

Zeitschrift:	Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Herausgeber:	Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band:	100 (2021)
Artikel:	Le swarming chez les chauves-souris : un phénomène encore mal connu et la découverte du premier site valaisan
Autor:	Athanasiades, Anouk
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-953543

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 12.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Le swarming chez les chauves-souris : un phénomène encore mal connu et la découverte du premier site valaisan

Anouk ATHANASIADES¹

ATHANASIADES, A., 2021. Le swarming chez les chauves-souris : un phénomène encore mal connu et la découverte du premier site valaisan. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 100: 153-161.

Résumé

Le « swarming » est le nom donné aux rassemblements de chauves-souris en période de reproduction. En Suisse, la première observation de ce phénomène a été faite au début des années 1990 devant des grottes des Préalpes fribourgeoises. Depuis, plusieurs gouffres de la crête du Jura vaudois, ainsi que de nouveaux sites des Préalpes du canton de Fribourg ont été répertoriés. Cette brève scientifique présente le premier site valaisan découvert en 2021 à Gondo par le Réseau Chauves-souris Valais qui mène une étude de prospection depuis 2019.

Mots-clés: Accouplement, Chiroptera, Chiroptère, Grotte, Valais, Suisse.

ATHANASIADES, A., 2021. Bat swarming: a phenomenon that is still poorly understood and the discovery of the first site in Valais. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 100: 153-161.

Abstract

"Swarming" is the name given to gatherings of bats during the breeding season. In Switzerland, the first observation of this phenomenon was made in the early 1990s in front of caves in the Fribourg Pre-Alps. Since then, several caves in the Vaud Jura ridge, as well as new sites in the Pre-Alps of the canton of Fribourg have been recorded. This scientific brief presents the first Valaisan site discovered in 2021 in Gondo by the Réseau Chauves-souris Valais, which has been conducting a survey since 2019.

Keywords: Cave, Chiroptera, Mating, Switzerland.

INTRODUCTION

Les chiroptères, connus sous le nom de chauves-souris, représentent un tiers des mammifères sauvages de Suisse (BOHNENSTENGEL *et al.* 2014). En qualité d'insectivores nocturnes et présents dans tous les milieux naturels suisses (GRAF *et al.* 2021), ils sont indispensables au bon fonctionnement des écosystèmes dont ils font partie.

Au printemps, en zone tempérée, les femelles chauves-souris se regroupent en colonies pour mettre bas et élever leurs jeunes. Les mâles, quant à eux, sont solitaires et n'intègrent donc pas les colonies. Il y a cependant quelques espèces qui font exception et qui présentent parfois un sex-ratio équilibré au sein des colonies. La période d'accouplement, qui a lieu entre mi-juillet

¹ Rue des Rois Mages 31, 1965 Savièse, anouk.ath@gmail.com, www.anoukath.com

et début octobre selon les espèces et l'altitude (ARTHUR *et al.* 2009, PIKSA *et al.* 2011), débute après l'envol des jeunes et la dispersion des colonies.

Le « swarming » (que l'on pourrait traduire par essaimage) est le nom donné aux rassemblements de chauves-souris en période de reproduction. En Suisse, la première observation de swarming a été faite au début des années 1990 devant des grottes des Préalpes fribourgeoises (GREMAUD *et al.* 2016). Depuis, plusieurs gouffres de la crête du Jura vaudois (PATTEY *et al.* 2015), ainsi que de nouveaux sites des Préalpes du canton de Fribourg ont été répertoriés (PROGIN 2020). Observé aux entrées des cavités naturelles ou artificielles, ce phénomène peut regrouper des centaines d'individus de plusieurs espèces. Les chauves-souris parcourent parfois plusieurs dizaines de kilomètres pour rejoindre ces lieux (FURMANKIEWICZ 2008). On suppose aujourd'hui que ces rassemblements permettent un brassage génétique important entre populations (KERTH *et al.* 2003). Sur ces sites, beaucoup de cris sociaux sont échangés, laissant supposer des parades, chants de séduction, ou partage d'informations sociales (FURMANKIEWICZ *et al.* 2013). De plus, comme on y capture de nombreux individus immatures, on suppose que ces lieux sont également liés à certaines formes d'apprentissage (GIAVI *et al.* 2020). Les captures répétées d'individus bagués révèlent que les chauves-souris reviennent d'année en année sur les mêmes sites (NORQUAY *et al.* 2013; BOLOGNA *et al.* 2018). Toutefois, un même individu est rarement capturé sur deux sites de swarming proches, laissant penser que les contraintes d'apprentissage sont plus importantes que le brassage génétique.

Bien que des analyses détaillées fassent encore défaut, les sites de swarming semblent choisis en fonction de leurs dimensions (vastes cavités, gouffres profonds), présentant en cela des caractéristiques similaires aux sites d'hibernation (GLOVER *et al.* 2008). Il se pourrait que les chauves-souris profitent de la phase d'exploration de sites favorables à la léthargie hivernale pour s'accoupler, économisant leur temps et leur énergie (VAN SCHAIK *et al.* 2015). Il a été noté que le sex-ratio est fortement biaisé en faveur des mâles au sein de ces rassemblements (PARSONS *et al.* 2003). Les mâles se rendent en effet sur les sites de swarming avant les femelles, certaines ayant encore des jeunes en charge en fin d'été, voire en début de l'automne. Il est probable qu'une femelle ne s'accouple qu'avec quelques sinon un seul partenaire, assurant sa fécondation, tandis que les mâles tentent de multiplier les opportunités de rencontre, afin de transmettre leurs gènes à une descendance aussi nombreuse que possible (BURNS *et al.* 2015).

Il faut cependant noter que certaines espèces de chauves-souris pourtant présentes localement ne sont pas observées sur ces sites. Les genres les plus fréquents sont les Oreillard (Plecotus), les Murins (Myotis) comportant une dizaine d'espèces, et les Pipistrelles (Pipistrellus) (ARTHUR *et al.* 2009, PATTEY *et al.* 2015). L'accouplement des autres espèces de chiroptères se déroule selon des modalités différentes et en d'autres lieux. Pour nombre d'entre elles on ne sait pas comment s'organisent les rencontres entre mâles et femelles en période de reproduction.

MÉTHODE ET RÉSULTATS

En Valais, aucun site de swarming n'était connu jusqu'à ce jour. La recherche a débuté en 2019 dans tout le canton par la pose de détecteurs acoustiques. Dès 2020, la prospection s'est affinée en menant quelques captures au filet sur les sites les plus pertinents (ATHANASIADES 2020). C'est alors qu'en 2021 le premier site a été trouvé!



Figure 1. Carte de Gondo de 1980, présentant les anciens chemins d'accès aux mines. Le triangle représente Die Camoscellahöle ou Grotte de marbre, le cercle montre l'emplacement du campement du 21.08.2021 sur les anciens baraquements des mines, tandis que le petit lac en bas de la vallée était le lieu de capture 2020, où nous avons inventorié de nombreuses espèces (Source : Office fédéral de topographie).

Le Valais est particulièrement riche en cavités, dans ses massifs calcaires. Cependant, le Haut-Valais est relativement pauvre en cavités, constitué de roches granitiques, la formation de grottes naturelles y étant plutôt rare. Dans le Zwischtbergental, il existe toutefois une grotte naturelle creusée par l'eau dans un filon de marbre originaire du métamorphisme des Alpes (HÄUSELMANN 2017). Découverte non loin du village de Gondo, Die Camoscellahöle – la grotte dite de marbre – est certainement témoin du swarming depuis des milliers d'années.

Non loin de celle-ci, plusieurs galeries – vestiges des mines d'or – sont encore accessibles, elles aussi. Plus faciles d'accès, elles ont été étudiées en premier, à l'aide des détecteurs acoustiques, ne révélant aucune activité particulière pouvant être associée à du swarming.

Cette vallée étant vaste et très encaissée, j'étais convaincue qu'un site de swarming devait s'y trouver. Nous sommes ainsi partis en expédition le samedi 21 août, période parfaite pour le swarming, par un temps ensoleillé idéal, l'activité des chauves-souris sur les sites de swarming étant moindre lors de nuits froides ou très ventées (PARSONS *et al.* 2003). L'équipe était formée de spéléologues du Groupe Spéléologie Rhodanien (VS), profitant de visiter cette beauté de marbre, deux biologistes chiroptérologues, et un biologiste originaire de Gondo-même. Cela

nous a été fort utile pour converser avec les habitants et habitantes, qui ont montré beaucoup d'intérêt pour notre étude.

Après deux heures de bonne montée, la grotte se trouvant à 1 580 m d'altitude, nous avons établi un campement auprès d'anciens baraquements de mines (figure 1). La chaleur était au rendez-vous, c'était probablement la plus chaude soirée de l'été 2021, sans un souffle de vent.

Les captures en entrée de grotte sont nécessaires pour déterminer une activité de swarming. Seule cette méthode permet de sexer les individus présents et d'apprécier l'activité sexuelle des mâles (gonflement des testicules et des épiddymes). En effet, pendant la période d'accouplement, les organes génitaux des mâles deviennent visibles (testicules et épiddyme) alors que le reste du temps ils sont dissimulés. De plus, il est également possible de voir lorsqu'une femelle a eu une progéniture cette année en observant ses tétines (mordillée, et dépourvues de poils).

Deux filets l'un derrière l'autre barrant l'entrée de la grotte dès 20h30, la première chauve-souris a été capturée à 21h05 (figure 2). Une bonne nuit s'annonçait, avec une température de 18 °C. Les identifications des chiroptères en main ont été réalisées en utilisant les critères de DIETZ & HELVERSEN (2004). Au total, ce sont 56 individus qui ont été capturés jusqu'à 3h du matin: 31 Murins de Natterer (*Myotis nattereri*), 17 Murins de Daubenton (*Myotis daubentonii*), sept Murins à moustaches (*Myotis mystacinus*) et une Pipistrelle commune (*Pipistrellus pipistrellus*) (tableau 1). Puis encore cinq autres ont été pris dans les filets, qui ont été fermés à 6h10 du matin. La température n'a pas baissé, restant au-dessus de 14 °C tout au long de la nuit.

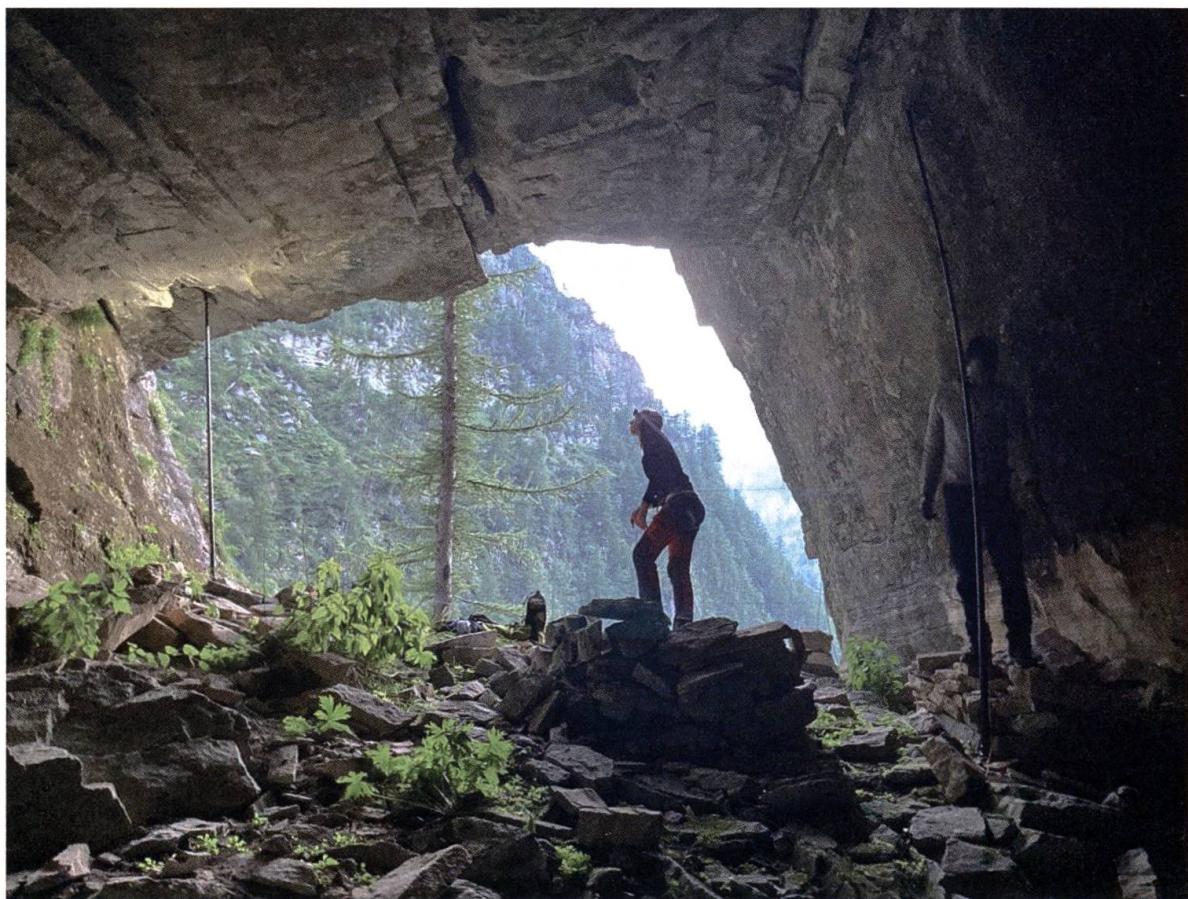


Figure 2. Deux filets placés à l'entrée de la grotte permettant de capturer les chauves-souris. Photo prise par Raphaël Arlettaz.

Tableau 1. Captures du 21.8.2021, à la Camoscellahôle (Gondo, VS). Les individus sont présentés par ordre de capture. La taille des testicules est représentée par l'indice T, T0 lorsqu'elles ne sont pas apparentes, T1 ou T2 lorsqu'elles sont gonflées ou très gonflées. Les épididymes sont représentés par l'indice E, E0 lorsqu'elles sont invisibles, E1, puis E2 lorsqu'elles sont remplies au maximum. Leur couleur peut être sombre (S), clair (C) ou bicolore (B). Les mamelles sont représentées par l'indice M, M0 lorsqu'elles sont invisibles ou très petites, M2 ou M3 lorsqu'elles sont gonflées et dépourvues de poils indiquant qu'un jeune y tête ou y a tété.

Heure de capture	Espèce	Sexe	Âge	Taille des testicules (mâles) ou mamelles (femelles)	Taille des épididymes (mâles)	Couleur de la tunique vaginale si E1 ou E2 (mâles)	Statut reproducteur défini selon T et E (mâles)
2105	<i>Myotis daubentonii</i>	M	adulte	T2	E1	B	reproducteur
2106	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T1	E1	S	reproducteur
2107	<i>Myotis mystacinus</i>	M	adulte	T1	E1	C	reproducteur
2112	<i>Myotis daubentonii</i>	M	adulte	T2	E1	B	reproducteur
2127	<i>Myotis daubentonii</i>	M	adulte	T1	E1	B	reproducteur
2136	<i>Myotis daubentonii</i>	F	adulte	M0			
2140	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T1	E1	S	reproducteur
2150	<i>Myotis daubentonii</i>	M	adulte	T1	E1	B	reproducteur
2152	<i>Myotis mystacinus</i>	F	indéterminé	M0			
2210	<i>Myotis mystacinus</i>	M	adulte	T0	E0		non-reproducteur
2225	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T1	E1	S	reproducteur
2233	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T2	E1	S	reproducteur
2234	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T2	E1	S	reproducteur
2241	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T1	E1	S	reproducteur
2241	<i>Myotis daubentonii</i>	M	adulte	T2	E1	S	reproducteur
2241	<i>Myotis daubentonii</i>	M	adulte	T1	E1	S	reproducteur
2252	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T2	E1	S	reproducteur
2252	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T1	E1	S	reproducteur
2300	<i>Myotis daubentonii</i>	M	adulte	T1	E1	S	reproducteur
2300	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T1	E1	S	reproducteur
2300	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T1	E1	S	reproducteur
2300	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T1	E1	B	reproducteur
2306	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T2	E1	B	reproducteur
2307	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T0	E1	S	non-reproducteur
2309	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T0	E1	S	non-reproducteur
2327	<i>Myotis mystacinus</i>	M	adulte	T0	E1	S	non-reproducteur
2335	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T1	E1	S	reproducteur
2338	<i>Myotis mystacinus</i>	F	adulte	M0			
2338	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T1	E1	S	reproducteur
2352	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T1	E1	S	reproducteur

Tableau 1. (Suite).

Heure de capture	Espèce	Sexe	Âge	Taille des testicules (mâles) ou mamelles (femelles)	Taille des épididymes (mâles)	Couleur de la tunique vaginale si E1 ou E2 (mâles)	Statut reproducteur défini selon T et E (mâles)
2352	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T1	E1	S	reproducteur
2352	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T0	E0		non-reproducteur
0000	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T1	E1	S	reproducteur
0000	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T2	E1	S	reproducteur
0000	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T1	E1	S	reproducteur
0013	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T1	E1	S	reproducteur
0013	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T1	E1	S	reproducteur
0025	<i>Myotis nattereri</i>	F	adulte	M0			
0035	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T0	E0		non-reproducteur
0048	<i>Myotis daubentonii</i>	M	adulte	T1	E1	S	reproducteur
0053	<i>Myotis daubentonii</i>	M	adulte	T1	E1	S	reproducteur
0112	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T1	E0		reproducteur
0123	<i>Myotis daubentonii</i>	M	adulte	T1	E1	B	reproducteur
0123	<i>Myotis daubentonii</i>	M	adulte	T1	E0		reproducteur
0129	<i>Myotis daubentonii</i>	M	adulte	T1	E1	B	reproducteur
0147	<i>Myotis daubentonii</i>	M	adulte	T1	E1	S	reproducteur
0158	<i>Myotis daubentonii</i>	no data	no data	no data	no data	no data	no data
0159	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T1	E1	S	reproducteur
0200	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T0	E1	S	non-reproducteur
0202	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T1	E1	S	reproducteur
0203	<i>Myotis daubentonii</i>	M	adulte	T2	E1	S	reproducteur
0204	<i>Myotis nattereri</i>	M	adulte	T1	E1	S	reproducteur
0216	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	F	adulte	M0			
0216	<i>Myotis daubentonii</i>	M	adulte	T0	E0		non-reproducteur
0234	<i>Myotis mystacinus</i>	M	adulte	T0	E0		non-reproducteur
0243	<i>Myotis mystacinus</i>	M	adulte	T0	E0		non-reproducteur

Sur les 56 bêtes capturées, les mâles reproducteurs étaient présents en majorité, montrant un sex-ratio biaisé envers les mâles pour chacune des trois espèces de Murins (*Myotis*) capturées (figure 3).

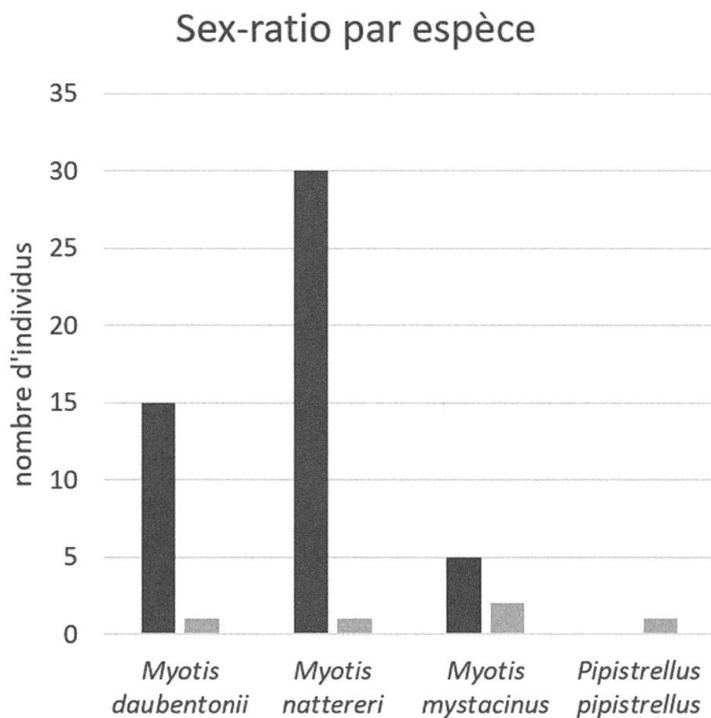


Figure 3. Sex-ratio présenté par espèce entre 21h et 3h. En gris foncé est représenté le nombre de mâles et en clair le nombre de femelles.

DISCUSSION

Le swarming est caractérisé par un pic d'activité entre 23h et 3h du matin selon les études connues (PARSON *et al.* 2003, DEKEUKELEIRE *et al.* 2016). En effet, les sites rassemblent les chauves-souris sur plusieurs kilomètres environnants, les chauves-souris provenant de plus loin arriveront sur le site tardivement, étant allées chasser en début de soirée. Notre nuit de capture à la Camoscellahôle, dite grotte de marbre, a montré un pic d'activité entre 23h et minuit.

Le sex-ratio fortement biaisé envers les mâles que nous avons obtenu (figure 3) est quand même un peu surprenant. Bien que nous nous attendions à une majorité de mâles, nous avons quand même été surpris par le peu de femelles présentes, soit cinq sur 56 bêtes au total. Surtout que les femelles capturées étaient des femelles n'ayant pas eu de progéniture cette année. Ce manque de femelles pourrait être expliqué par ce printemps extrêmement pluvieux. Les mères n'ont pas pu chasser des insectes aussi souvent que nécessaire, retardant les naissances pour certaines espèces de quasiment un mois. Il est donc probable que la saison de swarming soit retardée pour les femelles en 2021, allaitant encore leur jeune et ne visitant pas encore les sites de swarming.

Jusqu'à présent, les espèces les plus représentées sur les sites de swarming sont les Murins et les Oreillards (PATTEY *et al.* 2015, ainsi que les données récentes des cantons de Vaud et Fribourg). Ainsi toutes ces espèces partagent un même lieu-dit. En revanche, les Pipistrelles se retrouvent sur des sites fréquentés d'elles seules ou presque pour s'accoupler (GIAVI *et al.* 2020), tandis que d'autres espèces encore ne swarment tout simplement pas. Notre site à Gondo présente trois espèces de *Myotis* (*Myotis nattereri*, *Myotis daubentonii* et *Myotis mystacinus*), majoritairement des mâles reproducteurs (le statut reproducteur étant défini avec l'obser-

vation des testicules et des épидidymes). En revanche, comme l'unique Pipistrelle capturée était une femelle, nous ne pouvons pas qualifier ce site comme site d'accouplement à Pipistrelles. Par ailleurs, nous n'avons pas observé d'Oreillard roux (*Plecotus auritus*), une espèce ayant pourtant été capturée non loin de là sur un plan d'eau lors d'une précédente soirée de capture en 2020 (figure 1) et connue pour swamer. Y a-t-il un autre lieu de swarming dans la vallée rassemblant les Oreillard roux? Ou bien sont-ils juste en retard cette année? Après avoir comparé nos données de swarming annuelles avec les autres chiroptérologues romands, il s'est avéré que les Oreillards roux se sont présentés sur les autres sites de swarming un peu plus tard dans la saison. Il y a donc eu un léger décalage probablement dû à la météo de cette année. D'ailleurs le nombre global de captures sur les sites de swarming romands était plutôt faible cette année. Nous expliquons cela par les températures fraîches inhabituelles à cette période de l'année. En effet, la période d'accouplement des chauves-souris est sous contrainte saisonale, puisque l'activité des chauves-souris est tributaire de la météo, souvent fraîche à cette saison-là (PARSONS *et al.* 2003).

CONCLUSION

La découverte de ce premier site soulève des questions et donne envie d'en trouver d'autres afin de mieux comprendre ce phénomène particulier. Par exemple, nous souhaiterions savoir jusqu'à quelle distance ce site de swarming draine les populations. Ou encore savoir si ces individus reviennent chaque année sur ce site.

Les sites de swarming étant primordiaux pour le maintien des chiroptères, plusieurs études sont également menées en parallèle par le CCO (Centre de Coordination Ouest pour l'étude et la protection des chauves-souris) dans plusieurs cantons romands tel que Vaud, Neuchâtel, Jura et Fribourg, avec qui nous échangeons beaucoup.

REMERCIEMENTS

Mes remerciements vont à François Biollaz pour la mise en route du projet et ses nombreux conseils, le Service des forêts, des cours d'eau et du paysage de l'Etat du Valais (SFCEP) pour son soutien, ainsi que les différentes associations du Centre de Coordination Ouest pour l'étude et la protection des chiroptères (CCO); Association FRIbat ou CCO-Fribourg, Association CCO-Vaud, et Association Réseau Chauves-souris Valais ou CCO-Valais pour les informations et données. Je remercie également Christian Raboud et Kevin Lonfat pour les premières prospections à Gondo, puis la troupe d'excursion, tout particulièrement Raphaël Arlettaz et Samuel Jordan, biologistes, mais aussi Benjamin Roh, Oriane Albanese et Charles-Albert Lathion pour l'organisation et la sécurité, Lionel Favre, photographe et tous les autres amis spéléologues membres du Groupe spéléologie Rhodanien (GSR) pour leur aide sur le terrain. Et finalement, je remercie vivement l'équipe de rédaction de la Société vaudoise des sciences naturelles (SVSN) pour leur relecture minutieuse.

BIBLIOGRAPHIE

- ARTHUR L. & LEMAIRE M., 2009. Les chauves-souris de France, Belgique, Luxembourg et Suisse. Biotope.
- ATHANASIADES A., 2020. Chauves-souris: Recherche de sites de swarming en Valais. *Info Fauna.vs* 38: 16-23.
- BOHNENSTENGEL T., KRÄTTLI H., OBRIST M.K., BONTADINA F., JABERG C., RUEDI M. & MOESCHLER P., 2014. Liste rouge Chauves-souris. Espèces menacées en Suisse, état 2011. Office fédéral de l'environnement, Berne; Centre Suisse de Cartographie de la Faune, Neuchâtel; Centres suisses de coordination pour l'étude et la protection des chauves-souris, Genève et Zurich; Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage, Birmensdorf. *L'environnement pratique* 1412: 95.
- BOLOGNA S., MAZZAMUTO M. V., MOLINARI A., MAZZARACCA S., SPADA M., WAUTERS L. A., PREATONI D. & MARTINOLI A., 2018. Recapture of a banded Bechstein's bat (*Chiroptera, Vespertilionidae*) after 16 years: An example of high swarming site fidelity. *Mammalian Biology* 91: 7-9.
- BURNS L.E. & BRODERS H.G., 2015. Maximizing mating opportunities: higher autumn swarming activity in male versus female *Myotis* bats. *Journal of Mammalogy* 96: 1326-1336.
- DEKEUKELEIRE D., JANSSEN R., HAARSMA A.J., BOSCH T. & VAN SCHAIK J., 2016. Swarming behaviour, catchment area and seasonal movement patterns of the Bechstein's bats: implications for conservation. *Acta chiropterologica*, 18: 349-358.
- DIETZ C. & HELVERSEN O., 2004. Clé d'identification illustrée des chauves-souris d'Europe. Publication électronique, Version 1.0, Tuebingen & Erlangen (Allemagne).
- FURMANKIEWICZ J., DUMA K., MANIAS K. & BOROWIEC M., 2013. Reproductive Status and Vocalisation in Swarming Bats Indicate a Mating Function of Swarming and an Extended Mating Period in *Plecotus auritus*. *Acta chiropterologica* 15: 371-385.
- FURMANKIEWICZ J., 2008. Population size, catchment area, and sex-influenced differences in autumn and spring swarming of the brown long-eared bat (*Plecotus auritus*). *Canadian journal of zoology* 86: 207-216.
- GIAVI S., GLAIZOT O. & CHRISTE P., 2020. Sex and age Variation in the phenology of a common pipistrelle bat population in front of a hibernaculum. *Acta Chiropterologica* 22: 113-120.
- GRAF R.F. & FISCHER C., (ÉDS.) 2021. Atlas des mammifères de Suisse et du Liechtenstein. Société Suisse de Biologie de la Faune SSBF. Éditions Haupt, Berne.
- GLOVER A.-M. & ALTRINGHAM J.D., 2008. Cave selection and use by swarming bat species. *Biological Conservation* 141: 1493-1504.
- GREMAUD J., MAGNIN B. & REY E., 2016. Lumière! Les chauves-souris du canton de Fribourg. FRIbat-CCO Fribourg et Musée d'histoire naturelle de Fribourg.
- HÄUSELMANN P., 2017. Die Camoscellahöhle: Spezialität in Marmor / La grotte Camoscella: une cavité originale dans le marbre. *Stalactite* 67: 15-23.
- KERTH G., KIEFER A., TRAPPMANN C. & WEISHAAR M., 2003. High gene diversity at swarming sites suggest hot spots for gene flow in the endangered Bechstein's bat. *Conservation Genetics* 4: 491-499.
- NORQUAY KALEIGH J. O., MARTINEZ-NUÑEZ F., DUBOIS J.E., MONSON K.M. & WILLIS C.K.R., 2013. Long-distance movements of little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Journal of Mammalogy* 94: 506-515.
- PARSONS K. N., JONES G., DAVIDSON-WATTS I. & GREENAWAY F., 2003. Swarming of bats at underground sites in Britain - Implications for conservation. *Biological conservation* 111: 63-70.
- PARSONS K. N., JONES G., GREENAWAY F., 2003. Swarming activity of temperate zone microchiropteran bats: effects of season, time of night and weather conditions. *Journal of Zoology*, 261: 257-264.
- PATTHEY P. & MAEDER A., 2015. Identification des cavités souterraines d'importance patrimoniale majeure pour les chauves-souris dans le Jura Vaudois. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 94: 3-24.
- PIKSA K., BOGDANOWICZ W. & TEREBA A., 2011. Swarming of bats at different elevations in the Carpathian Mountains. *Acta Chiropterologica* 13: 113-122.
- VAN SCHAIK J., JANSSEN R., BOSCH T., HAARSMA A.J., DEKKER J.J.A. & KRANSTAUBER B., 2015. Bats swarm where they hibernate: compositional similarity between autumn swarming and winter hibernation assemblages at five underground sites. *PLoS ONE* 10: e0130850.
- PROGIN S., 2020. Identification des cavités souterraines d'importance majeure pour le rassemblement automnal des chauves-souris (« swarming ») dans le canton de Fribourg. Rapport intermédiaire 2020, CCO-Fribourg, Non publié.

