre alimentaire au moment des mises-bas.

C. — Moyens de défense des Cheiroptères.

1. Moyens de défense directs. — Plusieurs sens sont utilisés par les Chauves-souris pour résister à leurs ennemis : ouïe particulièrement fine, vue chez les espèces libres externes (*Epomophorus anurus* et *Lavia frons*), orientation ultra-sonique. La résistance de la Chauve-souris à l'enfumage et aux hautes températures constitue aussi un moyen de défense. L'aptitude plus ou moins variable à entrer en léthargie doit être notée. L'odeur dégagée par les Chauves-souris elles-mêmes, et surtout celle du guano, paraissent constituer un élément essentiel dans leur immunité relative envers beaucoup de Mammifères. Leur vol très spécialisé combiné avec une orientation ultra-sonique leur procure une forte supériorité pendant la nuit.

En cas de capture, les Chauves-souris se défendent en mordant violemment : leurs canines sont extrêmement acérées et percent d'ailleurs sans difficulté l'épiderme humain. En cas de conflit avec des petits Mammifères, cette défense doit vraisemblablement se montrer efficace.

2. Moyens de défense indirects. — Il s'agit ici essentiellement de l'adaptation à un biotope très déterminé dans lequel plusieurs éléments contribuent à la défense du Cheiroptère :

- un abri isolant de l'extérieur;
- inaccessibilité de cet abri;
- modifications micro-climatiques.

On constate de fait qu'il s'agit presque chaque fois d'une protection très efficace. Il est vraisemblable que l'absence d'un abri chez les Cheiroptères externes est compensée par d'autres facteurs directs de résistance, qui n'apparaissent cependant pas à première vue.

Nycteris grandis, Chauve-souris de grande taille et puissante, s'abrite dans des cavités bien protégées tandis qu'une espèce de la même famille, plus petite et moins vigoureuse, *Nycteris hispida*, semble plus exposée par suite de son mode de vie externe.

D. — Mort des Cheiroptères.

La rareté des ennemis directs des Cheiroptères du Parc National de la Garamba fait supposer que la mort de ces derniers n'est généralement pas due à des facteurs macro-biotiques. Dans l'équilibre naturel, le rôle joué par les Cheiroptères en tant que proie de Mammifères ou de Vertébrés est minime. La mort dépend bien plus de facteurs abiotiques ou micro-biotiques.

Il n'est pas exceptionnel de trouver des animaux morts suspendus encore par leurs membres postérieurs, les griffes restant accrochées au point d'appui; ce fait s'observe aussi fréquemment — en particulier chez *Lavia frons* — lorsque la Chauve-souris est tirée au fusil. La momification des cadavres ne semblerait pas rare, par suite des conditions micro-climatiques dans certains abris.

VII. — MANIFESTATIONS VOCALES.

A. — Généralités.

Les manifestations vocales présentent une variation considérable chez les Cheiroptères. Nous n'examinerons pas ici le problème des vibrations ultra-soniques émises pour l'orientation, mais exclusivement certains des sons perceptibles à l'oreille humaine.

B. — Chronologie.

De jour. — De nombreux Cheiroptères poussent régulièrement des cris dans leurs abris, pendant la journée; ces manifestations vocales sont indiscutablement spontanées et permettent d'ailleurs le repérage des colonies; les sons vont croissant lors de l'approche d'un intrus (*Pteropidae*, *Emballonuridae*, certains *Rhinolophidae*, *Molossidae*).

De nuit. — Les *Molossidae* seuls paraissent émettre des sons pendant le vol; les cris des *Tadarida midas* en chasse dans les espaces dégagés en face des installations de la Mission en II/gd étaient très caractéristiques.

Localisation anormale. — Les cris s'accroissent lorsqu'on pénètre dans les abris et deviennent violents au moment où on tente de s'emparer des Chauves-souris; il s'agit sans doute d'une réaction ayant son rôle dans la défense des Cheiroptères. Au moment précis où les Chauves-souris sont lâchées et prennent leur envol, les cris cessent brusquement.

C. — Classification.

Pteropidae : cris très caractéristiques « cristallins », émis à intervalles réguliers; ils pourraient parfois être confondus avec les coassements de certaines Grenouilles.

Emballonuridae : chez *Taphozous mauritanus*, cris rauques très caractéristiques émis à intervalles réguliers pendant la journée.

Nycteridae : presque silencieux; jamais de manifestation vocales spontanées; réactions très limitées en cas de capture.

Rhinolophidae : très bruyants dans leurs abris diurnes (*Hipposideros abae* et *Hipposideros caffer centralis*); d'autres espèces (*Hipposideros cyclops*) sont plus silencieuses. Petits cris peu perceptibles pendant le vol.

Molossidae : Chauves-souris extrêmement bruyantes de jour et de nuit.

Les espèces grégaires sont en général nettement moins silencieuses que les espèces à tendance solitaire. Notons encore les sons aigus et sifflants perceptibles pendant le vol des *Molossidae* et surtout des *Emballonuridae* et dus au passage rapide de l'air le long des membranes alaires. Le bruit est également intense dans les grandes colonies d'*Hipposideros*; le vol des *Nycteridae* dans les arbres creux est loin d'être silencieux.

CHAPITRE 7.

FACTEURS ANTHROPIQUES.

Les rapports écologiques entre l'Homme et les Chauves-souris pourraient sembler, à première vue, peu importants. Un examen approfondi du problème montre cependant l'existence de nombreuses interactions entre les populations humaines et les Cheiroptères. Le comportement de ces derniers est influencé, dans une mesure considérable, par l'activité de l'Homme et les Mammifères volants peuvent jouer un rôle non négligeable dans certains domaines.

I. — FACTEURS ANTHROPIQUES DIRECTS.

Rapports Homme-Cheiroptères en l'absence de toute modification du milieu.

A. — Réaction de l'Homme en face des Cheiroptères.

A. — Les Noirs manifestent habituellement une indifférence assez marquée envers les Chauves-souris. Ils les connaissent très mal et en tout cas beaucoup moins bien que d'autres groupes d'animaux. Ceci apparaît nette-

ment dans le nombre très réduit de noms vernaculaires qui leur sont attribués. Les indigènes de l'Uele ne différencient pas les diverses espèces et se contentent d'un seul terme pour désigner les Macrocheiroptères et *Lavia frons* (« Ndimia », en azande), d'une part, et les Microcheiroptères sauf *Lavia frons* (« Fulo », en azande), d'autre part ⁽¹⁾. Rappelons que presque chaque espèce de Batracien possède un nom vernaculaire chez les Azande, quoique les différences morphologiques qui séparent les Grenouilles paraissent moins importantes à première vue que les caractères distinctifs des Chauves-souris. Il convient d'attribuer sans doute la méconnaissance de ces dernières à la difficulté de leur capture et de leur observation.

Les Noirs ne confondent cependant jamais les Cheiroptères et les Oiseaux et, dans leurs légendes, séparent très nettement les deux groupes de Vertébrés (M. MICHA). Les espèces frugivores sont différenciées par rapport aux insectivores; mais le fait que, du moins chez les Azande, les *Lavia frons* soient « classées » parmi les Roussettes, fait supposer que les Noirs ne se basent pas sur le régime alimentaire, mais en réalité sur le mode de vie nocturne ou semi-diurne des espèces.

Les indigènes de l'Uele ne tentent guère de capturer les Cheiroptères. Nous pouvons exclure peut-être les *Pipistrellus nanus* qui vivent à proximité immédiate des Noirs et que les enfants saisissent à l'occasion pour s'en servir comme jouets (cfr. aussi H. LANG et J. CHAPIN, 1917). La raison essentielle qui détermine le primitif à la capture d'animaux consiste en leur valeur alimentaire. Certains auteurs ont signalé que les indigènes de l'Afrique se nourrissent volontiers de Chauves-souris; le fait paraît peu fréquent dans la région du Parc National de la Garamba. LANG et CHAPIN communiquent que certaines tribus du Congo Belge considèrent les Roussettes et les *Molossidae* comme des « plats de choix »; s'il est possible que certains vieillards se délectent encore à l'occasion d'une Chauve-souris, il paraît cependant clair que le régime alimentaire s'est modifié de 1917 à 1948 et 1952.

Une sorte de « tabou » semble d'ailleurs protéger certains groupes de Chauves-souris; c'est dans ce fait que réside sans doute le refus systématique de la plupart des Noirs à se nourrir de ces animaux; l'indigène qui vivait à

(1) Rappelons ici les noms vernaculaires des Cheiroptères dans les autres dialectes du Nord-Est du Congo Belge :

M é g a c h e i r o p t è r e s :

Dialectes :	
Logo avukaia	TRAGO.
Logo gambe	TATA.
Mondo	LIKITIRI.
Baka	IRI.
Mangbetu	NIKPOOPA.

M i c r o c h e i r o p t è r e s :

Dialectes :	
Logo avukaia	LIKIDZA.
Logo gambe	MOKAGIE.
Mondo	LIKITIRI.
Baka	IRI.
Mangbetu	NEBOBU.

Le terme utilisé en lingala pour désigner les Chauves-souris est BABU NA MAFAPA, ce qui signifie textuellement « souris à ailes ».

la base du massif rocheux de Nambiliki, près de Dungu, et où les Chauves-souris (*Hipposideros caffer centralis* et *Hipposideros nanus*) s'abritaient par milliers dans les cavernes, considérait ces animaux comme son bien propre et hésitait à nous autoriser à les capturer. La part de la superstition est indiscutable dans de nombreux comportements de l'indigène.

Deux des rares Chauves-souris qui risquent d'être détruites directement par les Noirs sont *Eptesicus minutus* et *Eptesicus garambae*; ces Cheiroptères s'abritent dans les branches mortes de petit diamètre souvent tombées sur le sol et ramassées pour les feux.

Les Noirs ne tentent guère non plus de se débarrasser des Cheiroptères qui s'installent parfois dans leurs huttes. Notons encore que les « raids » effectués occasionnellement par certains indigènes dans les colonies de Chauves-souris internes (lithophiles) sont sans grande importance et que celles-ci reviennent rapidement, car le milieu n'a généralement guère été modifié.

Le comportement de l'Européen est très différent. Ce dernier a transporté en Afrique sa crainte ancestrale des Chauves-souris; il n'hésitera jamais à tuer celles-ci, sans s'en expliquer autrement les raisons que par une sorte de haine « moyenâgeuse ».

B. — Réaction des Cheiroptères en face de l'Homme.

Voyons brièvement comment réagit une Chauve-souris, pendant le jour, lors de l'approche d'un être humain.

1. Espèces externes.

On note plusieurs stades successifs :

Une « immobilité » accrue grâce à laquelle l'animal profite du mimétisme et de l'obscurité du milieu dans lequel il vit; ce stade est particulièrement marqué chez *Nycteris hispida* et les petites Roussettes de savane (*Micropteropus pusillus* et *Myonycteris wroughtoni*). A un moment donné, la réaction d'immobilité prend fin et est remplacée par :

Une « réaction de fuite »; la distance de fuite, bien étudiée par H. HEDIGER (1951) chez de nombreux Mammifères, peut se mesurer également chez les Chauves-souris; généralement supérieure à 10 m chez *Lavia frons*, elle est nettement inférieure chez *Nycteris hispida*, *Micropteropus pusillus* et *Myonycteris wroughtoni*; elle paraît essentiellement variable chez *Epomophorus anurus* et il convient de la mesurer dans le sens vertical en de nombreux cas.

Les modalités de la fuite dépendent des caractéristiques éthologiques des Cheiroptères externes :

Libres. — La Chauve-souris se dérobe à l'approche de l'Homme par un vol, parfois très court, à proximité du point de départ et

suivi rapidement d'une nouvelle suspension à une branche (*Nycteris hispida*), parfois à plus grande distance. Ces Cheiroptères réintègrent rapidement leur point d'origine dès le départ de l'Homme.

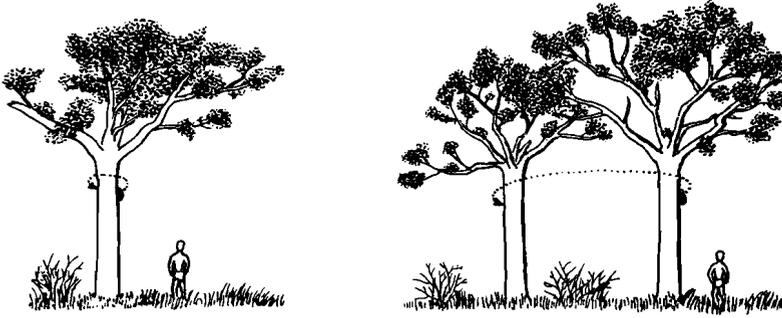


FIG. 63. — Réactions de fuite caractéristiques de *Taphozous mauritanus* GEOFFROY.

De contact. — La Chauve-souris tente de se dérober à la vue et de s'écarter en grimpant contre la paroi et ne prend son vol qu'au tout dernier moment. Les trois stades successifs paraissent donc ici : « immobilisme », « fuite en grimpant », « fuite en volant ». Nous avons examiné chez *Taphozous mauritanus* la manoeuvre typique d'évitement (fig. 63) qui consiste chez cette espèce à se cacher derrière un tronc, puis à voler vers un autre arbre, tout en restant toujours du côté opposé à l'observateur; cette forme typique de fuite est parfois observée chez des oiseaux assez proches des *Taphozous* au point de vue écologique, les *Picidae*.

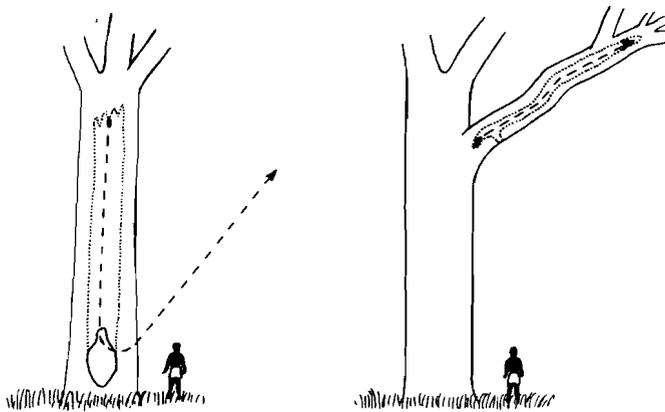


FIG. 64. — Représentation schématique des réactions de fuite des Cheiroptères internes.

A gauche : centrifuge. — A droite : centripète.

2. Espèces internes.

Deux cas très différents (fig. 64) sont à envisager ici :

- la réaction centrifuge.
- la réaction centripète;

Réaction centrifuge. — La Chauve-souris quitte son biotope interne et fuit vers l'extérieur. Ce comportement se manifeste parfois de façon très précoce, même sans tentative de pénétration de l'Homme à l'intérieur de l'abri (*Rhinolophus alcyone* et parfois *Nycteris nana*). Cette réaction de fuite fait presque entièrement défaut chez les espèces de contact (*Molossidae*). Elle n'est pas fréquente chez les Cheiroptères libres. La sécurité paraît en effet la condition écologique essentielle pour les espèces internes, qui ne se risquent guère à l'extérieur pendant la journée, ne fût-ce que pour éviter les Rapaces diurnes qu'elles n'ont sans doute pas appris à éviter, comme les Cheiroptères externes.

La mise à feu de l'abri est parfois insuffisante pour déclencher la fuite vers l'extérieur; on sait que certaines Chauves-souris se laissent enfumer sur place plutôt que de quitter leur abri (*Nycteris luteola* et parfois *Hipposideros caffer centralis* et *Hipposideros abae*) tandis que d'autres ne prennent la fuite qu'au tout dernier moment pour éviter l'enfumage complet (espèces phytophiles : *Nycteris arge*, *Nycteris grandis*, *Nycteris nana* dans certains cas, *Hipposideros cyclops*). Quand il s'agit d'individus grégaires, le départ s'effectue en une fois ou par à-coups.

Réaction centripète. — Les Cheiroptères grégaires ou semi-grégaires s'enfoncent de plus en plus profondément à l'intérieur de leur abri, jusqu'aux extrémités des fissures et des culs-de-sac terminaux, où ils se serrent très intimement. La réaction centripète est habituelle chez toutes les espèces de contact (*Molossidae* et la plupart des *Vespertilionidae*) et chez certaines espèces libres (*Rhinolophidae*, qui se transforment alors temporairement en Cheiroptères de contact).

Réaction intermédiaire. — La Chauve-souris s'enfonce d'abord à l'intérieur de son abri, mais s'envole au dernier moment, soit quand l'Homme s'est introduit dans la cavité, soit pour éviter un enfumage prolongé.

Les réactions des Cheiroptères en face de l'approche de l'Homme peuvent donc se résumer dans les tableaux suivants :

Externes.

Libres (immobilité suivie de fuite en volant) :

Epomophorus anurus, *Micropteropus pusillus*, *Myonycteris wroughtoni*,
Nycteris hispida, *Lavia frons*, *Hipposideros beatus maximus*.

De contact (immobilité suivie de fuite en grim pant et de fuite en volant) :

Taphozous mauritianus.

Internes.

Le tableau (fig. 65) nous montre les éléments suivants :

1. Dominance des espèces à réaction de fuite centripète.
2. Rares espèces à réaction de fuite complètement centrifuge.
3. Manque complet d'homogénéité parmi les familles systématiques.

Espèce	Centripète	Centrifuge
INTERNES LIBRES		
<i>Nycteris arge</i>		
<i>Nycteris nana</i>		
<i>Nycteris grandis</i>		
<i>Nycteris luteola</i>		
<i>Rhinolophus abac</i>		
<i>Rhinolophus landeri</i>		
<i>Rhinolophus alcyone</i>		
<i>Hipposideros cyclops</i>		
<i>Hipposideros abae</i>		
<i>Hipposideros caffer</i>		
<i>Hipposideros nanus</i>		
INTERNES DE CONTACT		
<i>Taphozous sudani</i>		
<i>Tadarida ansorgei</i>		
<i>Tadarida pumila</i>		
<i>Tadarida major</i>		
<i>Tadarida condylura</i>		
<i>Tadarida faradjius</i>		
<i>Tadarida midas</i>		
<i>Tadarida trevori</i>		
<i>Otomops martiensseni</i>		
<i>Eptesicus minutus</i>		
<i>Eptesicus garambae</i>		
<i>Nycticeus schlieffeni</i>		

FIG. 65. — Tableau comparatif de la réaction de fuite des Cheiroptères internes du Parc National de la Garamba.

C. — Action directe des feux de brousse.

L'influence directe des feux de brousse sur les Chauves-souris est assez négligeable par rapport à leur rôle indirect sur le milieu. Ces animaux peuvent être occasionnellement brûlés à l'intérieur des cavités (*Eptesicus minutus*).

L'effet des feux courants est indiscutablement favorable en ce qui concerne l'activité nocturne de ces Mammifères dont les chasses sont facilitées; les Chauves-souris survolent les flammes pour se saisir des Insectes mis en fuite; elles sont alors accompagnées par les Engoulevents (*Caprimulgus* sp.,

Macrodipteryx longipennis); rappelons que, pendant la journée, ce sont principalement les Milans (*Milvus migrans*) et les Guêpiers (*Mellitophagus*, *Mellitotheres nubicus*, etc.) qui chassent au-dessus des feux de brousse. Les Chauves-souris « forestières » profitent sans doute aussi des feux par suite de l'abondance des Invertébrés qui s'abritent dans les galeries.



Photo J. VERSCHUREN

FIG. 66. — II/gd/4. Aspect caractéristique d'un feu de brousse au Parc National de la Garamba.
Grand *Vitex Doniana*, abri diurne de nombreux *Tadarida*.

II. — FACTEURS ANTHROPIQUES INDIRECTS.

L'influence humaine se manifeste d'une façon beaucoup plus importante par l'action sur le milieu et par les modifications de ce dernier.

A. — Action indirecte des feux de brousse.

Les feux de brousse ont presque toujours une origine humaine et les incendies de savane causés par des phénomènes naturels (foudre, combustion spontanée) paraissent l'exception, du moins dans la région du Parc National de la Garamba.

En réduisant progressivement l'importance des galeries et en contribuant au maintien d'une végétation de savane, les feux de brousse s'opposent à la multiplication des Cheiroptères « de forêt » et favorisent les espèces « de

savane». Les feux agissent donc principalement sur le macro-biotope des Cheiroptères; les abris sont également menacés individuellement et les espèces phytophiles pâtissent plus que les lithophiles.

L'action indirecte s'établit donc de la façon suivante :

ACTION DEFAVORABLE.

Par dégradation des galeries en réduisant le couvert :

Cheiroptères libres externes :

Nycteris hispida.

Lavia frons (du moins localement; dans d'autres régions, cette espèce s'est adaptée à la végétation de savane).

Hipposideros beatus maximus.

Par dégradation des galeries, en modifiant le régime alimentaire :

Epomops franqueti.

Epomophorus anurus.

Microcheiroptères (cfr alimentation).

Par destruction des grands arbres creux de galerie :

Nycteris arge.

Nycteris nana.

Nycteris grandis.

Rhinolophus alcyone.

Hipposideros cyclops.

ACTION FAVORABLE.

Par modification du macro-milieu (galeries transformées en savane) :

Myonycteris wroughtoni.

Micropteropus pusillus.

Taphozous sudani.

Nycteris thebaica.

Rhinolophus abae.

Par l'établissement de vastes étendues dégagées :

Tous les *Molossidae* sauf peut-être *Tadarida pumila* (localement).

Par la formation de cavités dans certaines essences de savane et la destruction du guano accumulé :

Molossidae.

Au point de vue zoogéographique, les feux de brousse favorisent donc, au Parc National de la Garamba, les espèces septentrionales et orientales, au détriment des espèces de la zone équatoriale. Beaucoup de Chauves-souris de la réserve naturelle ne paraissent plus que des relictés, parvenant à subsister seulement grâce au maintien de quelques grandes galeries en voie de dégradation progressive (*Epomops franqueti*, *Hipposideros cyclops*). L'apparition d'une espèce Nord-orientale (*Taphozous nudiventris*) n'a pu sans doute se faire qu'à la faveur des modifications apportées par les feux de brousse.

B. — Constructions indigènes et européennes.

Les installations humaines constituent un milieu très spécial auquel se sont adaptées de nombreuses espèces de Cheiroptères. Une maison peut être considérée comme représentant à la fois trois abris diurnes existant dans la nature (fig. 67) :

- Un rocher à pic (*Taphozous mauritanus*).
- Une cavité large et obscure (*Hipposideros caffer centralis*).
- Une cavité étroite et fissurée (*Tadarida condylura*).

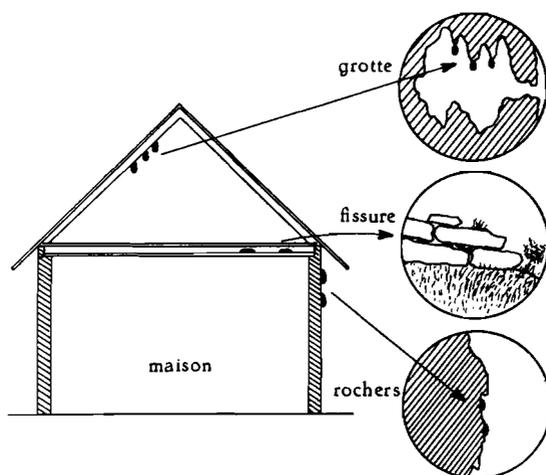


FIG. 67. — Signification écologique d'une habitation humaine pour les Cheiroptères, en tant qu'abri diurne.

Les constructions indigènes et les maisons européennes présentent des caractéristiques différentes.

La similitude du milieu anthropique avec l'abri primitif paraît l'élément essentiel et semble contrebalancer la perte de sécurité due à un contact étroit avec l'Homme. La distance de fuite des synoekes est extrêmement réduite, mais non annulée; les maisons abandonnées par l'Homme ont d'ailleurs la préférence des Cheiroptères. Le cas de *Pipistrellus culex* (?) installé derrière une carte murale, à quelques centimètres d'un Européen, dans un bureau en pleine activité, est exceptionnel.

Nous verrons plus loin que beaucoup d'espèces sont d'ailleurs observées à la fois dans le milieu humain et le biotope primitif naturel (*Taphozous mauritanus*, *Hipposideros caffer centralis* et *Tadarida condylura*).

Tous les groupes écologiques, sauf évidemment les externes libres, renferment des espèces technophiles.

Externes de contact (contre les parois) :

Taphozous mauritanus.

Taphozous nudiventris.

Eptesicus rendalli.

Internes libres (suspendus librement aux voûtes ou aspérités diverses) :

Hipposideros caffer centralis.

Internes de contact (contre les parois internes) :

Tadarida condylura.

C. — Souterrains artificiels.

Ce milieu anthropique est beaucoup plus important dans les régions tempérées et densément habitées par l'Homme qu'en Afrique. En Europe, les cavités souterraines, mines, carrières constituent un biotope tout à fait typique. Elles sont beaucoup plus localisées au Congo Belge. Dans la région du Parc National de la Garamba, on note seulement les caves de certaines habitations européennes à Dungu (*Hipposideros caffer centralis*), tandis que les mines font défaut. Notons à ce sujet que des Cheiroptères ont été découverts dans des mines abandonnées de cassitérite, près de Gabiro, à proximité du Parc National de la Kagera (1948).

D. — Modification de la végétation par défrichement.

Dans les régions équatoriales, la mise en culture suppose habituellement la destruction préalable de la végétation primitive, en particulier la forêt primaire; le milieu est donc radicalement modifié et de nombreux Cheiroptères ne peuvent se maintenir. Les grands arbres creux de forêt ne sont cependant pas nécessairement tous abattus lors des défrichements : les indigènes en laissent souvent subsister quelques-uns dans leurs plantations, de taille considérable et parfois creux (Fataki, décembre 1951, *Nycteris nana*, dans une cavité d'une essence indéterminée, en terrain récemment défriché). Le maintien des Cheiroptères dans ces abris met en évidence l'influence prépondérante du micro-milieu par rapport au macro-biotope.

La modification des conditions naturelles est plus radicale encore lors des défrichements pour l'établissement des cultures européennes.

Plus encore que par la destruction des abris, les défrichements seraient néfastes par les modifications apportées à la faune entomologique et donc aux possibilités alimentaires de certains Cheiroptères.

Dans deux cas cependant, l'apparition d'une végétation secondaire et des cultures paraît favorable aux Chauves-souris.

Bananeraies : *Pipistrellus nanus* trouvé presque exclusivement dans les bourgeons terminaux des Bananiers (*Musa*, sp.). Cette Chauve-souris suit donc les défrichements et les villages indigènes.

Manguiers : certains *Pteropidae* se nourrissent exclusivement, en certaines saisons, des fruits de Manguiers, dans les villages et surtout les postes européens.

E. — **Facteurs subsidiaires.**

La transformation des zones naturelles en terrains d'exploitation s'accompagne secondairement d'autres modifications, qui déterminent des changements dans les conditions écologiques des milieux et influencent donc les Cheiroptères :

Assèchement des marais.

Utilisation d'insecticides de synthèse et autres (D.D.T., pyrèthre, etc.).

III. — **PASSAGE DU MILIEU PRIMITIF NATUREL
A L'ABRI SECONDAIRE ANTHROPIQUE.**

Nous avons vu que plusieurs Cheiroptères se sont adaptés au milieu anthropique. L'existence dans l'abri humain secondaire correspond parfois à l'abandon du milieu naturel primaire, l'évolution pouvant sembler irréversible. Dans d'autres conditions, l'animal fréquente indifféremment les zones marquées de l'empreinte de l'Homme et les régions intactes.

Les éléments communiqués ci-après sont valables exclusivement pour la région explorée.

A. — **Abandon complet du milieu primaire naturel.**

Eptesicus rendalli : toitures.

Pipistrellus nanus : bourgeons de Bananiers.

Ce dernier cas est moins net par suite de l'existence de Bananiers sauvages, en particulier dans les massifs granitiques (Tungu, flots rocheux de la région d'Aba, etc.); *Pipistrellus nanus* n'y a cependant jamais été trouvé. Le milieu primitif de l'espèce reste donc douteux.

B. — **Abandon facultatif du milieu primaire naturel.**

Epomophorus anurus : galeries forestières ou plantations d'arbres fruitiers.

Taphozous mauritanus : troncs d'arbres ou murs externes des habitations.

Hipposideros caffer centralis : cavités souterraines naturelles et caves ou pièces obscures des habitations.

Tadarida condylura : arbres creux de savane ou combles d'habitations.

C. — Éléments insuffisants.

Taphozous nudiventris.

Cette évolution écologique pose des problèmes intéressants, en particulier celui de la détermination de l'abri de certaines espèces avant l'apparition de l'Homme. Des problèmes similaires doivent être envisagés d'ailleurs au sujet d'autres Vertébrés et, en particulier, certains Oiseaux, comme les Hironnelles et les Martinets.

L'évolution écologique pourrait s'être effectuée de la façon suivante chez certaines espèces : une espèce se maintient difficilement dans un abri naturel très spécialisé et fort localisé, où elle entre systématiquement en compétition avec une autre. L'apparition du milieu anthropique crée des possibilités nouvelles pour cette espèce, qui y trouve des conditions écologiques peu différentes, auxquelles elle s'adapte rapidement. La modification du comportement de *Tadarida condylura* illustre cette hypothèse; elle est sans doute assez récente, car l'apparition de l'abri anthropique de cette Chauve-souris a suivi la pénétration des régions équatoriales par les Européens. L'espèce se maintient d'ailleurs encore dans son milieu primitif dans certaines zones reculées (régions inhabitées par l'Homme, Parc National de la Garamba).

Dans le cas de certaines autres espèces trouvées indistinctement dans les deux milieux, on doit admettre qu'elles ne manifestent pas de préférence très marquée et que leur plasticité d'adaptation écologique est considérable, par suite des différences écologiques considérables entre les deux types d'abris. Cette possibilité d'adaptation à des milieux différents n'est pas égale chez des espèces très proches au point de vue systématique; le cas d'*Hipposideros caffer centralis* et d'*Hipposideros abae* confirme nettement cette opinion : ces deux *Rhinolophidae* vivent en grandes colonies mixtes, intimement mélangées, dans les cavités naturelles du Parc National de la Garamba, tandis qu'*Hipposideros abae* fait complètement défaut dans les souterrains et cavités artificielles où *Hipposideros caffer centralis* est abondant.

IV. — FACTEURS ANTHROPIQUES ANORMAUX.

Les réactions des Cheiroptères de la région du Parc National de la Garamba en face de certains facteurs anthropiques anormaux dans une réserve naturelle seront examinées brièvement ici.

A. — Lumière et feux.

La plupart des auteurs communiquent que les Chauves-souris paraissent attirées par les lumières et feux des villages et chasseraient également de préférence à proximité de l'éclairage puissant des habitations européennes. Un phototropisme nocturne de ces Mammifères n'a cependant jamais été