Le comportement de *Molossus molossus* (Pallas, 1766), une Chauve-souris néotropicale

Yann GAGER

International Max Planck Research School for Organismal Biology
University of Konstanz, D-78464 Konstanz
yann.gager@gmail.com

Résumé. – Avec plus de 1 331 espèces décrites, l'ordre des Chauves-souris présente une large palette de comportements. Le suivi par marquage individuel, notamment par transpondage, permet l'acquisition de nouvelles connaissances. Cette étude porte sur le comportement de *Molossus molossus*, une Chauve-souris néotropicale, mis en lumière par un suivi de marquage-recapture et des lecteurs automatiques de transpondeurs couplés à des balances. Les groupes sociaux forment typiquement des harems, avec un mâle et une dizaine de femelles. La progéniture est aussi présente au sein de ces groupes durant la période de reproduction. Sur la base d'un suivi de 4,7 ans, nous avons mis en évidence une appartenance au groupe plus longue chez les femelles (médiane de 280 jours) que chez les mâles (médiane de 228 jours). La présence des femelles dans le groupe correspondrait à une bonne estimation de leur durée de vie tandis que la présence des mâles correspondrait à la durée du contrôle du harem. Les analyses de données de lecteurs automatiques mettent en évidence une activité de chasse bimodale calqué sur le pic des insectes, avec une période de chasse principale après le coucher du soleil et une période de chasse optionnelle avant le lever du soleil. L'activité de chasse des mâles, réduite le soir et occasionnellement compensée le matin, apparaît comme une stratégie de défense du harem pour sécuriser les accouplements et le succès reproducteur au sein du harem.

Mots-clés. – Chiroptera, harem, organisation sociale.

Summary. – Behavior of *Molossus molossus* (Pallas, 1766), a neotropical bat. With more than 1 331 species described, the order of bats shows a wide range of behaviors. Surveys based on individual marking, including transponding, are a crucial way to obtain new knowledge. This study focuses on the behavior of *Molossus molossus*, a neotropical bat, evidenced by mark-recapture surveys and transponder readers combined with scales. Social groups typically form harems, with a male and around 10 females. Offspring is also present in these groups during the reproduction period. Based on a 4.7-year survey, we showed that females are found longer in the groups (median of 280 days) compared to males (median of 228 days). The presence of females in the group would correspond to a reliable estimate of their lifespan whereas the presence of males would correspond to the harem tenure. Analyses based on automated readers characterize a bimodal foraging activity following the peak of insect activity, with a main foraging bout after sunset and an optional foraging bout before sunrise. Foraging activity of males, reduced in the evening and occasionally compensated in the morning, appears as a defense-strategy of the harem to secure matings and the reproductive success in the harem.

Introduction

Avec plus de 1331 espèces décrites [Anonyme, 2015], l'ordre des Chiroptères constitue un modèle de choix pour l'écologie comportementale. Les Chauves-souris présentent une large palette de comportements, notamment du point de vue de la sociabilité, du mode de vie solitaire aux agrégations saisonnières en passant par des sociétés stables. Ces variations de la socialité sont associées à de nombreux gradients morphologiques, physiologiques et comportementaux en fonction des habitats.

Cependant, l'étude comportementale des Chauves-souris pose de nombreux challenges du fait de leur activité nocturne, de leur petite taille et de leurs gîtes, souvent difficiles d'accès. Le marquage des Chauves-souris par bague métallique ou transpondeur (micro-capsule électromagnétique à code-barres unique) pour la reconnaissance individuelle est une méthode clé des études comportementales. De nombreux projets de recherche fondamentale et de conservation à travers le monde sont maintenant basés sur le transpondage des Chauves-souris [Gager, 2013].

Molossus molossus (Pallas, 1766) est une espèce néotropicale qui fait l'objet depuis 2008, d'un suivi par transpondage dans le village de Gamboa (Panama, province de Colón) . L'espèce forme des groupes sociaux stables qui gîtent et chassent ensemble. Une étude de télémétrie a montré que les membres de groupes sociaux chassent à proximité les uns des autres [Dechmann *et al.*, 2010]. Les gîtes, localisées dans des maisons, sont facilement accessibles à la capture. De plus, les groupes sociaux peuvent être régulièrement capturés (une fois par semestre environ) sans provoquer la désertion des gîtes. Enfin, les individus accèdent au gîte en rampant (et pas en vol direct), ce qui permet l'installation d'un lecteur de transpondeurs couplé à une balance lorsque la configuration des gîtes le permet.

Notre étude repose sur l'utilisation de transpondeurs afin d'améliorer les connaissances sur le comportement de *M. molossus*. Un programme de capture-recapture de groupes constitués d'animaux transpondés a permis de caractériser le système social de cette espèce. Nous avons utilisé un lecteur de transpondeurs combiné à une balance automatique pour mettre à jour la durée de chasse et le gain de masse associé pour mieux comprendre le

comportement alimentaire de cette espèce. Nos résultats sont une illustration de l'utilisation de la technologie dans un but de recherche fondamentale.

Matériel et méthodes

Site d'étude

Le site d'étude est situé dans le village de Gamboa, en bordure du canal de Panama (09° 07' N, 79° 41' W). De nombreux gîtes de *Molossus* spp. se trouvent dans les maisons, au niveau d'interstices.

Captures et transpondage

Entre 2008 et 2014, différents groupes sociaux de *Molossus* spp. ont été capturés à différentes reprises à l'aide de filets japonais à Chauves-souris disposés autour des gîtes. Ce dispositif de capture permet de capturer la quasi-totalité des individus sortants en barrant les différentes parties du rez-de-chaussée. Sur la base d'analyses génétiques, des groupes sociaux de *M. coibensis* Allen, 1904 mais surtout *M. molossus* ont été identifiés [Gager *et al.*, 2016]. Pour chaque individu capturé, le sexe et l'âge, sur la base de la fusion des épiphyses, [Kunz & Edythe, 1982], ont été relevés. Tous les individus capturés ont également été équipés de transpondeurs sous-cutanés (Trovanunique™ ID-100, Euro ID, Weilerswist, Allemagne) pour permettre la reconnaissance des individus lors des recaptures.

Collecte automatique des données

Une sélection de gîtes propices a été équipée par des systèmes automatiques combinant lecteur de transpondeurs et balance. Ces systèmes, dénommés BaTLis™, ont été développés par l'atelier technique de l'Université de Constance (Allemagne). Ils consistent en une boîte de détection des données (intégrant un lecteur de transpondeurs et une balance) et une boîte d'enregistrement des données. Les systèmes ont été ajustés aux gîtes à l'aide de constructions spécifiques en bois. L'alimentation électrique des lecteurs était assurée de manière continue par un branchement sur batterie individuelle ou sur secteur. La collecte des données est déclenchée lorsqu'un animal passe dans le « tunnel » de la boîte de détection des données *(Figure 1)*. Le lecteur de transpondeur, enroulé autour de ce « tunnel » permet de détecter les individus transpondés qui rentrent ou qui sortent. En complément, ce « tunnel » consiste en une balance qui permet de mesurer la masse des animaux. Ce système permet ainsi d'obtenir des données de masse pour les individus transpondés en fonction du temps pour étudier l'activité et l'efficacité de chasse.

Figure 1. – Individu de *Molossus molossus* passant au travers de la boîte de détection des données (capture d'écran d'une vidéo prise en infra-rouge).

Comportement d'alimentation

Dans le cadre d'une expérience menée en novembre et décembre 2013, nous avons analysé des données en utilisant le logiciel Batcontrol™ *(Figure 2)*, développé par l'atelier technique de l'Université de Constance. Nous avons extrait la durée de la session de chasse (min) et la masse corporelle au début et à la fin de la session de chasse (g). Nous avons obtenu une taille d'échantillon de 314 sessions de chasse (41 femelles et 11 mâles, 6,0 ± 3,8 sessions par individu), incluant 123 sessions associées avec des données de masse corporelle (39,2 %). La durée de la session de chasse a été identifiée sur la détection de transpondeurs en combinaison avec des données de masse. Nous avons choisi de sélectionner seulement des données de qualité (moyenne de deux données associée à une déviation standard inférieure à 0,1 g) pour exclure de possibles erreurs dues à la faible variation de gain de masse (entre 0 et 2,5 g environ).

Résultats

Cycle de vie

Nous avons collecté des données durant 81 événements de capture de 14 groupes sociaux et un total de 490 individus (adultes et juvéniles). Nous avons recapturé seulement une fraction des Chauves-souris que nous avons marqués comme adultes (121 femelles et 31 mâles) et aucun d'entre eux n'a été observé dans des gîtes différents du gîte de capture sur la durée de la période d'étude (maximum de 4,3 ans). Nous avons capturé des femelles gravides entre mars et août et nous avons observé un pic de gestation en avril.

Variation de la taille de groupe

La taille des groupes sociaux, comprenant adultes et juvéniles, oscille entre 1 et 32 individus, avec une médiane de 8 individus et une moyenne de 9,6 ± 6,7 individus. À trois reprises, nous avons capturé des individus solitaires. Nous pensons que durant ces captures, d'autres individus étaient présents dans le gîte.

La taille du groupe d'adultes varie entre 1 et 25 individus, avec une médiane de 7 et une moyenne de 8,1 ± 5,1 individus. Pour les adultes, le ratio entre les sexes penche en faveur des femelles, avec une médiane de 78 % et une moyenne de 71 ± 26 %. Les groupes sociaux abritent entre un et deux mâles dans 75 % des

événements de captures. La taille de groupe augmente en juillet et août, en relation avec la saison de reproduction.

Estimations de la durée de vie

Nous avons suivi 14 groupes sociaux de *M. molossus* entre 0,5 et 4,7 ans. Nous avons recapturé 30,2 % des 280 femelles marquées comme adultes (n = 124, 1 à 7 recaptures par individu). La durée de vie des femelles à partir de la date de marquage est comprise entre 5 et 1 709 jours (4,7 ans) avec une médiane de 280 jours. Les estimations corrigées pour le pic de naissance le plus proche dans le temps étendent la durée de vie entre 132 et 2 044 jours (0,4 – 5,6 ans) pour une médiane de 646 jours (1,8 ans). Nous avons recapturé 22,5 % des 107 mâles marqués comme adultes (n = 31, 1 à 4 ecaptures par individu). La durée entre le marquage et la dernière recapture des mâles est comprise entre 6 et 1 076 jours (2,9 ans) avec une médiane de 228 jours (0,6 an).

Collecte automatique des données

Une fois les individus transpondés et le gîte équipé d'un système automatique, les données d'activité des individus sont collectées de manière automatique pendant plusieurs mois, voire plusieurs années *(Figure 3).*

Comportement d'alimentation

Les Chauves-souris montrent une activité de chasse bimodale, avec une première session de chasse après le coucher du soleil et une seconde avant le lever du soleil. La majorité des Chauves-souris émergent seulement durant la session de chasse après le coucher du soleil. L'émergence des Chauves-souris se déroule entre 15 ± 10 min après le coucher du soleil, pour une durée de chasse de 71 ± 32 min. Les femelles sortent plus tard que les mâles, mais chassent plus longtemps, avec un gain de masse associé plus important.

Avant le lever du soleil, les Chauves-souris chassent pendant moins de temps et pour un gain de masse plus faible. Ainsi, les Chauves-souris sortent entre 60 ± 21 min avant le lever du soleil pour une durée de chasse de 36 ± 16 min. Les mâles chassent plus longtemps que les femelles.

Discussion

Nos données suggèrent que même si des agrégations de Chauves-souris peuvent comprendre jusqu'à plusieurs millions d'individus, l'espèce *Molossus molossus* forme des groupes de petite taille (taille moyenne de 8,1 ± 5,1 adultes). Ces groupes sont composés d'un noyau stable de femelles adultes et d'un mâle adulte dans la majorité des groupes. Les données de BaTLis™ montrent que les juvéniles des deux sexes dispersent à partir de leur groupe de naissance. Une fois installées dans un nouveau groupe, les femelles adultes restent plus longtemps que les mâles adultes (médiane de 0,8 *vs* 0,6 ans, maximum de 4,7 *vs* 2,9 ans). Ainsi, le noyau de femelles adultes constitue une composante principale et stable de l'organisation sociale de *M. molossus*. Les noyaux stables de femelles favorisent l'évolution d'une stratégie

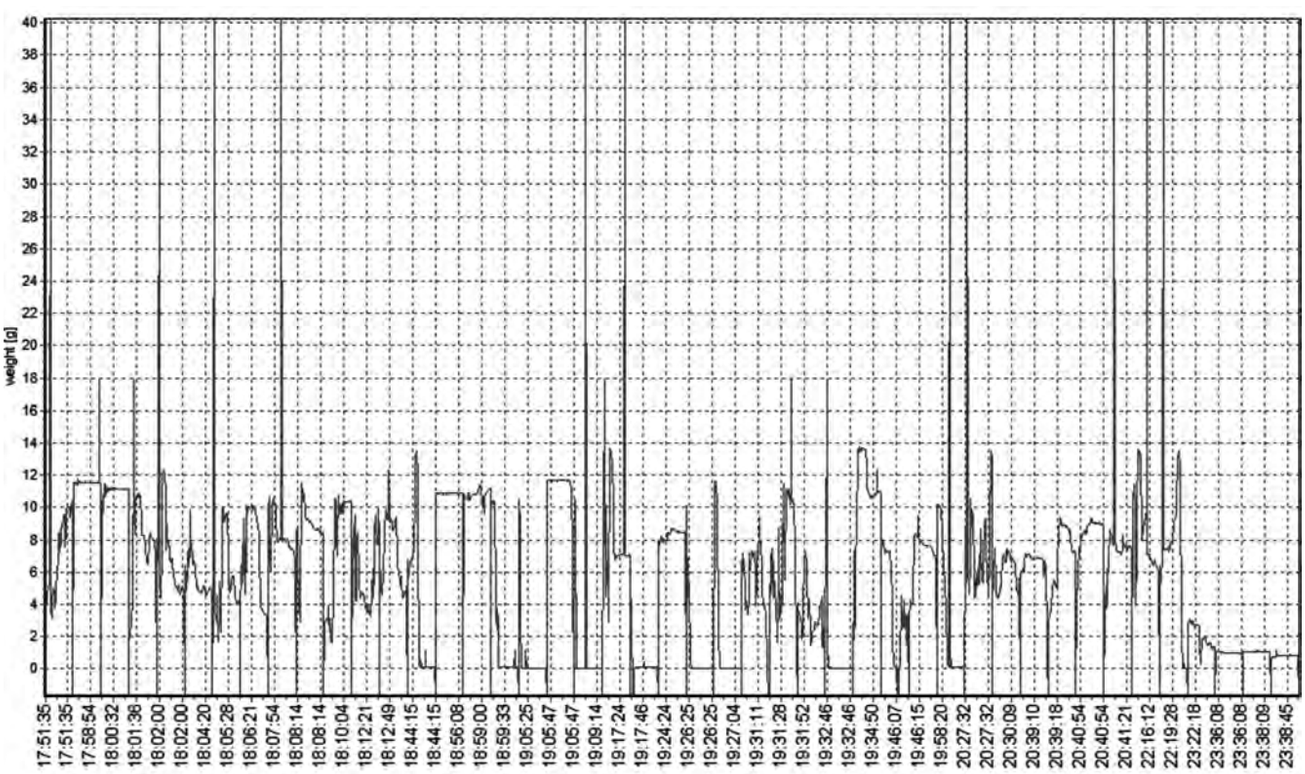

Figure 2. – Exemple de données de masse visualisées avec le logiciel Batcontrol™.

de défense de plusieurs femelles par les mâles [Bradbury & Vehrencamp, 1977 ; Emlen & Oring, 1977]. Quand les femelles vivent dans des groupes sociaux, un seul mâle est souvent responsable de la majorité ou de la totalité des accouplements, comme démontré par exemple chez les Primates, les Antilopes ou les Chauves-souris [Hrdy, 1980 ; McCracken & Bradbury, 1981 ; Ortega *et al.*, 2003 ; Wirtz, 2010]. Nos données suggèrent que la durée maximale du contrôle du harem par un mâle (2,9 ans) dépasse la maturité sexuelle des filles engendrées, conduisant la dispersion des femelles juvéniles pour éviter la reproduction avec leur père [Clutton-Brock, 1989]. Ce phénomène est observé chez d'autres espèces de Mammifères [Greenwood, 1980] mais ne semble pas rare chez les Chauves-souris tropicales vivant dans des groupes stables [McCracken, 1984 ; Nagy *et al.*, 2013]. La dispersion des mâles juvéniles peut résulter d'une éviction par le mâle du harem (potentiellement leur père) et/ou une tentative de trouver des possibilités d'accouplement [Moore & Ali, 1984 ; Moore, 1984]. Nous sommes incapables d'estimer la durée de vie des mâles de *M. molossus* car nous ne connaissons pas le temps entre leur dispersion et leur prise de contrôle des harems ainsi que le sort des mâles remplacés. Nous supposons que les mâles restent solitaires ou rejoignent un « bachelor group » (groupe de célibataires) avant et après le contrôle du harem, comme déjà observé chez d'autres Chauves-souris tropicales [Dechmann *et al.*, 2005 ; McCracken & Bradbury, 1981]. Un challenge pour les futures études sera de suivre des mâles à travers leur cycle de vie pour obtenir des estimations réalistes de durée de vie. De manière similaire à d'autres Mammifères polygames, nous nous attendons à trouver une longévité réduite des mâles résultant d'une compétition intraspécifique très importante entre les mâles [Clutton-Brock & Isvaran, 2007].

Les données de lecteurs automatiques montrent l'existence de deux sessions de chasse, une première après le coucher du soleil et une seconde avant le lever du soleil. D'autres études sur *M. molossus* font déjà état de ces deux sessions de chasse [Chase *et al.*, 1991 ; Dechmann *et al.*, 2010 ; Esbérard & Bergallo, 2010 ; Holland *et al.*, 2011]. Cette activité de chasse bimodale est typique des Chauves-souris insectivores qui exploitent les nuages d'insectes du plancton aérien, culminant après

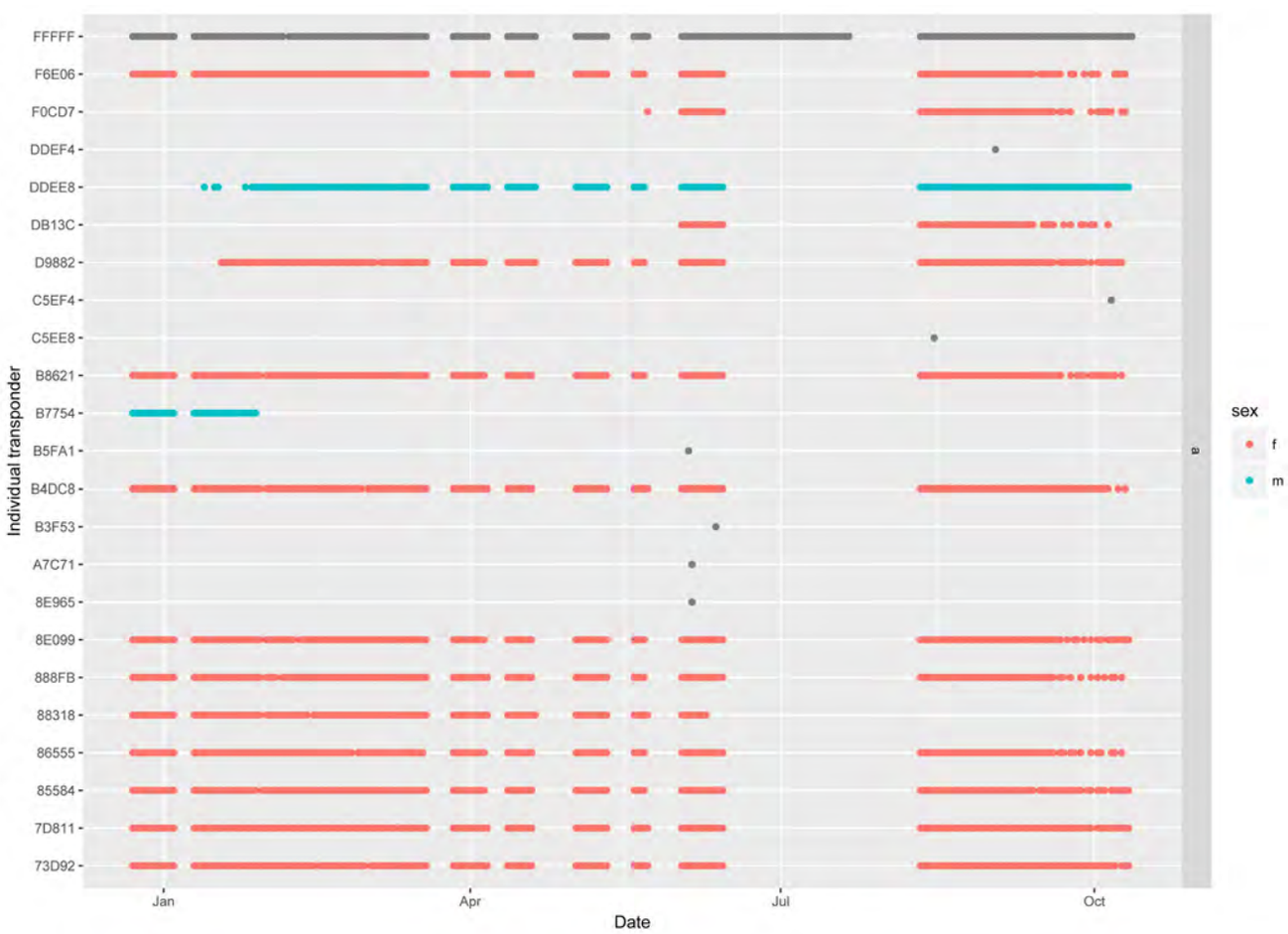

Figure 3. – Données de présence de *Molossus molossus* transpondés pour un gîte de Gamboa, Panama (décembre 2013 – octobre 2014). Les points rouges et bleus correspondent respectivement à des femelles et des mâles transpondés. Les coupures dans les données correspondent à des coupures de courant ou résultent de bugs des systèmes automatiques.

le coucher du soleil et avant le lever du soleil [Jones & Rydell, 2003]. Cependant, cette activité de chasse était clairement biaisée, avec une majorité d'individus chassant seulement le soir. Sur la base d'une précédente étude de radio-tracking, la recherche de nourriture entre membres des mêmes groupes sociaux se produit le soir [Dechmann *et al.*, 2010]. L'utilisation d'information acoustique pour augmenter le taux de découverte de nuages d'insectes expliquerait comment ces Chauves-souris peuvent se nourrir pendant des périodes très courtes (73 ± 32 min pour les femelles et 62 ± 32 min pour les mâles) associés à un gain important de masse corporelle (12,7 ± 5,4 % pour les femelles et 8,4 ± 4,0 % pour les mâles) et ainsi jeûner jusqu'à la nuit suivante. En complément, le faible taux métabolique au sein du gîte apparaît comme une stratégie pour économiser de l'énergie pour le reste de la nuit et le jour suivant [Dechmann *et al.*, 2011]. La plupart des nuits, un seul individu est sorti pour se nourrir le matin, ce qui suggère que la recherche de nourriture sociale ne se produit pas à cette période, ou au moins dans une moindre mesure. La recherche de nourriture avant l'aube est biaisée en faveur des mâles. Fait intéressant, les mâles montrent des épisodes de recherche de nourriture plus courts au crépuscule. La session de chasse du matin pourrait fonctionner comme un mécanisme de compensation quand l'apport en nourriture le soir est trop faible. Les sessions de chasse plus courtes au crépuscule sont potentiellement associés au système d'accouplement et au fait que les mâles sont responsables de la garde des harems. Ces mâles retourneraient plus tôt au gîte pour le défendre contre les concurrents masculins. Des études antérieures ont montré que le mâle en charge du harem réduit son activité de recherche de nourriture pour assurer la vigilance du perchoir et défendre le groupe de femelles contre les concurrents mâles [Alberts *et al.*, 1996; Kunz *et al.*, 1998) dans le but de sécuriser les accouplements et sa paternité. Nous nous attendons à une stratégie similaire de recherche de nourriture le matin pour 1) les animaux touchés par le mauvais temps durant la première session de chasse après le coucher du soleil et 2) les femelles gravides et allaitantes confrontées à des coûts physiologiques plus élevés.

Remerciements. – Un grand merci à toutes les personnes et institutions qui ont permis la réalisation de ce projet. Je tiens notamment à remercier ma directrice de thèse, Dina K.N. Dechmann ainsi que l'Université de Constance, l'institut Max Planck pour l'Ornithologie et mon école doctorale, l'International Max Planck Research School for Organismal Biology (IMPRS). Merci à tous les assistants de terrain qui ont aidé à la collecte de ces données (captures et systèmes automatiques). Merci à l'agence de recherche allemande (DFG) et l'IMPRS for Organismal Biology pour leur soutien financier. Pour terminer, merci à Matthieu Ménage, Leslie Gager et Laurent Péru pour leurs commentaires pour améliorer le manuscrit.

Références bibliographiques

Alberts S.C., Altmann J. & Wilson M.L., 1996. – Mate guarding constrains foraging activity of male baboons. *Animal Behaviour*, **51** : 1269-1277. doi : 10.1006/anbe.1996.0131

Anonyme, 2015. – 1331 and Counting. *Bats*, winter 2015 : 16-17. Disponible sur internet : <http://www.batcon.org/resources/media-education/bats-magazine/bat_article/1506>.

Bradbury J.W. & Vehrencamp S.L., 1977. – Social organization and foraging in emballonurid bats: III. Mating systems. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **2** : 1-17.

Chase J., Small M.Y., Weiss E.A., Sharma D. & Sharma S., 1991. – Crepuscular activity of *Molossus molossus*. *Journal of Mammalogy*, **72** : 414-418. doi : 10.2307/1382116

Clutton-Brock T.H., 1989. – Female transfer and inbreeding avoidance in social mammals. *Nature*, **337** : 70-72. doi : 10.1038/337070a0

Clutton-Brock T.H. & Isvaran K., 2007. – Sex differences in ageing in natural populations of vertebrates. *Proceedings of the Royal Society B*: *Biological Sciences*, **274** : 3097-3104. doi : 10.1098/rspb.2007.1138

Dechmann D.K.N., Ehret S., Gaub A., Kranstauber B. & Wikelski M., 2011. – Low metabolism in a tropical bat from lowland Panama measured using heart rate telemetry: an unexpected life in the slow lane. *Journal of Experimental Biology*, **214** : 3605-3612. doi : 10.1242/jeb.056010

Dechmann D.K.N., Kalko E.K.V., König B. & Kerth, G., 2005. – Mating system of a Neotropical roost-making bat: the white-throated, round-eared bat, *Lophostoma silvicolum* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **58** : 316-325. doi : 10.1007/s00265-005-0913-y

Dechmann, D.K.N., Kranstauber, B., Gibbs, D., Wikelski M., 2010. – Group hunting - A reason for sociality in molossid bats? *PLoS One*, **5** : e9012. doi : 10.1371/journal.pone.0009012

Emlen S. & Oring L., 1977. – Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, **197** : 215-223. doi : 10.1126/science.327542

Esbérard C.E.L. & Bergallo H.G., 2010. – Foraging activity of the free-tailed bat *Molossus molossus* (Chiroptera; Molossidae) in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **70** : 1011-1014.

Gager Y., 2013. – Le transpondage comme technique de marquage des Chauves-souris. *Le Vespère*, **3** : 185-189.

Gager, Y., Tarland E., Lieckfeldt D., Ménage M., Botero-Castro F., Rossiter S.J., Kraus R.H.S., Ludwig A. & Dechmann, D.K.N., 2016. – The value of molecular vs. morphometric and acoustic information for species identification using sympatric molossid bats. *PLoS One* **11** : e0150780. doi : 10.1371/journal.pone.0150780

Greenwood P.J., 1980. – Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, **28** : 1140-1162. doi : 10.1016/s0003-3472(80)80103-5

Holland R.A., Meyer C.F.J., Kalko E.K.V., Kays R. & Wikelski M., 2011. – Emergence time and foraging activity in Pallas' mastiff bat, *Molossus molossus* (Chiroptera: Molossidae) in relation to sunset/sunrise and phase of the moon. *Acta Chiropterologica,* **13** : 399-404. doi : 10.3161/150811011x624875

Hrdy S.B., 1980. – *The langurs of Abu*: *Female and male strategies of reproduction*. Cambridge, Harvard University Press, 361 p.

Jones G. & Rydell J., 2003. – Bat-insect interactions : 301-345. In Kunz T.H. & Fenton M.B. (Eds.), *Bat Ecology.* Chicago, University of Chicago Press, 798 p.

Kunz T.H. & Edythe, L.P.A., 1982. – Age estimation and post-natal growth in the bat *Myotis lucifugus*. *Journal of Mammalogy*, **63** : 23-32.

Kunz T.H., Robson S.K. & Nagy K.A., 1998. – Economy of harem maintenance in the greater spear-nosed bat, *Phyllostomus hastatus*. *Journal of Mammalogy*, **79** : 631-642.

McCracken G.F., 1984. – Social dispersion and genetic variation in two species of emballonurid bats. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **66** : 55-69. doi : 10.1111/j.1439-0310.1984.tb01355.x

McCracken G.F. & Bradbury J.W., 1981. – Social organization and kinship in the polygynous bat *Phyllostomus hastatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **8** : 11-34. doi : 10.1007/bf00302840

Moore J., 1984. – Female transfer in primates. *International Journal of Primatology*, **5** : 537-589. doi : 10.1007/bf02692285

Moore J. & Ali R., 1984. – Are dispersal and inbreeding avoidance related? *Animal Behaviour*, **32** : 94-112. doi : 10.1016/s0003-3472(84)80328-0

Nagy M., Günther L., Knörnschild M. & Mayer F., 2013. – Female-biased dispersal in a bat with a female-defence mating strategy. *Molecular Ecology*, **22** : 1733-1745. doi : 10.1111/mec.12202

Ortega J., Maldonado J.E., Wilkinson G.S., Arita H.T. & Fleischer, R.C., 2003. – Male dominance, paternity, and relatedness in the Jamaican fruit-eating bat (*Artibeus jamaicensis*). *Molecular Ecology*, **12** : 2409-2415. doi : 10.1046/j.1365-294x.2003.01924.x

Wirtz P., 2010. – Territory holders, satellite males and bachelor males in a high density population of waterbuck (*Kobus ellipsiprymnus*) and their associations with conspecifics. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **58** : 277-300. doi : 10.1111/j.1439-0310.1982.tb00322.x