



UNIVERSITE D'ANTANANARIVO  
FACULTE DES SCIENCES  
DEPARTEMENT DE BIOLOGIE ANIMALE



DEPARTEMENT DE BIOLOGIE ANIMALE



*Latimeria chalumnae*

MEMOIRE  
POUR L'OBTENTION DU  
Diplôme d'Etudes Approfondies (D.E.A.)

Formation Doctorale : *Sciences de la vie*  
Option : *Biologie, Ecologie et Conservation Animales*

**Etude des mouches de chauves-souris (Nycteribiidae et Streblidae) chez *Rousettus madagascariensis* G. Grandidier, 1928 (Pteropodidae) : Structure de la population et interactions hôtes-parasites, dans le Parc National d'Ankarana et de la région d'Anjohibe, Madagascar**

Présenté par :

**Monsieur Faneva Iharantsoa RAJEMISON**

Devant le JURY composé de :

Président : Monsieur Achille P. RASELIMANANA  
Professeur d'ESR

Rapporteurs : Monsieur Daniel RAKOTONDRAVONY  
Maître de Conférences

Monsieur Steven M. GOODMAN  
Docteur HDR

Examineurs : Monsieur Zafimahery RAKOTOMALALA  
Maître de Conférences

Madame Marie Jeanne RAHERILALAO  
Maître de Conférences

Soutenu publiquement le 23 Avril 2015



UNIVERSITE D'ANTANANARIVO  
FACULTE DES SCIENCES  
DEPARTEMENT DE BIOLOGIE ANIMALE



DEPARTEMENT DE BIOLOGIE ANIMALE



*Latimeria chalumnae*

MEMOIRE  
POUR L'OBTENTION DU  
Diplôme d'Etudes Approfondies (D.E.A.)

Formation Doctorale : *Sciences de la vie*  
Option : *Biologie, Ecologie et Conservation Animales*

**Etude des mouches de chauves-souris (Nycteribiidae et Streblidae) chez *Rousettus madagascariensis* G. Grandidier, 1928 (Pteropodidae) : Structure de la population et interactions hôtes-parasites, dans le Parc National d'Ankarana et de la région d'Anjohibe, Madagascar**

Présenté par:

**Monsieur Faneva Iharantsoa RAJEMISON**

Devant le JURY composé de :

Président : Monsieur Achille P. RASELIMANANA  
Professeur d'ESR

Rapporteurs : Monsieur RAKOTONDRAVONY Daniel  
Maître de Conférences  
Monsieur Steven M. GOODMAN  
Docteur HDR

Examineurs : Monsieur RAKOTOMALALA Zafimahery  
Maître de Conférences  
Madame RAHERILALAO Marie Jeanne  
Maître de Conférences

Soutenu publiquement le 23 Avril 2015



THE LEONA M. AND HARRY B.  
**HELMSLEY**  
CHARITABLE TRUST

## **Remerciements**

Avant tout, je tiens à remercier Dieu, de m’avoir conduit à réaliser ce mémoire et mes études au sein de l’Université. Le présent mémoire n’aurait pu arriver à son terme sans l’incalculable contribution de plusieurs personnes et institutions. L’occasion m’est ici donnée pour leur présenter mes plus sincères remerciements. Je tiens ainsi à en remercier en premier lieu:

Monsieur le Docteur Daniel RAKOTONDRAVONY, Maître de Conférences au sein du Département de Biologie Animale, Faculté des Sciences de l’Université d’Antananarivo, qui a bien voulu m’encadrer à travers les conseils, les critiques et les suggestions pour la réalisation de ce travail, malgré ses lourdes responsabilités. Qu’il reconnaisse ma profonde gratitude.

Monsieur le Docteur HDR Steven Michael GOODMAN, membre fondateur et conseiller scientifique de l’Association VAHATRA qui m’a proposé le présent sujet et m’a encadré pendant les descentes sur terrain et la rédaction de ce mémoire. Maintenant, il me fait l’honneur en acceptant d’être le Co-rapporteur de ce mémoire.

Mes remerciements vont également à :

Monsieur Achille P. RASELIMANANA, Professeur d’ESR au Département de Biologie Animale, Faculté des Sciences de l’Université d’Antananarivo et membre fondateur de l’Association VAHATRA, qui me fait l’honneur d’accepter la présidence du jury de la soutenance de ce mémoire.

Monsieur Zafimahery RAKOTOMALALA, Maître de Conférences au sein du Département de Biologie Animale, Faculté des Sciences de l’Université d’Antananarivo, qui a aussi accepté de faire partie de la commission de lecture et de participer au jury en tant qu’examineur de ce travail.

Madame Marie Jeanne RAHERILALAO, Maître de Conférences au sein du Département de Biologie Animale, Faculté des Sciences de l’Université d’Antananarivo, qui a aimablement accepté de faire partie de la commission de lecture et de siéger parmi les membres du jury, également, en tant qu’examineur de ce mémoire.

Je suis également très reconnaissant envers le Doyen de la Faculté des Sciences, le Chef du Département de Biologie Animale, tous les personnels enseignants, administratifs et techniques, sans qui ce mémoire n'aurait pu être présenté.

Ma profonde gratitude va à :

L'Association VAHATRA et Leona B. & Harry B. Helmsley Charitable Trust pour leur soutien logistique et financier.

La Direction de l'Environnement et des Forêts et « Madagascar National Parks » de m'avoir délivré les permis de recherche.

Les membres et les étudiants de l'Association VAHATRA, pour m'avoir offert un cadre de travail agréable et aussi un esprit d'équipe favorable tout au cours de ce travail.

Ma famille qui a fait preuve de compréhension et de respect pour ce travail, merci du fond du cœur de m'avoir soutenu moralement.

Tous ceux qui, de près ou de loin, ont contribué à la réalisation de ce travail, et dont je ne saurais pas énumérer tous les noms ici. Je vous en suis très reconnaissant.

## Résumé

Les informations disponibles sur les ectoparasites des chauves-souris de Madagascar sont très pauvres. Cette étude a pour but d'identifier les mouches ectoparasites chez *Rousettus madagascariensis*, de déterminer la structure de leur population et d'établir la relation hôte-parasites. Deux descentes sur terrain ont été effectuées pour la collecte des données, le mois de septembre et novembre 2014, respectivement dans le Parc National d'Ankarana et dans la région d'Anjohibe. L'identification spécifique des mouches a été ensuite faite au laboratoire. Deux espèces ont été identifiées, *Eucampsipoda madagascariensis* (Nycteribiidae) et *Megastrebla wenzeli* (Streblidae). Les proportions des spécimens collectés sont de 93,0 % et 7,0 %, respectivement pour *Eucampsipoda madagascariensis* et *Megastrebla wenzeli* à Ankarana et de 99,0 % contre 1,0 % à Anjohibe. Environ 75,0 % des femelles de mouches collectés sont gravides et le sex-ratio est en faveur des mâles pour *Eucampsipoda madagascariensis*. Les résultats ont également montré qu'*Eucampsipoda madagascariensis* a un taux de parasitisme élevé que *Megastrebla wenzeli*. Il a été déterminé que l'abondance des mouches est fonction de la superficie corporelle de *Rousettus madagascariensis*. Les mâles adultes de l'hôte sont les plus parasités par *Eucampsipoda madagascariensis* tandis que *Megastrebla wenzeli* se répartit aléatoirement dans la population hôte. *Eucampsipoda madagascariensis* semble ne pas avoir une stratégie de reproduction liée à celle de l'hôte. Un des résultats intéressants est également la préférence des mouches sur les mâles de l'hôte à glande cervicale développée.

**Mots clés :** ectoparasites, Nycteribiidae, Streblidae, *Eucampsipoda madagascariensis*, *Megastrebla wenzeli*, *Rousettus madagascariensis*, Parc National d'Ankarana, Anjohibe.

## Abstract

The information available on ectoparasites of Madagascar bats is limited. This study aims to identify ectoparasites flies on *Rousettus madagascariensis*, to determine the structure of their population and host-parasite relationships. Two fieldworks were conducted to collect data, during September and November 2014, respectively, in the Ankarana National Park and in the region of Anjohibe. The determination of bat flies was made in the laboratory. Two species were identified, *Eucampsipoda madagascariensis* (Nycteribiidae) and *Megastrebla wenzeli* (Streblidae). The proportions of the collected specimens are 93.0% and 7.0% for *Eucampsipoda madagascariensis* and *Megastrebla wenzeli* in Ankarana, 99.0% and 1.0% in Anjohibe, respectively. About 75.0% of the collected flies were gravid females, and the sex ratio is male-biased for *Eucampsipoda madagascariensis*. The results also showed that *Eucampsipoda madagascariensis* has a higher rate of parasitism than *Megastrebla wenzeli*. It was determined that the abundance of flies is based on host body surface. Adult male hosts are the most parasitized by *Eucampsipoda madagascariensis*, while *Megastrebla wenzeli* is distributed randomly into the host population. *Eucampsipoda madagascariensis* seems not to have a reproduction strategy linked to that of the host. One of interesting results is also that flies preferred the host males with developed throat gland.

**Keywords:** ectoparasites, Nycteribiidae, Streblidae, *Eucampsipoda madagascariensis*, *Megastrebla wenzeli*, *Rousettus madagascariensis*, Parc National d'Ankarana, Anjohibe.

## Sommaire

INTRODUCTION .....	1
Partie I. GENERALITES .....	5
I.1. Présentation de l'espèce hôte : <i>Rousettus madagascariensis</i> .....	5
I.1.1. Position taxonomique .....	5
I.1.2. Description .....	5
I.1.3. Distribution géographique .....	5
I.1.4. Habitat .....	6
I.1.5. Régime alimentaire .....	6
I.1.6. Pressions, menaces et statut de conservation .....	6
I.2. Généralités sur les mouches de chauves-souris .....	6
I.2.1. Nycteribiidae .....	7
I.2.2. Streblidae .....	7
Partie II. Milieux d'études .....	8
II.1. Parc National d'Ankarana .....	8
II.1.1. Localisation géographique .....	8
II.1.2. Géologie et géomorphologie .....	9
II.1.3. Climat .....	9
II.1.4. Hydrographie .....	10
II.1.5. Végétation .....	10
II.1.6. Faune .....	10
II.2. Région d'Anjohibe .....	11
II.2.1. Localisation géographique .....	11
II.2.2. Géologie et géomorphologie .....	12
II.2.3. Climat .....	12
II.2.4. Hydrographie .....	13
II.2.5. Végétation .....	13

II.2.6. Faune.....	14
Partie III. METHODOLOGIE.....	15
III.1. Etude sur le terrain.....	15
III.1.1. Période d'étude .....	15
III.1.2. Méthode de capture de <i>Rousettus madagascariensis</i> .....	15
III.1.3. Méthode de marquage et identité des individus capturés .....	18
III.1.4. Méthode de détermination de l'âge .....	18
III.1.5. Méthode de détermination du sexe.....	19
III.1.6. Méthode de mensuration externe.....	19
III.1.7. Méthode de pesage .....	19
III.1.8. Collecte des mouches (Nycteribiidae et Streblidae) de <i>Rousettus madagascariensis</i> .....	20
III.2. Etude au laboratoire.....	20
III.3. Analyses des données .....	22
III.3.1. Sex-ratio .....	22
III.3.2. Indices de parasitisme.....	22
III.3.3. Etudes statistiques .....	23
Partie IV. RESULTATS ET INTERPRETATIONS.....	25
IV.1. Résultats de capture de <i>Rousettus madagascariensis</i> .....	25
IV.2. Résultats de l'identification des mouches de chauves-souris.....	25
IV.2.1. <i>Eucampsipoda madagascariensis</i> .....	25
IV.2.2. <i>Megastrebla wenzeli</i> .....	26
IV.3. Effectif et sex-ratio des mouches .....	27
IV.3.1. Effectif et proportion des espèces collectés .....	27
IV.3.2. Sex-ratio et proportion des femelles reproductives.....	27
IV.4. Prévalence, intensité parasitaire et abondance parasitaire.....	30
IV.4.1. Prévalence (taux de parasitisme) et intensité parasitaire.....	30



IV.4.2. Abondance parasitaire .....	31
IV.5. Interactions « hôtes – parasites » entre les mouches de chauves-souris ( <i>Eucampsipoda madagascariensis</i> et <i>Megastrebla wenzeli</i> ) et <i>Rousettus madagascariensis</i> .....	32
IV.5.1. Relation entre la superficie de l’habitat (surface du corps de <i>Rousettus madagascariensis</i> ) et l’effectif des mouches .....	32
IV.5.2. Influence de l’âge et du sexe de <i>Rousettus madagascariensis</i> sur l’abondance des mouches ectoparasites .....	33
IV.5.3. Influence de l’état de reproduction de <i>Rousettus madagascariensis</i> sur l’abondance des mouches de chauves-souris .....	34
IV.5.4. Préférence des sexes d’ <i>Eucampsipoda madagascariensis</i> vis-à-vis du sexe de <i>Rousettus madagascariensis</i> .....	35
IV.5.5. Stratégie de reproduction des mouches de chauves-souris vis-à-vis du sexe et du cycle de reproduction chez <i>Rousettus madagascariensis</i> .....	36
IV.5.6. Importance de la sécrétion de la glande cervicale de <i>Rousettus madagascariensis</i> pour les mouches ectoparasites.....	38
IV.6. Recolonisation de l’habitat par les mouches de chauves-souris .....	39
Partie V. DISCUSSION .....	40
V.1. Sex-ratio et proportion des femelles reproductives .....	40
V.2. Structure et nature de l’habitat.....	41
V.2.1. Superficie de l’habitat disponible .....	41
V.2.2. Influence de l’âge et du sexe de <i>Rousettus madagascariensis</i> sur l’abondance des mouches ectoparasites .....	42
V.2.3. Influence de l’état de reproduction de <i>Rousettus madagascariensis</i> sur l’abondance des mouches ectoparasites .....	42
V.2.4. Stratégie de reproduction des mouches vis-à-vis du cycle de reproduction de <i>Rousettus madagascariensis</i> .....	43
V.2.5. Importance du produit de sécrétion de la glande au niveau de la gorge de <i>Rousettus madagascariensis</i> pour les mouches.....	44
V.3. Recolonisation de l’habitat par les mouches .....	45

CONCLUSION .....	46
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....	48
ANNEXES .....	I
Annexe 1. Données météorologiques des régions d’Antsiranana et de Mahajanga entre 2009 et 2013. ....	I
Annexe 2. Exemples de fiche de capture.....	II
Annexe 3. Les différentes mensurations externes prises sur <i>Rousettus madagascariensis</i> ..	III
Annexe 4. Données de mensuration et de pesage de <i>Rousettus madagascariensis</i> . ....	IV
Annexe 5. Photos de <i>Rousettus madagascariensis</i> et des mouches ectoparasites .....	V
Annexe 6. Photos de marquage de <i>Rousettus madagascariensis</i> à Ankarana.....	VII
Annexe 7. Carte de l’aire de distribution géographique de <i>Rousettus madagascariensis</i> . VIII	VIII

## Liste des figures

Figure 1. Carte de localisation du Parc National d'Ankarana .....	8
Figure 2. Diagramme ombrothermique de Gaussen d'Antsiranana (2009 – 2013).....	9
Figure 3. Carte de localisation de la région d'Anjohibe.....	12
Figure 4. Diagramme ombrothermique de Gaussen de Mahajanga (2009 - 2013) .....	13
Figure 5. Schéma d'un filet japonais ouvert, placé à travers un ruisseau.....	16
Figure 6. Piège harpe ouvert dans la Grotte des Chauves-souris d'Ankarana .....	17
Figure 7. Pièges harpes placés à l'ouverture de la Grotte d'Anjohibe, à son entrée Nord .....	18
Figure 8. Proportion des sexes d' <i>Eucampsipoda madagascariensis</i> collectés à Ankarana ....	28
Figure 9. Proportion des sexes d' <i>Eucampsipoda madagascariensis</i> collectés à Anjohibe .....	29
Figure 10. Proportion des sexes de <i>Megastrebla wenzeli</i> collectés à Ankarana .....	30
Figure 11. Abondance parasitaire des mouches dans les deux sites.....	31
Figure 12. Relation entre le nombre de mouches de chauves-souris par individu hôte et la longueur de l'avant-bras de <i>Rousettus madagascariensis</i> .....	32
Figure 13. Abondance moyenne d' <i>Eucampsipoda madagascariensis</i> selon l'âge et le sexe de <i>Rousettus madagascariensis</i> .....	33
Figure 14. Abondance moyenne de <i>Megastrebla wenzeli</i> selon l'âge et le sexe de <i>Rousettus madagascariensis</i> .....	34
Figure 15. Abondance moyenne d' <i>Eucampsipoda madagascariensis</i> selon l'état de reproduction des femelles de <i>Rousettus madagascariensis</i> .....	35
Figure 16. Abondance moyenne d' <i>Eucampsipoda madagascariensis</i> mâles et femelles selon le sexe de <i>Rousettus madagascariensis</i> .....	36
Figure 17. Abondance moyenne des femelles reproductives d' <i>Eucampsipoda madagascariensis</i> selon le sexe et l'état de gestation de <i>Rousettus madagascariensis</i> .....	37
Figure 18. Abondance moyenne des femelles reproductives de <i>Megastrebla wenzeli</i> selon le sexe de <i>Rousettus madagascariensis</i> .....	37
Figure 19. Abondance moyenne des mouches selon la couleur du pelage au niveau de la gorge des mâles de <i>Rousettus madagascariensis</i> .....	38

## Liste des tableaux

Tableau 1. Résultats de capture de <i>Rousettus madagascariensis</i> dans les sites d'Ankarana et d'Anjohibe.....	25
Tableau 2. Effectif des mouches ectoparasites dans les sites d'Ankarana et d'Anjohibe .....	27
Tableau 3. Sex-ratio d' <i>Eucampsiopoda madagascariensis</i> dans les sites d'Ankarana et d'Anjohibe.....	28
Tableau 4. Sex-ratio de <i>Megastrebla wenzeli</i> dans le site d'Ankarana.....	29
Tableau 5. Effectif de <i>Rousettus madagascariensis</i> parasités par les mouches, prévalence, intensité parasitaire et abondance parasitaire suivant les sites .....	30
Tableau 6. Individus de <i>Rousettus madagascariensis</i> recapturés avec le nombre de mouches correspondant.....	39

## INTRODUCTION

La faune chiroptérologique de Madagascar compte parmi la plus importante en termes d'endémicité (73 %) (Goodman, 2011 ; Goodman *et al.*, 2012) par rapport aux autres taxa de vertébrés. Pourtant, les études effectuées sur les chauves-souris malgaches jusqu'à présent ne se sont généralement focalisées que sur les domaines taxonomique, biologique, écologique et zoogéographique. Cependant, peu d'études ont été réalisées sur les parasites (internes et externes) et les zoonoses des chauves-souris de Madagascar. La description des bactéries, des virus et des autres microorganismes de ces animaux a été récemment initiée (exemples : Iehlé *et al.*, 2007 ; Lagadec *et al.*, 2012 ; Wilkinson *et al.*, 2012), celle des parasites sanguins ont déjà été partiellement étudiés (exemples : Raharimanga *et al.*, 2003 ; Martin *et al.*, 2006), tandis que les ectoparasites comportent encore peu de données disponibles (Laudisoit *et al.*, 2012 ; Tortosa *et al.*, 2013 ).

Les arthropodes ectoparasites des chauves-souris sont des Siphonaptera, Hemiptera, Dermaptera, Diptera et Acarina (tiques et mites) mais ils ne sont pas tous confinés aux chauves-souris (Whitaker, 1988). Par contre, les Diptera incluent deux familles qui sont exclusivement ectoparasites des chauves-souris, les Nycteribiidae et les Streblidae (Dick & Patterson, 2006), communément appelées « mouches de chauves-souris ». Dans un contexte mondial, les recherches qui ont été menées auparavant sur ces mouches consistaient généralement en des inventaires, des descriptions et des études écomorphologiques. Des chercheurs ont réalisé des études bio-écologiques sur les mouches de chauves-souris (Wenzel *et al.*, 1966 ; Ching & Marshall, 1968 ; Marshall, 1981a ; Marshall, 1982 ; Fritz, 1983 ; ter Hofstede *et al.*, 2004 ; Dick & Patterson, 2006) mais de nombreux aspects, particulièrement sur le parasitisme, restent encore méconnus.

Theodor (1955, 1957) et Maa (1962, 1971) ont accomplies des inventaires et descriptions des mouches de chauves-souris de l'Afrique y compris Madagascar, les archipels et les petites îles qui l'entourent, mais le fonctionnement du système hôte-parasite, à l'exemple du cas de Madagascar, restent encore beaucoup à découvrir. La plus récente étude concernant ces mouches à Madagascar a été faite par Tortosa et ses collaborateurs (2013) qui parle de l'histoire évolutive des Nycteribiidae de Madagascar et de l'archipel des Comores. Cette étude a pu montrer que l'espèce de la famille des Nycteribiidae qui parasite *Rousettus madagascariensis* est endémique et propre à elle-même.

Le présent travail concerne *Rousettus madagascariensis* qui est l'un des trois chauves-souris frugivores endémiques de Madagascar (Goodman, 2011). Etant donné que *Rousettus madagascariensis* est largement distribuée à Madagascar (Goodman & Ramansindrazana, 2013), l'importance de cette étude est basée sur le fait que les ectoparasites, tels que ces mouches (Nycteribiidae et Streblidae) pourraient être des vecteurs d'agents pathogènes et pourraient être impliquées dans la transmission des maladies. Par ailleurs, l'étude des ectoparasites peut fournir de plus amples informations pour comprendre les aspects biologiques, systématiques et phylogénétiques de leurs hôtes (Fritz, 1983).

Le but de cette étude est alors d'avoir plus d'informations supplémentaires sur les Nycteribiidae et Streblidae de *Rousettus madagascariensis* et aussi voir certains aspects concernant son écologie parasitaire. Les résultats de ce travail permettraient ainsi de :

- identifier les mouches de chauves-souris chez *Rousettus madagascariensis*,
- quantifier et déterminer leur taux de parasitisme,
- déterminer la structure de leur population,
- déterminer les interactions qui peuvent exister entre ces mouches et *Rousettus madagascariensis*,
- avoir un aperçu sur la recolonisation de l'hôte par les mouches.

Afin de parvenir à ces objectifs, plusieurs questions sont posées pour permettre d'établir les hypothèses à tester :

**Question 1 :**

« Est-ce que l'abondance des mouches (Nycteribiidae et Streblidae) est liée à la superficie de leur habitat, notamment la surface corporelle de *Rousettus madagascariensis* ? » La superficie corporelle des chauves-souris peut être estimée par la longueur de leur avant-bras.

Hypothèse nulle ( $H_0$ ) : Il n'y a pas de relation entre l'abondance des mouches de chaque individu hôte et la longueur de leur avant-bras.

Hypothèse alternative ( $H_1$ ) : Il y a une relation entre l'abondance et la longueur de l'avant-bras.

**Question 2 :**

« Les mouches (Nycteribiidae et Streblidae) présentent-elles une préférence vis-à-vis de l'âge et du sexe de *Rousettus madagascariensis* ? »

$H_0$  : L'abondance des mouches est la même entre les différentes catégories d'âge et de sexe de *Rousettus madagascariensis*.

H<sub>1</sub> : L'abondance des mouches présente une différence significative entre ces différents groupes.

**Question 3 :**

« Les mouches présentent-elles une préférence vis-à-vis de l'état de reproduction de *Rousettus madagascariensis* ? » L'état de reproduction des femelles de l'hôte est considéré et il y a deux catégories, les femelles enceintes et celles qui ne le sont pas, comprenant les individus adultes et subadultes.

H<sub>0</sub> : L'abondance des mouches entre les femelles enceintes et non enceintes de *Rousettus madagascariensis* est la même.

H<sub>1</sub> : Cette abondance diffère significativement entre les femelles enceintes et non enceintes de l'hôte.

**Question 4 :**

« Est-ce que le sexe de *Rousettus madagascariensis* influence la distribution des mouches ? »

H<sub>0</sub> : L'abondance des mouches mâles et celle des femelles sont les mêmes quel que soit le sexe de *Rousettus madagascariensis*.

H<sub>1</sub> : L'abondance présente une différence significative entre les mâles et les femelles de l'hôte.

**Question 5 :**

« Est-ce que les Nycteribiidae adoptent une stratégie de reproduction liée au sexe et au cycle de reproduction de *Rousettus madagascariensis* ? »

H<sub>0</sub> : L'abondance des Nycteribiidae femelles qui portent les larves sont les mêmes quel que soit le sexe de *Rousettus madagascariensis* et leur état de gestation (enceinte et pas enceinte).

H<sub>1</sub> : L'abondance de cette catégorie de femelles de Nycteribiidae admet une différence significative suivant le sexe et l'état de gestation de l'hôte.

**Question 6 :**

« Est-ce que l'état de développement de la glande cervicale (au niveau de la gorge) de *Rousettus madagascariensis* a de l'importance pour les mouches ectoparasites ? » Surtout pour les mâles de l'hôte, le pelage de la gorge peut être de couleur brune à cause de la substance sécrétée par la glande sébacée au niveau de la région cervicale. Cette coloration est plus accentuée lorsque la glande est bien développée et que son activité est importante.

$H_0$  : L'abondance des mouches est la même entre les mâles de *Rousettus madagascariensis* à pelage de la gorge brune, ceux à gorge partiellement coloré et ceux à gorge non colorée.

$H_1$  : Il y a une différence significative de l'abondance des mouches entre ces trois catégories de mâles.

L'étude des indices de parasitisme et de la structure de la population des mouches sont également effectuées.

Le présent mémoire est subdivisé en cinq parties. En premier lieu, il y a les généralités concernant les taxa étudiés ; la deuxième partie décrit de façon générale les milieux et les sites d'études ; la troisième partie parle de la méthodologie adoptée pour la collecte des données et les analyses effectuées ; la quatrième expose les résultats et les interprétations; il y a enfin la partie discussions qui est suivie d'une conclusion et quelques recommandations pour les études ultérieures.



## Partie I. GENERALITES

### I.1. Présentation de l'espèce hôte : *Rousettus madagascariensis*

#### I.1.1. Position taxonomique

Règne :	ANIMALIA
Embranchement :	VERTEBRATA
Ordre :	CHIROPTERA
Sous-ordre :	YINPTEROCHIROPTERA
Famille :	PTEROPODIDAE Gray, 1821
Sous-famille :	PTEROPODINAE Gray, 1821
Genre et espèce :	<i>Rousettus madagascariensis</i> G. Grandidier, 1928
Noms vernaculaires :	<i>nanavirovana, matavikely, andrehy, angavo</i>
Noms communs :	- français : Roussette de Madagascar - anglais : Madagascar Roussette

#### I.1.2. Description

*Rousettus madagascariensis* est le plus petit des trois espèces de chauves-souris frugivores de Madagascar (*Pteropus rufus* et *Eidolon dupreanum*). Son corps mesure 124 mm de longueur en moyenne, son avant-bras est d'environ 80 mm, elle pèse entre 55 et 80 g et sa queue est courte (Goodman, 2011). La partie supérieure du corps est de couleur gris-brun et celle d'inférieure est plus pale. Les oreilles sont relativement petites, les ailes sont larges et complètement sombres.

Cette espèce vit généralement en colonie pouvant atteindre 1000 (MacKinnon *et al.*, 2003) à plus de 5000 individus (Rakotoarivelo & Randrianandrianina, 2007) à l'exception des régions Centre-Ouest (Kofoky *et al.*, 2007) et Est de Madagascar (Rakotonandrasana & Goodman, 2007) dont les colonies sont plus petites.

#### I.1.3. Distribution géographique

Cette espèce est endémique de Madagascar et de ses îles voisines (Nosy Be, Nosy Komba et Sainte Marie). Elle est répartie dans plusieurs régions de Madagascar, entre les altitudes 0 et 1000 m à l'exception de l'extrême Sud-Ouest et des zones montagneuses du Centre de l'île (Goodman & Ramasindrazana, 2013) (Annexe 7).

#### **I.1.4. Habitat**

*Rousettus madagascariensis* est une espèce largement associée à la forêt et aux régions qui comportent des grottes. Ainsi, elle fréquente les forêts littorales et humides sempervirentes de l'Est de l'île, les paysages agricoles fortement modifiées, les forêts sèches et forêts galeries, mais sa distribution est limitée par l'absence d'affleurements rocheux à découvert qu'elle utilise largement comme gîte (Goodman, 2011). Elle gîte dans les grottes, les abris sous roche et les arbres creux dans le feuillage dense des arbres, mais elle utilise souvent les grottes à hautes et grandes ouvertures, et occupe les endroits à température élevée dont le plafond comporte des crevasses en forme de cloche (Cardiff, 2006).

#### **I.1.5. Régime alimentaire**

*Rousettus madagascariensis* se nourrit habituellement de fruits d'espèces endémiques ou non-endémiques qui poussent en dehors ou dans des écosystèmes forestiers naturels (Andriafidison *et al.*, 2006 ; Andrianaivoarivelo *et al.*, 2011) mais elle consomme également le nectar du bananier *Musa paradisiaca* (Musaceae) (Andrianaivoarivelo *et al.*, 2011) et les fleurs du Kapokier *Ceiba pentandra* (Malvaceae) (Andriafidison *et al.*, 2006).

#### **I.1.6. Pressions, menaces et statut de conservation**

*Rousettus madagascariensis* est actuellement classée comme une espèce « presque menacée » (UICN, 2014). Elle est considérée comme gibier dans plusieurs régions de Madagascar et la chasse y sont fréquente surtout dans les gîtes diurnes, excepté celles qui sont dans les aires protégées (Andrianaivoarivelo, 2012). Cette espèce est également persécutée à cause des dommages qu'elle inflige aux plantations des fruits commerciaux (Golden, 2009 ; Jenkins & Racey, 2008). Il y a par ailleurs le prédateur naturel, la Chouette Effraie (*Tyto alba*) (Goodman & Griffiths, 2006).

### **I.2. Généralités sur les mouches de chauves-souris (Nycteribiidae et Streblidae)**

Les mouches appartenant aux familles des Nycteribiidae et des Streblidae sont des ectoparasites hématophages obligatoires et permanents des chauves-souris (Wenzel *et al.*, 1966 ; Dick & Patterson, 2006). Ce sont des diptères holométaboles pupipares dont les larves, appelées prépupes, se développent dans la chambre génitale de la femelle où elles sont nourries à l'aide de la sécrétion de glandes spéciales. Une femelle gravide porte une seule larve à l'intérieur de son abdomen et qui y mue deux fois avant d'être déposée sur le substrat du gîte des chauves-souris. Une fois déposée, la peau de la larve se durcit pour constituer la puppe (Dick & Patterson, 2006). Le stade pupal dure environ trois à quatre semaines (Ching &

Marshall, 1968) et une mouche adulte émerge et peut coloniser un hôte. Les Nycteribiidae et Streblidae vivent dans la fourrure et sur le patagium des chauves-souris. Elles ne quittent généralement leur hôte que lorsque la femelle dépose la larve sur la paroi du gîte diurne utilisé par les chauves-souris infestées (Dick & Patterson, 2006).

### **I.2.1. Nycteribiidae**

Les Nycteribiidae sont connus pour leur degré de spécialisation élevé qui les différencie des autres diptères aussi bien sur la morphologie que sur le comportement (Guimarães & D'Andretta, 1956). Elles ont l'apparence d'une araignée aplatie et ne possèdent pas d'ailes. Le thorax est réduit comparé à l'abdomen, la tête petite et les pattes présentent des insertions dorsales dans le thorax (Peterson & Wenzel, 1987). En outre, elles possèdent plusieurs peignes, qui aident l'animal à s'accrocher à la fourrure de l'hôte comme chez les puces (Traub, 1972 ; Amin, 1974). La maturité sexuelle des Nycteribiidae survient au bout de 5 à 6 jours après l'expulsion de la mouche à l'extérieur de la puppe. Géographiquement, les Nycteribiidae sont centrés dans l'ancien monde (Asie et Afrique) mais sont également connus en Europe et certaines régions d'Amérique tropicales. Il y a trois sous-familles de Nycteribiidae : Archinycteribiinae, Cyclopodinae, qui sont tous des formes associées aux Pteropodidae dans l'ancien monde; et Nycteribiinae qui sont associées aux chauves-souris insectivores (Whitaker, 1988).

### **I.2.2. Streblidae**

Les Streblidae sont connus pour leur niveau de spécificité d'hôte élevé (Wenzel *et al.*, 1966 ; ter Hofstede *et al.*, 2004). Elles ont plus de variations morphologiques comparées au Nycteribiidae. La plupart des espèces de Streblidae (85 %) ont des ailes plus ou moins conservées (Dick & Patterson, 2006) et sont capables de courtes vols mais certaines espèces ont des ailes vestigiales, extrêmement réduites, voire absentes. Les yeux peuvent être réduits ou absents et le corps souvent aplati dorso-ventralement. Les pattes peuvent varier de courtes et robustes à longues et souples (Whitaker, 1988), elles peuvent ainsi se déplacer librement. Les peignes sont parfois présentes sur la tête de certaines espèces. La majorité des Streblidae sont réparties principalement dans les régions tropicales avec quelques espèces dans les zones subtropicales et tempérées (Wenzel *et al.*, 1966). Cette famille est composée de cinq sous-familles : Ascodipterinae, Nycteriboscinae, Nycterophiliinae, Streblinae et Trichobiinae.

## Partie II. Milieux d'études

### II.1. Parc National d'Ankarana

#### II.1.1. Localisation géographique

Le Parc National d'Ankarana se trouve dans l'extrême Nord de Madagascar, dans la région DIANA, District et Commune Urbaine d'Ambilobe. A environ 80 km au Sud-Ouest d'Antsiranana et 20 km au Nord d'Ambilobe suivant la route nationale, il est entouré par les quatre communes rurales de Marivorahona, d'Anivorano-Nord, d'Ambondrona et d'Antsaravibe. Ce parc de 48255 ha est situé entre les 12° 50' à 13° 01' de latitude Sud et 49° 01' à 49° 14' de longitude Est.

L'étude sur le terrain a été effectuée dans la Grotte des Chauves-souris (12° 57,4' de latitude Sud et 49° 07,1' de longitude Est, altitude 100 m) dans la partie Est du Parc, à 3 km sur route au Nord-Ouest du village de Mahamasina (Figure 1). Cette grotte est utilisée par une grande colonie de *Rousettus madagascariensis* comme aire de repos diurne (Cardiff *et al.*, 2009).

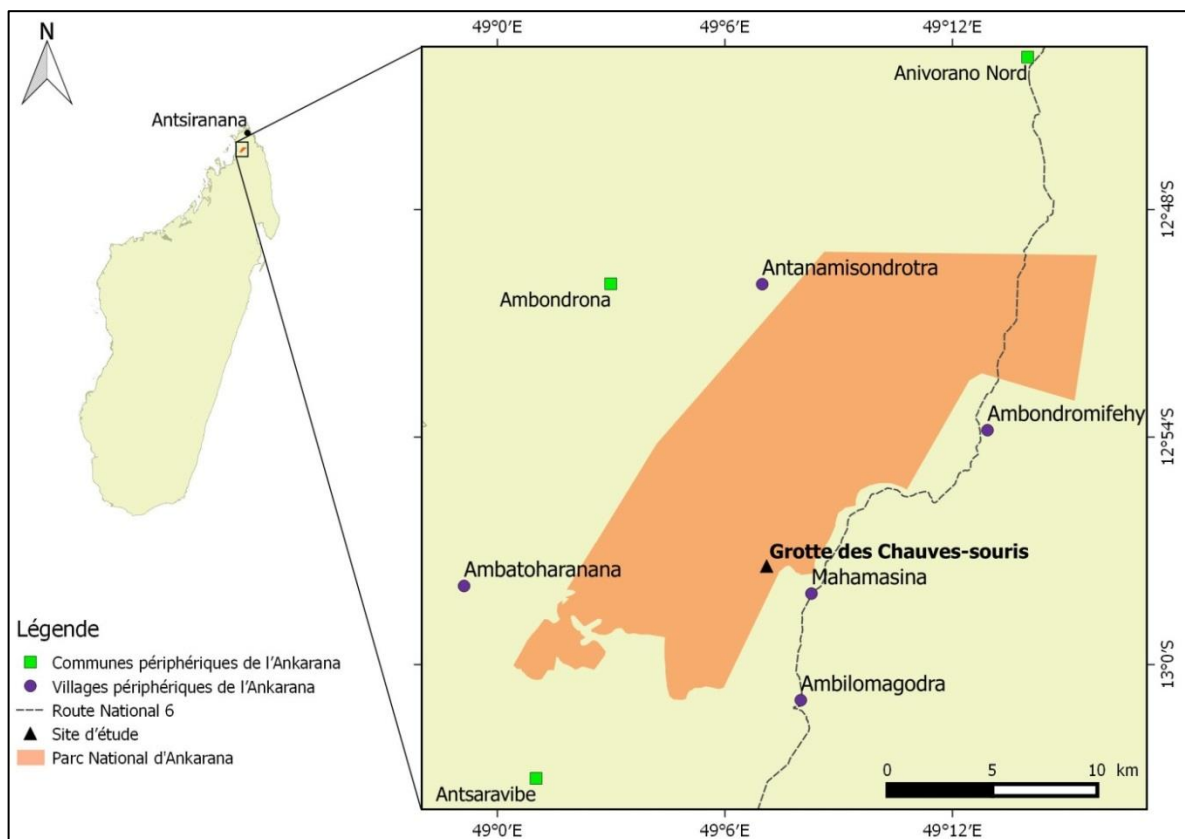


Figure 1. Carte de localisation du Parc National d'Ankarana (source: REBIOMA, adaptée par F. I. Rajemison en 2014)

### II.1.2. Géologie et géomorphologie

Le relief du Parc National d'Ankarana est caractérisé par la présence de plateau karstique avec une épaisse masse de calcaires massifs (Besairie, 1971). La formation de ces massifs au fond de l'océan remonte au Jurassique moyen: les mouvements tectoniques ont soulevé les rochers du fond de la mer vers le haut, conduisant ainsi à la formation du plateau calcaire de l'Ankarana, dont le point culminant avoisine les 430 m (Besairie, 1971). Il y a aussi les profonds canyons, qui s'étendent du Nord-Ouest vers le Sud-Est. Ces canyons sont issus des mouvements tectoniques du Quaternaire, qui ont morcelé le massif calcaire. Par ailleurs, il y a les *tsingy* qui sont des formations géologiques particulières, issues de l'érosion karstique causée par la forte pluviométrie. Ankarana possède en outre de nombreuses grottes qui sont creusées dans le plateau dont certaines peuvent formées plusieurs kilomètres de galeries, montrant ainsi de nombreuses rivières souterraines.

### II.1.3. Climat

Ankarana est incluse dans la zone bioclimatique à étage sec de Madagascar (Cornet, 1974). La région d'Antsiranana reçoit approximativement 652,5 mm de précipitation annuelle, qui présente un maximum en janvier, et dure en moyenne 82 jours. La saison sèche dure 8 mois, débute au mois de mai et se termine en décembre, tandis que la saison humide s'étale de janvier à avril (Figure 2). La température moyenne annuelle varie de 21,6 à 30,4 °C.

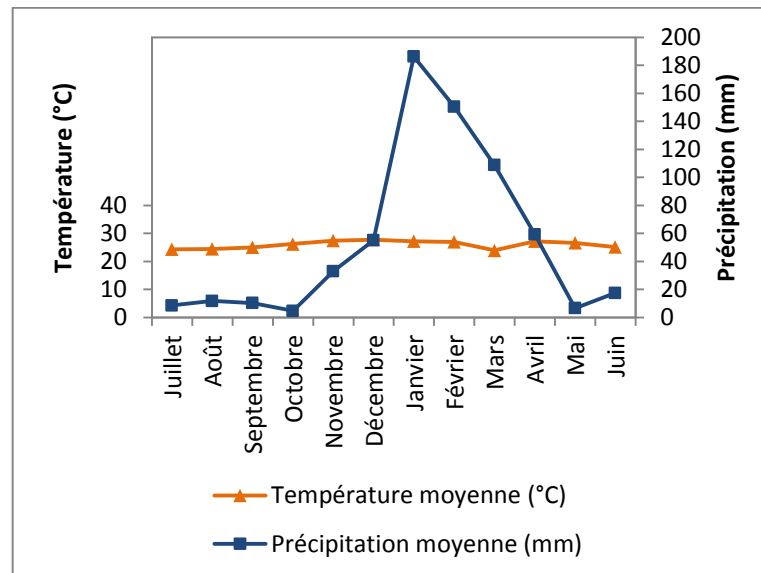


Figure 2. Diagramme ombrothermique de Gausson d'Antsiranana (2009 - 2013) (source: Service de la Météorologie d'Ampanirianomby, Antananarivo)

#### II.1.4. Hydrographie

Il y a quatre principales rivières dans le Parc National d'Ankarana : Ankarana au Nord, Antenan'Ankarana et Mananjeba au Sud, et Besaboba à l'Est. Les trois dernières coulent à l'intérieur du massif à travers les pores mais leurs cours supérieurs précis sont encore inconnus.

#### II.1.5. Végétation

La durée de la saison sèche, son altitude et sa localisation géographique donnent à Ankarana un type de végétation sèche (Lowry *et al.*, 1997). Elle est caractérisée par une richesse et un endémisme spécifiques importants de plantes (plus de 330 espèces appartenant à 77 familles). Cette végétation est composée de :

- Forêt sèche caducifoliée formée par l'étage à *Dalbergia-Conniphora-Hildegardia* (Nicoll & Langrand, 1989).
- Forêts saisonnières broussailleuses (Fowler *et al.*, 1989) formées de fourré xérophyte sur *tsingy* (substrat calcaire), de forêt riveraine semi-décidue, de marais, et de zones herbeuses secondaires et arborées. Les zones de calcaires sont caractérisées par la présence de forêts caducifoliées (avec des canopées atteignant 15 à 20 m), mais aussi des fourrés de plantes succulentes et d'autres xérophiles. Ces fourrés secs abritent des espèces d'*Adenia* (Passifloraceae), d'*Aloe* (Liliaceae) et d'*Euphorbia* (Euphorbiaceae).
- Forêt semi-sempervirente (Fowler *et al.*, 1989) sur sols basaltiques et avec une canopée de 15 à 35 m de haut. Cette forêt dense humide est le résultat de la forte pluviométrie de l'Ankarana. Les espèces dominantes sont *Cassia* (Fabaceae), *Zanthoxylum* (Rutaceae), *Adansonia* spp. (Malvaceae), *Dalbergia* (Fabaceae), *Canarium madagascariensis* (Burseraceae) et *Ficus* spp. (Moraceae) (Nicoll & Langrand, 1989).

#### II.1.6. Faune

Les inventaires ont recensés 11 espèces de lémuriers à Ankarana dont cinq sont endémiques du nord de Madagascar : *Eulemur fulvus sanfordi*, *Eulemur coronatus* et *Lepilemur septentrionalis* qui sont les plus abondantes (Fowler *et al.*, 1989), puis *Microcebus tavaratra* (Rasoloarison *et al.*, 2000) et *Propithecus diadema perrieri* (Meyers & Ratsirarson, 1989 ; Hawkins *et al.*, 1990).

Avec 17 espèces (Goodman, 2011), la faune chiroptérologique d'Ankarana compte parmi la plus importante à Madagascar en termes de richesse spécifique. Effectivement, six sur les huit familles de chauves-souris existantes sur l'île ont tous des représentants à Ankarana. Une des récentes descriptions des chauve-souris de Madagascar a pu déterminer que *Coleura kibomalandy* (Emballonuridae), qui est présent à Ankarana, est une nouvelle espèce pour la science (Goodman *et al.*, 2012).

Les petits mammifères non volants connaissent également une richesse spécifique importante, le parc compte au moins 25 espèces autochtones.

La faune ornithologique comporte au moins 97 espèces. Nombreuses sont celles qui sont importantes pour la conservation telles que *Ardeola idae*, *Ardea humbloti*, *Lophotibis cristata*, *Haliaeetus vociferoides*, *Mesitornis variegata*, *Tyto soumagnei* et *Caprimulgus enarratus* (Cardiff & Befourouack, 2003).

Ankarana possède au moins 60 espèces de reptiles et d'amphibiens (Domergue, 1983 ; Hawkins *et al.*, 1990 ; Raxworthy & Nussbaum, 1995 ; Ramananjato *et al.*, 1999 ; Nussbaum & Raxworthy, 2000a, 2000b ; Glaw *et al.*, 2001). Quelques espèces d'amphibiens et reptiles appartenant aux genres *Mantidactylus*, *Amphiglossus*, *Heteroliodon*, *Stenophis* et *Liophidium* sont endémiques de l'Ankarana.

Peu de données concernant les poissons de l'Ankarana sont disponibles mais les eaux cavernaires des grottes peuvent abriter des anguilles *Anguilla* cf. *marmorata* (Wilson, 1987), *Glossogobius callidus* (Wilson, 1996) et le gobie endémique de l'Ankarana *Glossogobius ankaranensis* (Banister, 1994).

## **II.2. Région d'Anjohibe**

### **II.2.1. Localisation géographique**

Anjohibe se trouve dans la partie Nord-Ouest de Madagascar, à environ 80 km au nord-est de Mahajanga, sur route secondaire, et à moins de 4 km à vol d'oiseau de la Baie de Mahajamba. Administrativement, elle appartient à la Commune de Mariarano dans le District de Mahajanga II.

Deux sites ont été l'objet d'un échantillonnage dans cette région, à savoir la Grotte d'Anjohibe (15° 32,289' de latitude Sud et 46° 53,159' de longitude Est, altitude 100 m) située à 3,7 km sur route, de direction nord-est du village d'Antanamarina, et dans une zone

présentant une cascade au voisinage de cette dernière ( $15^{\circ} 34,571'$  de latitude Sud et  $46^{\circ} 52,157'$  de longitude Est, altitude 100 m) (Figure 3).

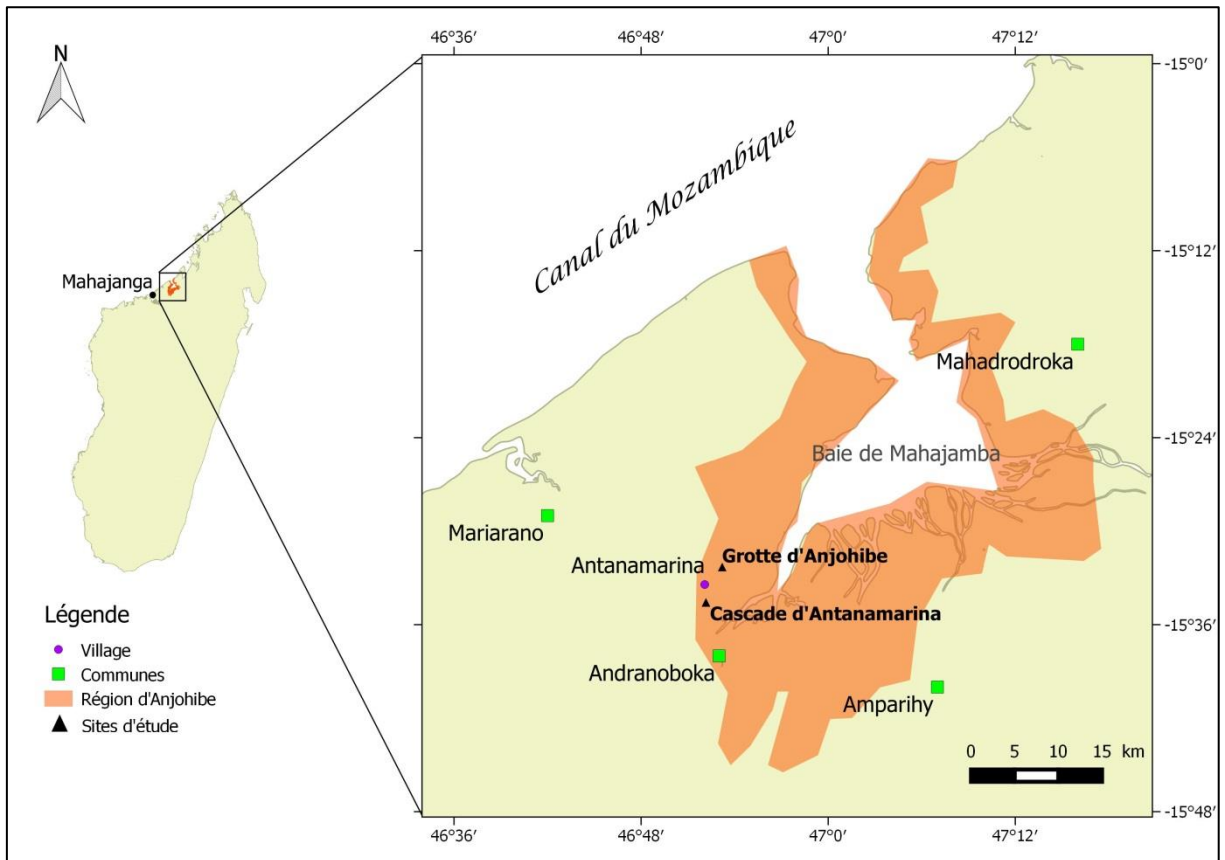


Figure 3. Carte de localisation de la région d'Anjohibe (source: REBIOMA, adaptée par F. I. Rajemison en 2014)

### II.2.2. Géologie et géomorphologie

Une grande partie de la région est formé d'un plateau sableux. Ce plateau est très disséqué et une grande plaine alluviale et marécageuse se développe dans le secteur de Mariarano (Besairie, 1971). La région est également constituée de massif karstique qui s'est développé sur un plateau de roches gréseuses et de dolostone de l'Eocène entre 50 m et 200 m au-dessus de la mer (Decary, 1934). Le développement du système de grotte y est remarquable. Il y a l'exemple de la Grotte d'Anjohibe qui est encadrée dans la colline et qui présente d'importants réseaux de galeries souterraines.

### II.2.3. Climat

La région d'Anjohibe est incluse dans la zone bioclimatique à étage sec de Madagascar (Cornet, 1974). La précipitation moyenne annuelle de la région de Mahajanga est de 1118,4 mm avec le maximum en janvier, et qui se répartit en moyenne sur 75 jours. La saison sèche,



qui dure 7 mois, à lieu depuis le mois de mai jusqu'en novembre. La période de pluie, par contre, se présente de décembre à avril (Figure 4). La température moyenne annuelle varie de 22,5 à 32,7 °C.

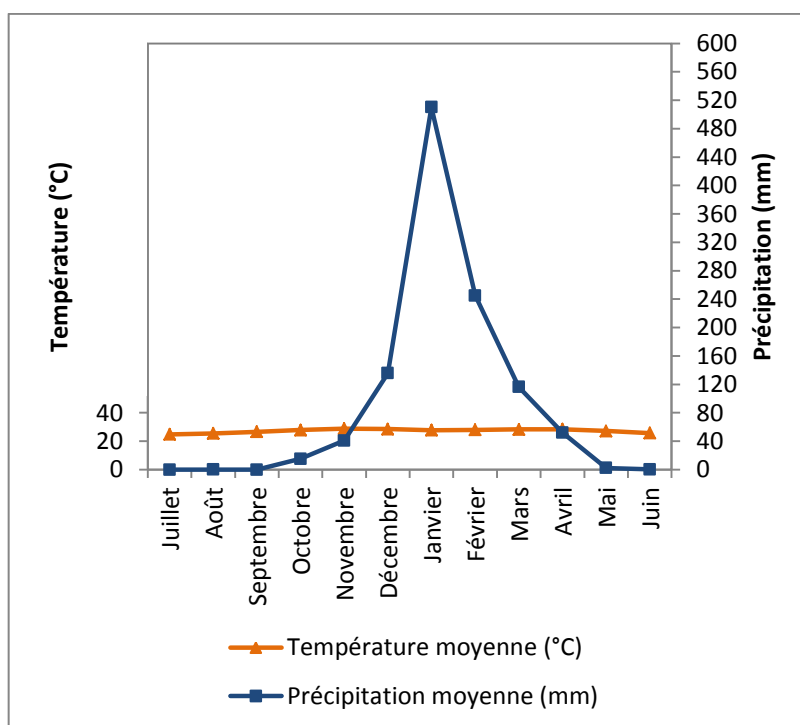


Figure 4. Diagramme ombrothermique de Gaussen de Mahajanga (2009 - 2013) (source: Service de la Météorologie d'Ampanzianomby, Antananarivo)

#### II.2.4. Hydrographie

Le réseau hydrographique de la région d'Anjohibe est peu connu, mais principalement il y a trois fleuves permanents qui y coulent, à savoir Mahajamba, Sofia et Marokoeja. Ils se déversent tous dans le Canal de Mozambique, au niveau de la Baie de Mahajamba

#### II.2.5. Végétation

La couverture végétale est constituée de savane avec quelques îlots de forêt conservés (Saint Ours & Paulian, 1953). Cette savane est dominée par *Medemia nobilis* (Arecaceae) qui est un palmier endémique distribuée au centre et à l'Ouest de l'île, *Ziziphus jujuba* (Rhamnaceae), et d'autres arbres adaptés à de longue période sèche avec des feux périodiques (Burney *et al.*, 1997). Ce type d'association entre la savane et ce palmier est typique de la région de Mahajanga (Burney *et al.*, 2004).

D'après la classification de la végétation de Madagascar, établi par Moat & Smith (2007), les formations végétales de cette région sont principalement composées de :

- Formation herbeuse - formation herbeuse de plateau : elle est dominée par *Loudetia simplex* spp. *stipoides* (Poaceae) et *Aristida rufescens* (Poaceae). Les taxons non herbacés incluent des espèces dans des genres tels *Indigofera* (Fabaceae), *Crotalaria* (Fabaceae), *Bulbostylis* (Cyperaceae), *Cyperus* (Cyperaceae), etc.
- Formation herbeuse boisée - formation buissonnante : ce type englobe des vestiges de fourrés sclérophylles et paucispécifiques de montagne. Il y a plusieurs genres caractéristiques tels que *Erica* (Ericaceae), *Agarista* (Ericaceae), *Senecio* (Asteraceae), *Vermonia* (Asteraceae), *Psiadia* (Asteraceae), *Vaccinium* (Ericaceae), etc.
- Forêt sèche de l'Ouest : du point de vue floristique, elle est diversifiée mais n'est pas dominée par la famille des Didieraceae comme dans la Forêt-fourré sèche épineuse du sud-ouest, à l'exception de *Didierea madagascariensis*. Ce type abrite également de nombreuses espèces épineuses ou à petites feuilles.
- Mangroves (sur la partie littorale de la Baie de Mahajamba)

#### **II.2.6. Faune**

La région d'Anjohibe abrite de nombreux taxa de vertébrés, particulièrement ceux qui sont représentés en tant que fossiles et subfossiles dont certains existent encore actuellement (Goodman & Jungers, 2013). La richesse spécifique de chauves-souris d'Anjohibe est élevée. Elle est composée de 18 espèces, qui appartiennent à sept des huit familles présentes à Madagascar (Goodman, 2011). Mais il a été constaté qu'*Eidolon dupreanum* (Pteropodidae) a disparu de la région suite aux différentes perturbations et pressions anthropiques (Goodman & Jungers, 2013). Peu d'informations sont disponibles concernant les autres taxa de vertébrés dans cette région.

## **Partie III. METHODOLOGIE**

### **III.1. Etude sur le terrain**

#### **III.1.1. Période d'étude**

La collecte des données à Ankarana a été faite le 11 au 20 septembre 2014, soit neuf nuits d'échantillonnage. Cette période correspond à la saison sèche dans cette région. Celle d'Anjohibe était effectuée le 03 au 08 novembre 2014, début de la saison de pluie et période reproductive des chauves-souris dans cette région, correspondant à cinq nuits d'échantillonnage.

#### **III.1.2. Méthode de capture de *Rousettus madagascariensis***

Les captures ont été effectuées à l'aide des pièges harpes et des filets japonais (Kunz & Kurta, 1988).

Le piège harpe est souvent utilisé pour la capture des petits chiroptères insectivores mais il est également bien adapté pour le piégeage des chauves-souris de la taille de *Rousettus madagascariensis*. Il est aussi bien approprié pour les captures à l'intérieur ou à l'entrée d'une grotte par rapport au filet japonais. Un piège harpe est formé par un cadre métallique et sur sa partie supérieure sont fixées deux barres horizontales. De chaque côté, sur le long de ces barres sont attachés des fils de pêches fins et transparents espacés chacun de 2,5 cm. Lorsque le piège est monté, les fils sont tendus verticalement et les deux barres sont fixées sur la partie inférieure de la cadre métallique. L'épaisseur et l'espacement de ces fils sont choisis spécialement pour la capture des chauves-souris afin de ne pas être détectée par les ondes d'écholocation, ce qui est convenable au piégeage de *Rousettus madagascariensis* puisque cette espèce est dotée de ce système (Russ *et al.*, 2003). A la base du cadre est attaché une grande poche en cul de sac pour recevoir les animaux piégés : les animaux qui tentent ainsi de traverser le piège glissent le long des fils de pêches et tombent immédiatement dans le sac. Le tout est maintenu par quatre pieds lorsque le piège est installé.

Les filets japonais sont, par ailleurs, utilisés pour capturer les oiseaux et les chauves-souris (Kunz & Kurta, 1988). Ils sont faits en fibre de nylon de couleur noir dont la maille est de 24 mm (filet de 6 m) ou 36 mm (filet de 12 m). Muni de quatre poches et de hauteur d'environ 2,6 m, le filet est maintenu de chaque côté par deux poteaux qui sont fixés à l'aide d'une corde et doivent être bien dressés et bien droits lorsque le piège est installé (Figure 5). Les chauves-souris en plein vols sont les cibles de ce système de piégeage : les animaux sont

effectivement retenus dans les poches du filet lorsqu'ils passent dans la zone d'emplacement du piège.

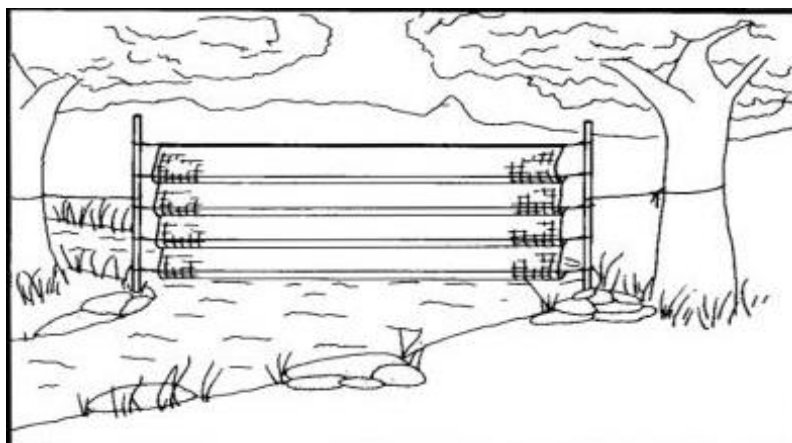


Figure 5. Schéma d'un filet japonais ouvert, placé à travers un ruisseau

### III.1.2.1. Capture à Ankarana

Un piège harpe a été utilisé pour la capture des *Rousettus madagascariensis* de la Grotte des Chauves-souris d'Ankarana. La dimension du piège est spécialement conçue pour être adaptée à la capture de ces animaux dans cette grotte. Le cadre mesure 1,83 × 1,46 m et est supporté par quatre pieds.

Cette grotte est formée de deux grandes chambres qui sont séparées par un passage étroit horizontal d'environ 2 m de hauteur et dont l'une, se trouvant au fond, constitue le dortoir de *Rousettus madagascariensis*.

Le piège a été placé dans la grotte à environ 8 m du dortoir de *Rousettus madagascariensis* (position A) (Figure 6), lieu probable de passage de *Rousettus madagascariensis* lorsqu'elles sortent la nuit. L'emplacement du piège a été changé, à environ 12 m du dortoir (position B) (Figure 6) entre la séparation des deux chambres de la grotte au bout de 5 nuits afin d'optimiser la chance de capture. L'ouverture du piège se faisait vers la tombée de la nuit de 17 heures 30 minutes à 18 heures durant laquelle ces animaux commencent à sortir. Le piège est fermé chaque nuit après avoir obtenu un échantillonnage d'une trentaine d'individus.

Chaque individu capturé a été mis dans un pochon unique, fait en coton, afin d'éviter et de limiter l'échange des ectoparasites et aussi pour que les animaux ne se blessent pas.

**Remarque :** Le système de capture par filets japonais n'a pas été utilisé à Ankarana vu que l'échantillonnage de *Rousettus madagascariensis* a été faite à l'intérieur de la Grotte des Chauves-souris. Le piège harpe était ainsi le mieux adapté.



Figure 6. Piège harpe ouvert dans la Grotte des Chauves-souris d'Ankarana (à gauche : position A ; à droite : position B)

### III.1.2.2. Capture à Anjohibe

Deux pièges harpes ont été utilisés dans la Grotte d'Anjohibe : l'un de dimension  $2 \times 1,9$  m et l'autre de dimension  $1 \times 1,10$  m (Figure 7). Les barres verticales et les pieds de ces pièges peuvent être rallongés selon la situation et l'objectif. Ils ont été placés pendant les nuits d'échantillonnages à l'entrée Nord de la grotte et ouverts à partir de 18 heures. A chaque séance de capture, les pièges sont fermés après avoir obtenu un échantillonnage d'une vingtaine d'individus. Toutefois, il était souvent nécessaire de capturer ces animaux pendant leur rentrée vers 3 heures du matin pour avoir un échantillonnage convenable puisque la grotte présente d'autres ouvertures alors ils peuvent emprunter d'autres voies pour sortir.

Trois filets, dont un de 6 m et deux de 12 m, ont aussi été utilisés pour le piégeage de *Rousettus madagascariensis* dans cette région. Leur emplacement s'est fait suivant une même direction à travers une cascade dans le village d'Antanamarina sur un affluent de la rivière et dont le voisinage comporte des végétations dominés par des palmiers. La capture au filet n'a été faite que seulement pendant une nuit d'échantillonnage.

Tous les individus capturés ont été également mis dans un pochon unique après chaque capture.



Figure 7. Pièges harpes placés à l'ouverture de la Grotte d'Anjohibe, à son entrée Nord (à gauche : grande piège ; à droite : petite piège installé entre deux colonnes de concrétions)

### III.1.3. Méthode de marquage et identité des individus capturés

A chaque individu capturé est associée une identité unique en les attribuant un numéro. Ceci a été fait afin de faciliter la prise des données individuelles (âge, sexe, poids, mensuration, etc.) qui sont notées dans une fiche attribuée à chaque individu (Annexe 2). Lors de la manipulation à Ankarana, chaque individu a été marqué en faisant des petits trous sur le patagium de l'aile gauche de l'animal, entre le 2<sup>ème</sup> – 3<sup>ème</sup>, 3<sup>ème</sup> – 4<sup>ème</sup> et 4<sup>ème</sup> – 5<sup>ème</sup> doigts, par l'intermédiaire d'un « biopunch » (Annexe 6). Ce système de marquage est plus approprié par rapport aux bandes métalliques, bandes plastiques, bandes réfléchissantes ou colliers car ces derniers peuvent causer des infections ou peuvent nuire au déplacement de l'animal (Barclay & Bell, 1988). Les échantillons de tissus prélevés sont conservés dans des tubes contenant de l'EDTA (Ethylène Diamine Tetracétique) pour des études moléculaires ultérieures.

### III.1.4. Méthode de détermination de l'âge

L'âge précis des chauves-souris n'est seulement déterminable que si les individus sont marqués depuis leur naissance. L'estimation de l'âge est ainsi basée sur l'observation directe de certains caractères morphologiques qui sont associés à la croissance des individus. Plusieurs méthodes existent pour l'évaluation de l'âge des chauves-souris mais celle qui a été utilisée est la détermination de la soudure du métacarpe (Anthony, 1988). La soudure du métacarpe avec la phalange correspondante (épiphyses des deux os) des 3<sup>ème</sup> et 4<sup>ème</sup> doigts est éclairée avec une lampe. Deux classes d'âge sont ainsi déterminées : les individus jeunes, qui

présentent une ossification incomplète formée par un cartilage, translucide à la lumière, et les individus adultes avec une ossification complète, opaque à la lumière et de forme bombée.

### **III.1.5. Méthode de détermination du sexe**

Les males sont reconnus par la présence d'un pénis et d'une paire de testicule tandis que les femelles possèdent une paire de mamelles et un orifice vaginal. Le statut de reproduction de l'individu peut ainsi être déterminé (Racey, 1988). Effectivement, la position des testicules (position abdominale, scrotale ou entre abdominale et scrotale) et la coloration de la gorge (qui peut être brune à cause du produit de sécrétion d'une glande) des mâles ainsi que l'état du vagin (perforé ou imperforé), la taille des mamelles (petites ou larges dont souvent sans poils autour) et les informations concernant la gestation des femelles ont aussi été enregistrées (enceinte ou non, symphyse pubienne fermée ou ouverte). La détermination du sexe a été effectuée en observant directement ces caractères morphologiques.

### **III.1.6. Méthode de mensuration externe**

Les mensurations ont été réalisées avec un double décimètre de précision 0,5 mm. Ces mesures concernent les longueurs de l'avant-bras (longueur de l'humérus entre le coude jusqu'au poignet pliant), du corps (distance entre le bout du museau et la dernière vertèbre caudale), de la queue (distance entre la première et la dernière vertèbre caudale), de l'oreille (hauteur depuis l'échancrure jusqu'à l'extrémité distale de l'oreille) et du pied (distance à partir du talon jusqu'à l'extrémité du plus long orteil sans la griffe) (Annexe 3).

### **III.1.7. Méthode de pesage**

Chaque individu capturé a été pesé avec une balance de précision 0,5 g (« Pesola ») qui est noté en gramme (g) avec un décimal. Le poids de l'animal est obtenu en pesant d'abord le pochon avec l'individu dedans, puis le pochon séparément. La différence entre ces deux mesures donne le poids de l'animal. Le poids peut fournir des données caractéristiques pour chaque individu. Les individus qui sont collectés comme spécimens ont été directement pesés à l'aide de la balance.

### **III.1.8. Collecte des mouches (Nycteribiidae et Streblidae) de *Rousettus madagascariensis***

#### **III.1.8.1. Méthode de collecte des spécimens**

Chaque individu de chauves-souris capturées a été examiné de tous leurs mouches ectoparasites (Nycteribiidae et Streblidae) en inspectant toutes les différentes parties du corps (la tête, les oreilles, le patagium, les pieds, la surface dorsale et la surface ventrale) puis en collectant tous les mouches trouvées à l'aide d'une pince fine. Il est pratiquement nécessaire de souffler dans le sens inverse des poils de chaque animal pour mieux repérer les mouches ectoparasites qui s'y réfugient. Chaque pochon contenant les chauves-souris capturées ont été également inspecté minutieusement au cas où des ectoparasites s'y fixaient, puis ils sont aussi collectés et comptés parmi les résultats de l'individu correspondant. Les Nycteribiidae sont facilement collectés puisqu'ils sont incapables de voler mais par contre, les Streblidae qui s'échappent sont comptés et notés dans le fiche de données.

Par la suite, tous les pochons sont exposés au soleil dans le but d'éliminer les ectoparasites s'ils y en restent encore. Ceci est fait afin de limiter les échanges d'ectoparasites entre les individus hôte de la capture précédente avec ceux de la suivante.

#### **III.1.8.2. Conservation et étiquetage**

Toutes les mouches (Nycteribiidae et Streblidae) collectées ont été conservé dans des tubes de capacité 1,5 ml contenant de l'éthanol 90 %. La concentration élevée de l'alcool est nécessaire pour la conservation afin d'effectuer d'éventuelles études moléculaires et systématiques. Chaque tube est propre à chaque individu hôte capturé et porte son numéro d'identité, qui est écrit au crayon sur une étiquette et mis dans le tube.

#### **Remarque pour le cas d'Ankarana :**

Les chauves-souris capturées étaient toutes relâchées après la prise des données individuelles et la collecte des mouches ectoparasites (Nycteribiidae et Streblidae), le lendemain de chaque capture.

### **III.2. Etude au laboratoire**

Les espèces de mouches (Nycteribiidae et Streblidae) ainsi que le sexe de chaque individu collecté ont été identifié au laboratoire de l'association Vahatra. Il n'est pas nécessaire de déterminer le stade de ces ectoparasites puisque chez les Nycteribiidae et Streblidae, ce sont les adultes qui parasitent leur hôte (Dick & Patterson, 2006).



La différence au niveau des familles est évidente du fait que les Nycteribiidae ne possèdent pas d'ailes et que les Streblidae en ont. L'observation sous loupe binoculaire, de grossissement  $10 \times 3$ , était nécessaire pour déterminer la sous-famille, le genre, l'espèce et le sexe des ectoparasites.

### **III.2.1.1. Méthode d'identification des Nycteribiidae**

#### **III.2.1.1.1. Identification spécifique**

La sous famille est identifié en utilisant la clé de détermination de Maa (1975). Les observations reposent sur la forme du thorax, la disposition des sutures thoraciques et des cténidies, la segmentation de l'abdomen et du thorax, et enfin l'insertion des pattes.

La détermination du genre des Nycteribiidae de *Rousettus madagascariensis* suit la clé établie par Theodor (1955) qui est basée sur la morphologie externe. Les critères déterminants sont les suivants : la forme, la taille et la couleur de la tête ; la taille, la pigmentation et la présence ou l'absence des yeux ; la forme des pièces buccales ; la forme du thorax et des sutures qu'il porte ; la forme et la proportion des différents segments des pattes ; la forme et la segmentation du corps ; la présence et les caractéristiques des setae, des cténidies, des soies et des épines sur tous le corps de l'animal.

Celle de l'espèce suit les critères de Theodor (1957). Elle est surtout fondée sur l'arrangement, la disposition et le nombre de seta que porte les différents segments de l'abdomen.

#### **III.2.1.1.2. Détermination du sexe**

Le sexe est déterminé en observant la forme du segment anal, la disposition des setae sur la face dorsale de l'abdomen, la forme des tergites, la présence des plaques génitales pour les femelles et des organes de copulations pour les males (aedeagus et claspers) (Theodor, 1957). Une évidence chez les femelles est également la présence de prépupe (larve) dans leur abdomen, qui est gonflé et de couleur blanchâtre, lorsqu'elles sont gravides.

### **III.2.1.2. Méthode d'identification des Streblidae**

#### **III.2.1.2.1. Identification spécifique**

La sous-famille est identifiée à partir de la clé détermination de Theodor (1968), tandis que le genre et l'espèce sont issus de celle de Maa (1971). La sous-famille est déterminée par la présence ou non d'un dimorphisme sexuel net et de la structure des nervations au niveau

des ailes. Les critères pour déterminer le genre reposent sur la forme de la tête, la présence ou l'absence des yeux, la forme des plaques thoraciques et des insertions des pattes. L'espèce est caractérisée par la taille du corps et d'autres caractères spécifiques.

#### **III.2.1.2.2. Détermination du sexe**

Chez les Streblidae, la forme du segment anal des mâles et des femelles présente une différence nettement visible. L'observation des mâles se porte nécessairement au niveau de leur organe de copulation tandis que celle des femelles concerne la forme de leur segment anal et la taille de leur abdomen lorsqu'elles sont gravides, comme dans le cas des Nycteribiidae.

### **III.3. Analyses des données**

#### **III.3.1. Sex-ratio**

Le sex-ratio est le rapport du nombre d'individus mâles avec celui des femelles dans une population donnée. Il permet de voir la proportion des sexes d'une espèce dans la population.

#### **III.3.2. Indices de parasitisme**

Trois indices sont utilisés pour étudier le parasitisme des mouches (Nycteribiidae et Streblidae) dans le contexte de cette étude à savoir la prévalence, l'intensité parasitaire (Rodhain & Perez, 1985) et l'abondance parasitaire. Le calcul de la prévalence et de l'intensité parasitaire est nécessaire pour avoir un aperçu du taux de parasitisme des Nycteribiidae et des Streblidae chez *Rousettus madagascariensis* même si ces deux indices sont souvent utilisés pour être comparés avec ceux d'autres espèces dans le cas des études de communauté.

##### **III.3.2.1. Prévalence**

La prévalence est le pourcentage d'hôtes infestés par un parasite ou un pathogène donné. Cet indice donne une indication sur le taux d'infestation des parasites chez leur hôte. Elle est calculée de la façon suivante :

$$Prevalence (P) = \frac{\text{nombre d'individus hôtes parasités} \times 100}{\text{nombre d'individus hôtes examinés}}$$

##### **III.3.2.2. Intensité parasitaire**

L'intensité parasitaire est le nombre de parasites de la même espèce exploitant un hôte. Il est donné par la formule suivante :

$$\text{Intensité parasitaire (IP)} = \frac{\text{nombre total de parasites collectés}}{\text{nombre d'individus de l'espèce hôte parasité}}$$

Il permet ainsi d'estimer le nombre moyen de parasites d'une espèce dans une population d'hôte donnée.

### **III.3.2.3. Abondance parasitaire**

L'abondance parasitaire est importante pour étudier les relations hôtes-parasites. Cette valeur ne peut pas être comparée avec celles des autres espèces puisque la différence de nombre d'hôtes infestés est impliquée. Elle donne le nombre moyen de parasites par individu hôte, y compris les hôtes non infestés présentant une intensité parasitaire nul (Whitaker, 1988). Le calcul se fait suivant la formule :

$$\text{Abondance parasitaire (AP)} = \frac{\text{nombre total de parasites collectés}}{\text{nombre d'individus de l'espèce hôte examiné}}$$

### **III.3.3. Etudes statistiques**

La saisie et le prétraitement des données obtenues ont été fait par le tableur Microsoft Excel 2010. Les analyses statistiques sont par contre réalisées par le logiciel RStudio 0.98.1091 et IBM<sup>®</sup> SPSS<sup>®</sup> 21.

#### **III.3.3.1. Test *t* de Student**

C'est un test paramétrique qui permet de comparer deux groupes indépendants, issus d'une même population. Il a pour principe de comparer les moyennes observées des variables de ces groupes. L'hypothèse nulle stipule qu'il y a égalité des deux moyennes entre les deux groupes. Lorsque la probabilité de signification calculée  $p$  est supérieure à 0,05 (seuil de probabilité afin de pouvoir rejeter l'hypothèse nulle), cette hypothèse nulle est retenue. Par contre, elle est rejetée quand  $p$  est inférieure à 0,05 et c'est l'hypothèse alternative qui est acceptée. Ce test est utilisé pour les comparaisons de l'effectif moyen des mouches dans la mesure où les groupes comparés (par exemples entre les sexes ou l'âge de l'hôte) présentent des données paramétriques après le test de normalité.

#### **III.3.3.1. Test *U* de Mann-Whitney**

Ce test est l'équivalent non paramétrique du test  $t$  de Student et il est basé sur la comparaison des médianes. Il est utilisé dans les comparaisons de l'effectif des mouches suivant les types de l'hôte (sexe, âge, etc.) lorsque les données dans les groupes à comparer sont non paramétriques, après test de normalité. L'hypothèse de départ stipule que les variables à tester provenant de l'échantillon considéré ont la même médiane. Si la probabilité

$p$  calculée est supérieure à 0,05, la différence est non significative, donc il n'y a pas de différence entre les deux médianes. Par contre, si  $p$  est inférieure à 0,05, la différence est significative. Dans ce cas, l'hypothèse alternative est retenue.

### **III.3.3.2. Test de Kruskal-Wallis**

C'est un test non paramétrique utilisé pour comparer plus de deux groupes, par exemple dans le cas présent le nombre de mouches suivant l'âge et le sexe de l'hôte (mâle jeune, mâle adulte, femelle jeune et femelle adulte). L'hypothèse nulle confirme que tous les échantillons pris de la population ont les mêmes médianes. Si la probabilité  $p$  calculée est supérieure à 0,05, la différence est non significative, donc il n'y a pas de différence entre les deux médianes. Par contre, si  $p$  est inférieure à 0,05, la différence est significative entre les médianes d'où la rétention de l'hypothèse alternative.

### **III.3.3.3. Test de régression linéaire**

La régression linéaire simple sert à déterminer la relation entre deux variables quantitatives  $x$  et  $y$ . Elle sert en effet à estimer la puissance de cette relation, entre les deux variables. Le principe est que la variation de la réponse du variable  $y$  (effet, réponse ou dépendant) peut être expliquée ou prédit par le variable  $x$  (cause, prédictif ou indépendant). Le résultat du test permet alors de retenir l'hypothèse nulle si la valeur de la probabilité  $p$  est supérieure à 0,05 c'est-à-dire qu'il n'y a pas de relation entre les deux variables. Si  $p$  est inférieure à 0,05, c'est l'alternative qui est retenue, c'est-à-dire que la relation existe. Ce test est utilisé dans l'analyse de la correspondance entre la longueur de l'avant-bras de *Rousettus madagascariensis* et de l'abondance des mouches ectoparasites, afin de voir s'il y a une relation entre la superficie corporelle de l'hôte et le nombre de mouches associé.

## Partie IV. RESULTATS ET INTERPRETATIONS

### IV.1. Résultats de capture de *Rousettus madagascariensis*

A Ankarana et Anjohibe, respectivement 252 et 45 individus de *Rousettus madagascariensis* ont été capturés et ont été tous examinés de leurs mouches ectoparasites (Tableau 1). Le cas d'Ankarana présente deux individus de recaptures durant les neuf nuits d'échantillonnages. A Anjohibe, cinq nuits de capture ont été effectuées, d'où la faible taille de l'échantillon par rapport à celle d'Ankarana.

Tableau 1. Résultats de capture de *Rousettus madagascariensis* dans les sites d'Ankarana et d'Anjohibe

Site	Ankarana	Anjohibe
Effectif des mâles	147	20
Effectif des femelles	105	25
Effectif total	252*	45

\* : inclus deux individus de recaptures

### IV.2. Résultats de l'identification des mouches de chauves-souris

Les mouches ectoparasites de *Rousettus madagascariensis* sont *Eucampsipoda madagascariensis* (Nycteribiidae) (Theodor, 1957 ; Tortosa *et al.*, 2013) et *Megastrebla wenzeli* (Streblidae) (Maa, 1971). Ces résultats ont été reconfirmés dans cette étude d'après les identifications.

#### IV.2.1. *Eucampsipoda madagascariensis*

La position taxonomique de cette espèce est la suivante :

Règne :	ANIMALIA
Embranchement :	ARTHROPODA
Classe :	INSECTA
Sous-classe :	PTERYGOTA
Ordre :	DIPTERA
Sous-ordre :	BRACHYCERA
Super-famille :	HIPPOBOSCOIDEA
Famille :	NYCTERIBIIDAE Samouelle, 1819
Sous-famille :	CYCLOPODIINAE Maa, 1965
Genre et espèce :	<i>Eucampsipoda madagascariensis</i> Theodor, 1955

*Eucampsipoda madagascariensis* mesure entre 2 à 3 mm de longueur. Elle a une tête comprimée latéralement, pigmentée dorsalement et porte des yeux simples non pigmentés. Le thorax est de forme pentagonale et large postérieurement. Les cténidies (épines alignées en peignes) thoraciques et abdominales sont épaisses et émoussées. Le mésonotum (la partie supérieure du mésothorax) est étroit et large postérieurement. Les sutures obliques sur les plaques sternales sont bien marquées. Les tibias sont longs, cylindriques, et portent deux rangées de courts setae (poils microscopiques aidant à la fixation de l'animal sur l'hôte). Le premier et le deuxième tergite de l'abdomen sont fusionnés. Chez les femelles, la segmentation de l'abdomen est réduite tandis que chez le mâle elle est normale. La plaque génitale ventrale de la femelle est divisée en deux sclérites portant des épines et la plaque dorsale est bombée et arrondie antérieurement. Les mâles portent des organes de copulation : l'aedeage (organe reproductif des mâles, un des éléments de l'armature génitale), qui est tubulaire avec un large endocephallus (organe d'intromission) et les claspers (organes de fixation à la femelle pendant l'accouplement) qui sont droits, fins, longs, couverts de poils et d'épines très réduits, disposés dorsalement. Par ailleurs, les femelles présentent sur leur abdomen, dorsalement, de longs setae divisés en deux groupes, antérieure et postérieure, dont une ou deux paires sont situés entre les deux. L'abdomen des femelles qui portent les prépuces est renflé et la taille varie proportionnellement suivant le stade de développement de la larve (Photos en Annexe 5).

#### **IV.2.2. *Megastrebla wenzeli***

Cette espèce appartient à la classification suivante :

Règne :	ANIMALIA
Embranchement :	ARTHROPODA
Classe :	INSECTA
Sous-classe :	PTERYGOTA
Ordre :	DIPTERA
Sous-ordre :	BRACHYCERA
Super-famille :	HIPPOBOSCOIDEA
Famille :	STREBLIDAE Kolenati, 1863
Sous-famille :	NYCTERIBOSCINAE Speiser, 1900
Genre et espèce :	<i>Megastrebla wenzeli</i> Jobling, 1952

*Megastrebla wenzeli* mesure entre 3,7 à 4,1 mm de longueur et est de couleur marron jaunâtre. Elle a une tête arrondie de couleur plus sombre que le corps et porte des yeux à simples facettes. Les ailes portent cinq nervures longitudinales bien sclérotinisées et présentent une courte nervure anale, formant une cellule. Le vertex postérieur (sommet de la voûte crânienne de la tête de l'insecte, section située immédiatement en arrière du front entre les yeux) s'étend entre les vertices latéraux. Le prosternum (sclérite de la face ventrale du prothorax) est large et triangulaire. Les insertions des coxae des pattes antérieures se situent en avant de la plaque sternale du thorax et sont largement séparés. L'alula (lobe membraneux situé à la base de l'aile de certains diptères) est bien développée. Chez les mâles, le genitalia (ensemble des pièces de l'armature génitale à l'extrémité de l'abdomen) est rétracté au repos et la partie externe est réduite en une petite extension digitiforme. Une surface avec un disque est présente sur la face ventrale de l'abdomen des femelles. Les femelles qui portent les prépuces ont également l'abdomen développé (Photos en Annexe 5).

### IV.3. Effectif et sex-ratio des mouches

#### IV.3.1. Effectif et proportion des espèces collectés

A Ankarana, *Eucampsipoda madagascariensis* représente 93,0 % des mouches collectées sur *Rousettus madagascariensis* et *Megastrebla wenzeli* 7,0 %. Les résultats d'Anjohibe sont 99,0 % et 1,0 % respectivement pour *Eucampsipoda madagascariensis* et *Megastrebla wenzeli*. Le Tableau 2 représente les détails des nombres de mouches ectoparasites sur tous les individus hôtes examinés dans les deux sites.

Tableau 2. Effectif des mouches ectoparasites dans les sites d'Ankarana et d'Anjohibe

Site	Ankarana	Anjohibe
<b>Espèce</b>		
<i>Eucampsipoda madagascariensis</i>	1421	206
<i>Megastrebla wenzeli</i>	107	2
<b>Effectif total</b>	1528	208

#### IV.3.2. Sex-ratio et proportion des femelles reproductives

##### IV.3.2.1. *Eucampsipoda madagascariensis*

Les résultats du test  $U$  de Mann-Whitney ( $W = 21596$ ,  $p < 0,001$ ) montrent qu'*Eucampsipoda madagascariensis* présente un excès du nombre de mâles par rapport au

nombre de femelles. A Ankarana, 59,4 % des spécimens recensés sur *Rousettus madagascariensis* sont des mâles tandis que 40,6 % sont des femelles. Cet excès de mâles est également constaté pour le cas d'Anjohibe (test *U* de Mann-Whitney,  $W = 1453$ ,  $p = 0,002$ ). Ils dominent les femelles avec 61,2 % contre 38,8 %.

De plus le sex-ratio, qui est le rapport du nombre d'individus mâles avec celui des femelles, à une valeur supérieure à 1 pour *Eucampsipoda madagascariensis* dans les deux sites (Tableau 3). Ainsi, il y a une dominance des mâles en faveur des femelles, en termes d'effectif, dans la population d'*Eucampsipoda madagascariensis*.

Tableau 3. Sex-ratio d'*Eucampsipoda madagascariensis* dans les sites d'Ankarana et d'Anjohibe.

Site	Effectif des mâles	Effectif des femelles	Effectif total	Sex-ratio
Ankarana	844	577	1421	1,46 (1/0,68)
Anjohibe	126	80	206	1,57 (1/0,63)

A Ankarana, les femelles sont à 74,9 % gravides (portent une prépupe dans leur abdomen) contre 25,1 % qui ne le sont pas (Figure 8). Cette différence est justifiée par le test *U* de Mann-Whitney ( $W = 46966$ ,  $p < 0,001$ ). A Anjohibe, les femelles gravides et non gravides sont représentées respectivement par 71,2 % et 28,7 % (Figure 9). La différence est également significative d'après le test *U* de Mann-Whitney ( $W = 1453$ ,  $p < 0,001$ ).

A peu près plus de la moitié d'*Eucampsipoda madagascariensis* collectés sont donc des individus mâles. Parmi les femelles, celles qui sont gravides en sont représentés environ par les 3/4 des spécimens collectés.

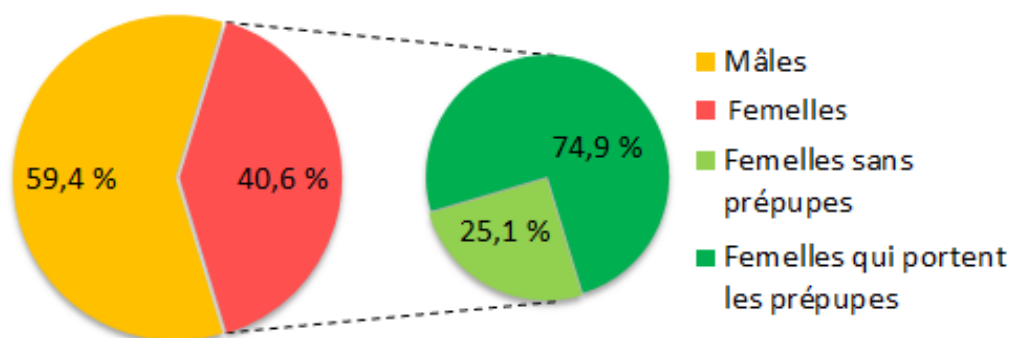


Figure 8. Proportion des sexes d'*Eucampsipoda madagascariensis* collectés à Ankarana



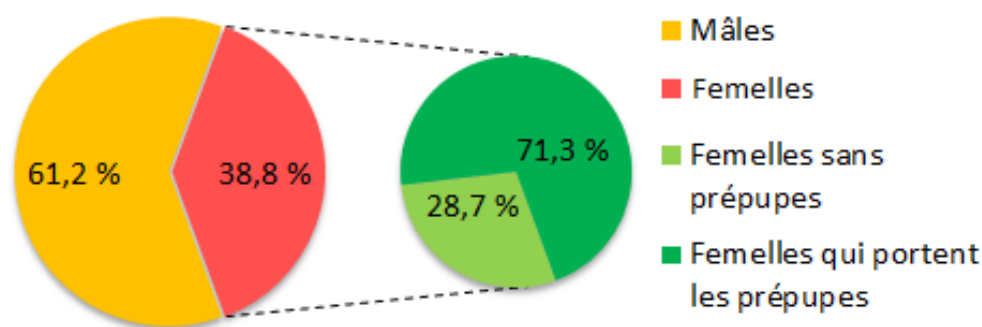


Figure 9. Proportion des sexes d'*Eucampsipoda madagascariensis* collectés à Anjohibe

#### IV.3.2.2. *Megastrebla wenzeli*

Pour *Megastrebla wenzeli*, un total de 107 individus ont été collectés dont neuf individus se sont échappés au moment de la manipulation des individus hôtes. L'effectif des spécimens qui ont été identifiés de leur sexe est représenté dans le Tableau 4. Le sex-ratio, dans le site d'Ankarana, d'après les données disponibles est alors de 0,96 (1/1,04). Cette valeur montre que l'effectif des femelles excède légèrement celui des mâles, mais la différence n'est pas significative d'après le test *U* de Mann-Whitney ( $W = 31662,5$ ,  $p = 0,93$ ), et que les proportions sont sensiblement égales. Elle est toutefois incertaine à cause des quelques individus qui se sont envolés et dont les sexes n'ont pas été déterminé. Pour le cas de la région d'Anjohibe, deux individus de *Megastrebla wenzeli* seulement ont pu être collectés.

Tableau 4. Sex-ratio de *Megastrebla wenzeli* dans le site d'Ankarana

Effectif des mâles	Effectif des femelles	Effectif total	Sex-ratio
48	50	107*	0,96 (1/1,04)

\* : inclus les spécimens dont le sexe n'a pas pu être identifié

Parmi les femelles, 76 % portent les prépuces et 24 % ne sont pas gravides (Figure 10). D'après le test *U* de Mann-Whitney, il y a une différence significative entre l'effectif de ces deux catégories de femelles ( $W = 29102,5$ ,  $p < 0,001$ ). Ainsi, les femelles reproductives dominent.

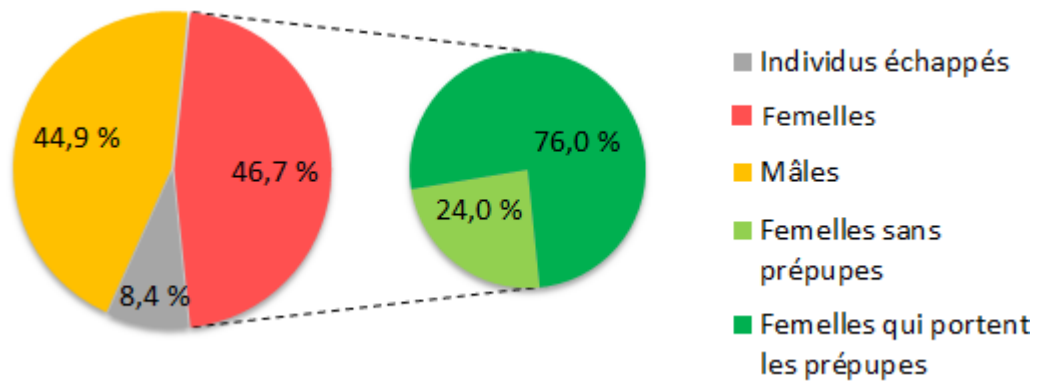


Figure 10. Proportion des sexes de *Megastrebla wenzeli* collectés à Ankarana

#### IV.4. Prévalence, intensité parasitaire et abondance parasitaire

Sur le tableau ci-dessous sont représentées les valeurs des indices de parasitismes d'*Eucampsipoda madagascariensis* et de *Megastrebla wenzeli* dans les deux sites d'études.

Tableau 5. Effectif de *Rousettus madagascariensis* parasités par les mouches, prévalence, intensité parasitaire et abondance parasitaire suivant les sites

Site	n	nHP		P (%)		IP		AP	
		<i>E. m.</i>	<i>M. w.</i>	<i>E. m.</i>	<i>M. w.</i>	<i>E. m.</i>	<i>M. w.</i>	<i>E. m.</i>	<i>M. w.</i>
Ankarana	252*	249	74	98,8	29,3	5,70	1,44	5,63	0,42
Anjohibe	45	43	2	97,8	4,4	4,79	1,00	4,58	0,04

\* : Inclus deux individus de recapture

n : Effectif des individus de *Rousettus madagascariensis* capturés et examinés

nHP : Nombre d'individus hôtes parasités

P (%) : Prévalence exprimée en pourcentage

IP : Intensité parasitaire

AP : Abondance parasitaire

*E. m.* : *Eucampsipoda madagascariensis*

*M. w.* : *Megastrebla wenzeli*

##### IV.4.1. Prévalence (taux de parasitisme) et intensité parasitaire

La prévalence d'*Eucampsipoda madagascariensis* ou le pourcentage d'hôte parasité par cette espèce est très élevé que ce soit à Ankarana (98,8 %) ou à Anjohibe (97,8 %). Celle de *Megastrebla wenzeli* est nettement moins élevée (29,3 % à Ankarana et 4,4 % à Anjohibe) (Tableau 5). *Rousettus madagascariensis* est donc plus parasité par *Eucampsipoda madagascariensis* que par *Megastrebla wenzeli*.

L'intensité parasitaire est également plus élevée pour *Eucampsipoda madagascariensis*. Les résultats montrent que les individus hôtes parasités comportent en moyenne plus d'*Eucampsipoda madagascariensis* que de *Megastrebla wenzeli* (IP dans le Tableau 5).

#### IV.4.2. Abondance parasitaire

L'abondance parasitaire ou le nombre moyen de parasites par hôte infesté pour *Eucampsipoda madagascariensis* est plus élevé que celle de *Megastrebla wenzeli* (Tableau 5). Ce paramètre donne à la fois des informations sur la dispersion des parasites dans la population hôte et leur taux d'infestation car elle tient compte aussi bien des hôtes non parasités que ceux qui sont parasités et également de l'intensité parasitaire. La valeur inférieure à 1 indique que le nombre de *Megastrebla wenzeli* sur chaque individu hôte est généralement faible, pouvant même tendre vers zéro ce qui veut dire que tous les individus hôtes ne sont pas parasités par cette espèce et que le nombre moyen sur les individus parasités est faible (voir intensité parasitaire, Tableau 5). Par contre, la valeur supérieure à 1 de celle d'*Eucampsipoda madagascariensis* montre que cette espèce est distribuée sur l'ensemble de la population hôte et ceci avec un effectif moyen par hôte significativement élevé par rapport à celui de *Megastrebla wenzeli* (test *U* de Mann-Whitney,  $W = 61947,5$ ,  $p < 0,001$  ;  $W = 1977$ ,  $p < 0,001$  respectivement pour Ankarana et Anjohibe) (Figure 11). La cohabitation de ces deux espèces sur un même individu hôte laisse déduire que l'abondance de *Megastrebla wenzeli* pourrait être influencée par celle d'*Eucampsipoda madagascariensis*.

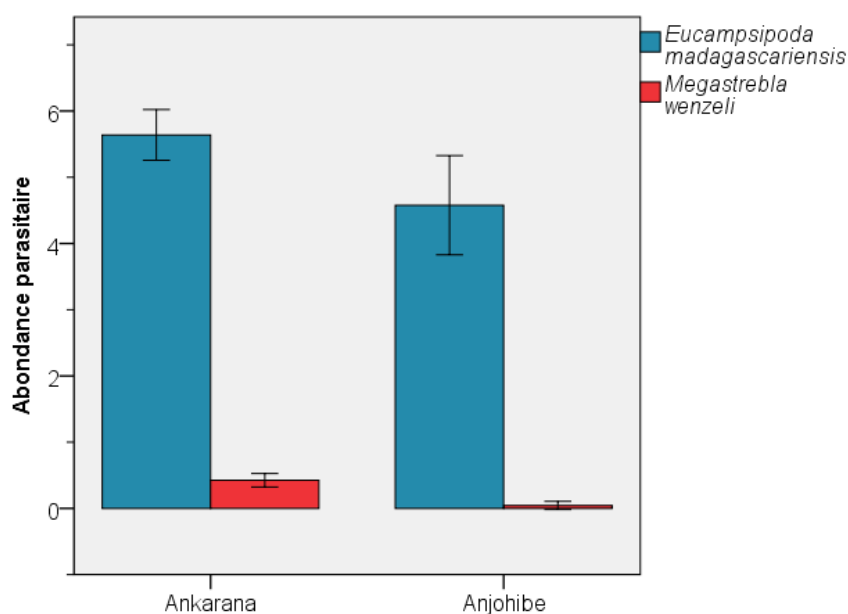


Figure 11. Abondance parasitaire des mouches dans les deux sites. Les barres d'erreurs représentent l'intervalle de confiance (95 %)

## IV.5. Interactions « hôtes – parasites » entre les mouches de chauves-souris (*Eucampsipoda madagascariensis* et *Megastrebla wenzeli*) et *Rousettus madagascariensis*

### IV.5.1. Relation entre la superficie de l'habitat (surface du corps de *Rousettus madagascariensis*) et l'effectif des mouches

L'habitat disponible (fourrure et patagium) de ces mouches est défini par la surface corporelle de *Rousettus madagascariensis*. L'importance de l'envergure d'un individu caractérise alors la superficie de l'habitat. En effet, la longueur de leur avant-bras (Annexe 4) permet d'estimer la surface du corps car la dimension totale de l'habitat est définie lorsque les ailes sont déployées. La surface totale est donc l'ensemble de l'étendue du corps et des ailes. Les résultats du test de régression linéaire admet une variation significative ( $r^2 = 0,12$ ,  $F = 34,4$ ,  $p < 0,001$ ). Ainsi, le nombre de mouches (*Eucampsipoda madagascariensis* et *Megastrebla wenzeli*) sur chaque individu de *Rousettus madagascariensis* dépend de la superficie corporelle de celle-ci : plus la taille de l'animal est importante, plus le nombre de mouches associé est élevé. La valeur de  $r^2$  signifie que, d'après les données, 12 % de la variation dans la réponse de la variable « nombre de mouches » est prédit par la « longueur de l'avant-bras » de *Rousettus madagascariensis*. La régression linéaire permet ainsi d'obtenir la droite des moindres carrés d'équation  $y = 0,29x - 15,44$ .

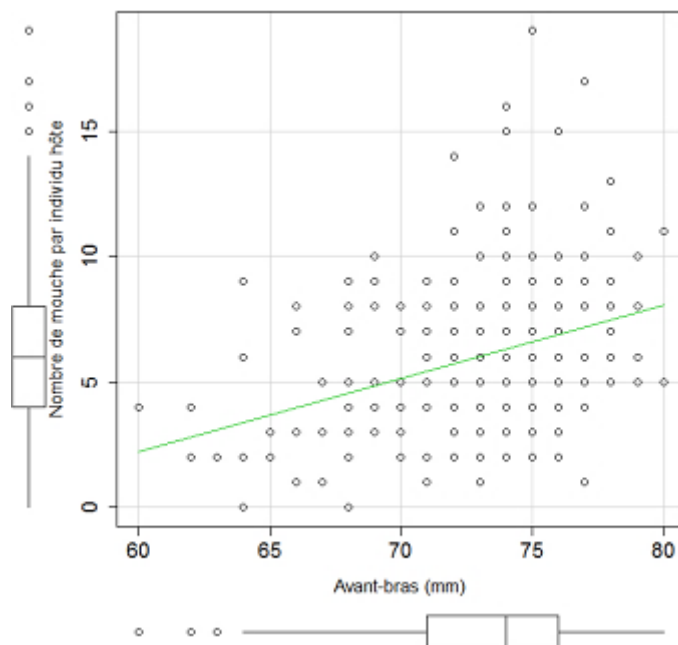


Figure 12. Relation entre le nombre de mouches de chauves-souris par individu hôte et la longueur de l'avant-bras de *Rousettus madagascariensis*. Pour les boîtes de dispersions, le trait au milieu indique la médiane, les deux autres représentent le premier et le deuxième quartile et les ronds correspondent aux valeurs extrêmes de la variable.

#### IV.5.2. Influence de l'âge et du sexe de *Rousettus madagascariensis* sur l'abondance des mouches ectoparasites

L'âge de *Rousettus madagascariensis* est catégorisé en deux : les individus jeunes et les adultes qui sont définis selon l'ossification au niveau de leurs doigts (voir la partie méthodologie).

##### IV.5.2.1. *Eucampsipoda madagascariensis*

D'après les résultats, selon l'âge et le sexe de *Rousettus madagascariensis*, l'effectif moyen de *Eucampsipoda madagascariensis* est significativement élevé chez les adultes (test  $U$  de Mann-Whitney,  $W = 3990$ ,  $p < 0,001$ ) et chez les mâles (test  $U$  de Mann-Whitney,  $W = 10692$ ,  $p < 0,001$ ). Le test non paramétrique de Kruskal-Wallis ( $\chi^2 = 35,57$ ,  $ddl = 3$ ,  $p < 0,001$ ) a permis de confirmer que statistiquement, il y a une différence significative entre l'effectif moyen d'*Eucampsipoda madagascariensis* sur les individus hôte en tenant compte de leur sexe et de leur âge (mâle jeune, femelle jeune, mâle adulte, femelle adulte) (Figure 13). En comparant par paire ces différents groupes, entre les jeunes mâles et femelles, la différence n'est pas significative (test  $t$  de Student,  $t = -1,97$ ,  $ddl = 60$ ,  $p = 0,053$ ), par contre chez les adultes, une différence nette est observée entre les deux sexes (test  $U$  de Mann-Whitney,  $W = 2535$ ,  $p < 0,001$ ).

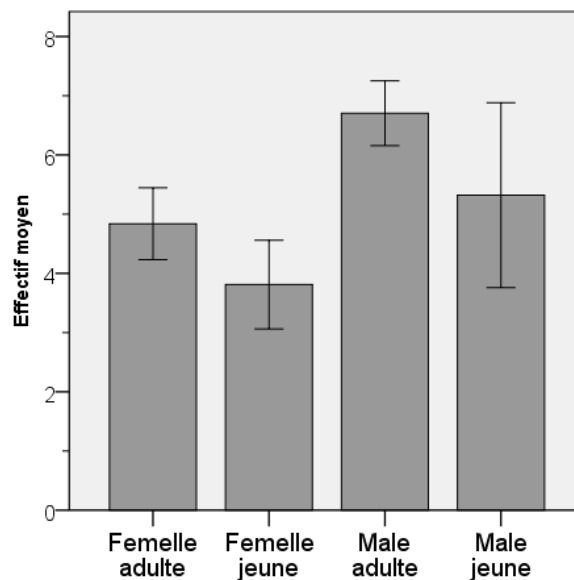


Figure 13. Abondance moyenne d'*Eucampsipoda madagascariensis* selon l'âge et le sexe de *Rousettus madagascariensis*. Les barres d'erreurs représentent l'intervalle de confiance (95 %)

Il semble alors que le nombre moyen d'*Eucampsipoda madagascariensis* sur chaque individu hôte est généralement influencée par leur sexe et leur âge, et que ce sont les mâles adultes qui sont les plus parasités ( $6,7 \pm 3,0$  mouches).

#### IV.5.2.2. *Megastrebla wenzeli*

Le même principe est adopté pour le cas de *Megastrebla wenzeli* afin de déterminer l'interaction de cette espèce d'ectoparasite avec l'âge et le sexe de l'hôte. Le test *U* de Mann-Whitney révèle que l'effectif moyen de *Megastrebla wenzeli* sur chaque individu hôte suivant l'âge ( $W = 5836,5$ ,  $p = 0,95$ ) et le sexe ( $W = 7263,5$ ,  $p = 0,32$ ) est le même. Cette différence non significative est confirmée par le test de Kruskal-Wallis ( $\chi^2 = 3,872$ ,  $ddl = 3$ ,  $p = 0,27$ ) en considérant en même temps l'âge et le sexe de l'hôte. La distribution de *Megastrebla wenzeli* pourrait alors être aléatoirement indépendante de l'âge et du sexe de *Rousettus madagascariensis*.

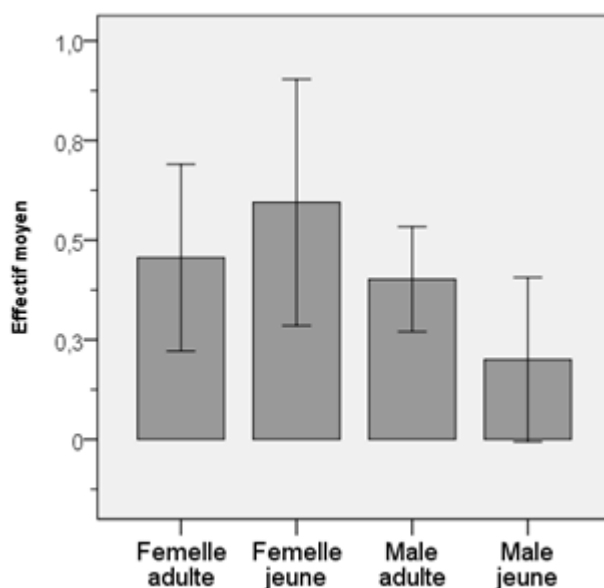


Figure 14. Abondance moyenne de *Megastrebla wenzeli* selon l'âge et le sexe de *Rousettus madagascariensis*. Les barres d'erreurs représentent l'intervalle de confiance (95 %)

#### IV.5.3. Influence de l'état de reproduction de *Rousettus madagascariensis* sur l'abondance des mouches de chauves-souris

Les échantillons d'Anjohibe comportent de nombreuses femelles enceintes de *Rousettus madagascariensis*, adultes et sub-adultes compris. L'abondance d'*Eucampsipoda madagascariensis* sur les femelles de l'hôte est calculée afin de déterminer si la colonisation de cette espèce est liée à son cycle de reproduction. Par le test *t* de Student ( $t = 0,467$ ,

ddl = 3,411,  $p = 0,67$ ), l'effectif moyen d'*Eucampsipoda madagascariensis* sur les deux stades de reproduction (enceintes et non enceintes) de l'hôte ne présente pas une différence significative (Figure 15). Il en découle que l'abondance d'*Eucampsipoda madagascariensis* pourrait ne pas avoir de relation directe avec l'état de gestation des femelles de *Rousettus madagascariensis*.

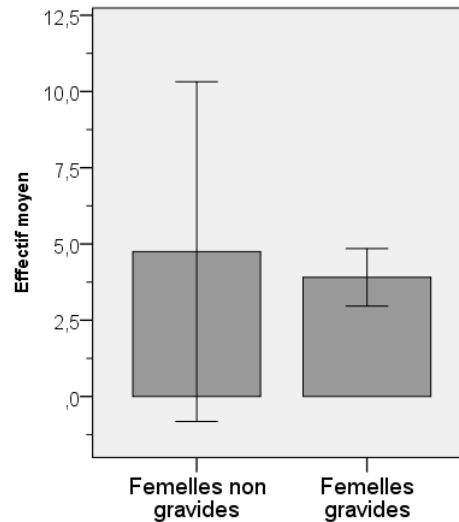


Figure 15. Abondance moyenne d'*Eucampsipoda madagascariensis* selon l'état de reproduction des femelles de *Rousettus madagascariensis*. Les barres d'erreurs représentent l'intervalle de confiance (95 %)

Le cas de *Megastrebla wenzeli* ne peut pas être appliqué dans cette analyse d'après les données disponibles puisqu'il n'y a que deux individus collectés à Anjohibe, or seules les données de cette région permettent l'analyse du fait que la structure de la population de *Rousettus madagascariensis* échantillonnée comporte des individus enceintes.

#### IV.5.4. Préférence des sexes d'*Eucampsipoda madagascariensis* vis-à-vis du sexe de *Rousettus madagascariensis*

Les abondances des mâles et des femelles d'*Eucampsipoda madagascariensis* sont comparés séparément entre les deux sexes de l'hôte (Figure 16). Ainsi, le test  $U$  de Mann-Whitney ( $W = 10154,5$ ,  $p < 0,001$ ) révèle que l'abondance des mâles d'*Eucampsipoda madagascariensis* est significativement élevée chez les mâles de l'hôte que chez les femelles. Il en est de même pour les femelles de cette espèce de mouche (test  $U$  de Mann-Whitney,  $W = 9789$ ,  $p < 0,001$ ). Ainsi, ce sont les mâles de *Rousettus madagascariensis* qui sont les

plus parasités par les mâles et les femelles d'*Eucampsipoda madagascariensis*. La distribution selon leur sexe semblerait donc indépendante de celui de l'hôte.

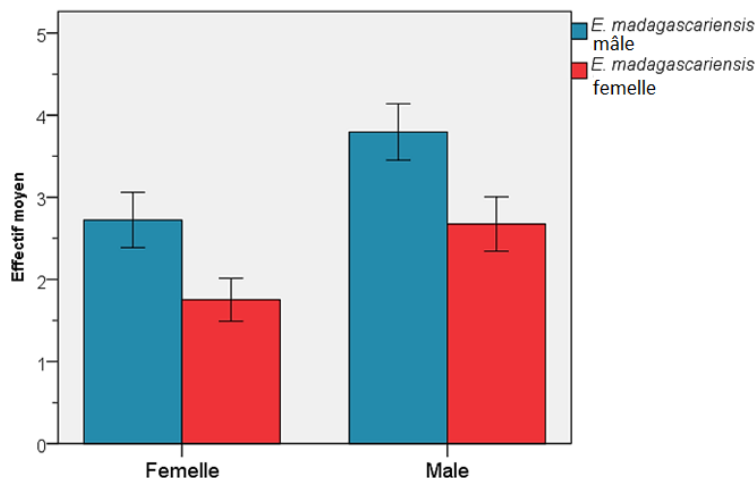


Figure 16. Abondance moyenne d'*Eucampsipoda madagascariensis* mâles et femelles selon le sexe de *Roussettus madagascariensis*. Les barres d'erreurs représentent l'intervalle de confiance (95 %)

#### IV.5.5. Stratégie de reproduction des mouches de chauves-souris vis-à-vis du sexe et du cycle de reproduction chez *Roussettus madagascariensis*

##### IV.5.5.1. *Eucampsipoda madagascariensis*

L'abondance des femelles qui portent les prépuces (larves) est comparée premièrement selon le sexe de *Roussettus madagascariensis* et deuxièmement selon l'état de reproduction des femelles (enceintes et non enceintes). Ces comparaisons permettent de connaître si les mouches ont une stratégie de reproduction liée au sexe et à l'état de reproduction de l'hôte.

D'après le test U de Mann-Whitney ( $W = 8903$ ,  $p = 0,033$ ), les femelles qui portent les larves sont significativement plus abondantes chez les mâles que chez les femelles de l'hôte (Figure 17, à gauche). Par contre, chez les individus hôtes enceintes et non enceintes, il n'y a pas une variation significative (test U de Mann-Whitney,  $W = 50,5$ ,  $p = 0,533$ ) (Figure 17, à droite). Ainsi, il est déduit que les femelles d'*Eucampsipoda madagascariensis* qui portent les prépuces parasitent plus les individus hôtes mâles que les femelles, et que la gestation de femelle de *Roussettus madagascariensis* semble n'a pas d'influence sur leur distribution au niveau de la population.



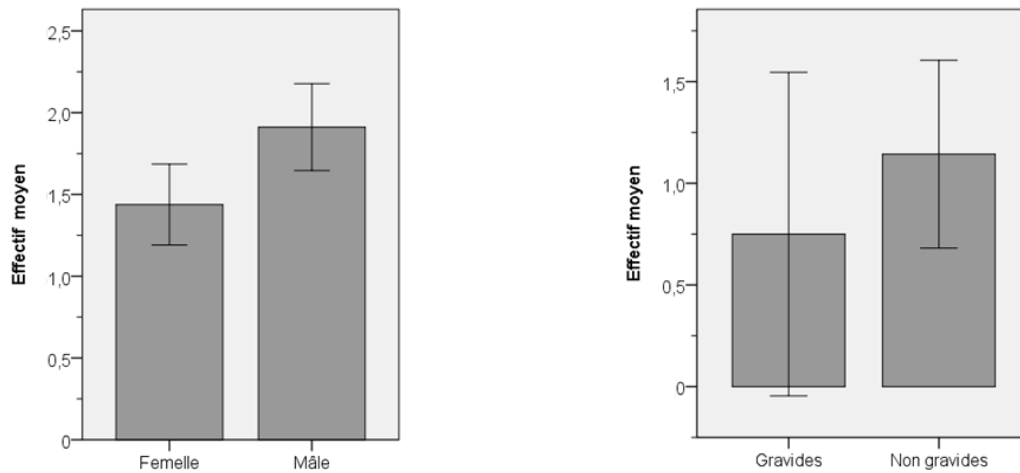


Figure 17. Abondance moyenne des femelles reproductives d'*Eucampsipoda madagascariensis* selon le sexe (à gauche) et l'état de gestation (à droite) de *Rousettus madagascariensis*. Les barres d'erreurs représentent l'intervalle de confiance (95 %)

#### IV.5.5.2. *Megastrebla wenzeli*

La même analyse a été effectuée pour *Megastrebla wenzeli* femelles qui porte les prépuces. Selon le sexe de *Rousettus madagascariensis*, le test *U* de Mann-Whitney ( $W = 7453$ ,  $p = 0,41$ ) n'admet pas une différence significative de l'abondance. L'analyse suivant l'état de reproduction des hôtes femelles ne peut pas être réalisée à cause du faible échantillon de cette espèce à Anjohibe. Il se peut alors que les femelles de *Megastrebla wenzeli* reproductives n'aient pas de préférence vis-à-vis du sexe de l'hôte.

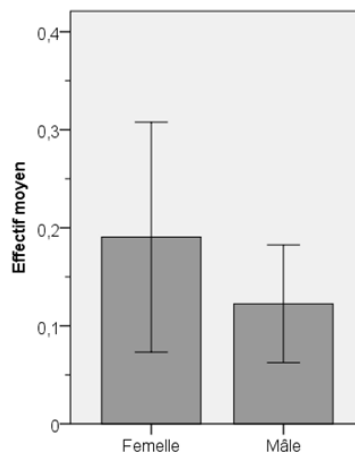


Figure 18. Abondance moyenne des femelles reproductives de *Megastrebla wenzeli* selon le sexe de *Rousettus madagascariensis*. Les barres d'erreurs représentent l'intervalle de confiance (95 %)

#### IV.5.6. Importance de la sécrétion de la glande cervicale de *Rousettus madagascariensis* pour les mouches ectoparasites

Les individus hôtes mâles ont été catégorisés en trois groupes selon le degré de coloration du pelage de leur gorge : ceux à gorges brunes, ceux à gorge partiellement brune et ceux qui ne présentent pas de coloration. La coloration est plus accentuée selon que la sécrétion de la glande cervicale est importante et réciproquement avec l'intensité de l'odeur émise (Mainoya & Howell, 1979). D'après le test de Kruskal-Wallis ( $\chi^2 = 12,771$ , ddl = 3,  $p = 0,005$ ), l'abondance des mouches diffère significativement entre les individus de *Rousettus madagascariensis* mâles appartenant à ces trois groupes (Figure 19). Une comparaison par paire de ces groupes vérifie que la différence subsiste entre les mâles à gorges brunes et ceux qui n'ont pas de coloration (test  $U$  de Mann-Whitney,  $W = 1913$ ,  $p = 0,002$ ). Par contre il n'y a pas de différence entre ceux à gorges partiellement brune et ceux à gorges non colorés (test  $U$  de Mann-Whitney,  $W = 340$ ,  $p = 0,082$ ) et entre ceux à gorges partiellement colorés et non colorés (test  $U$  de Mann-Whitney,  $W = 994$ ,  $p = 0,378$ ). Ainsi, les mouches sont plus abondantes chez les mâles de l'hôte dont le pelage de la gorge est brun, ce qui veut dire qu'elles pourraient avoir une attirance pour ces derniers.

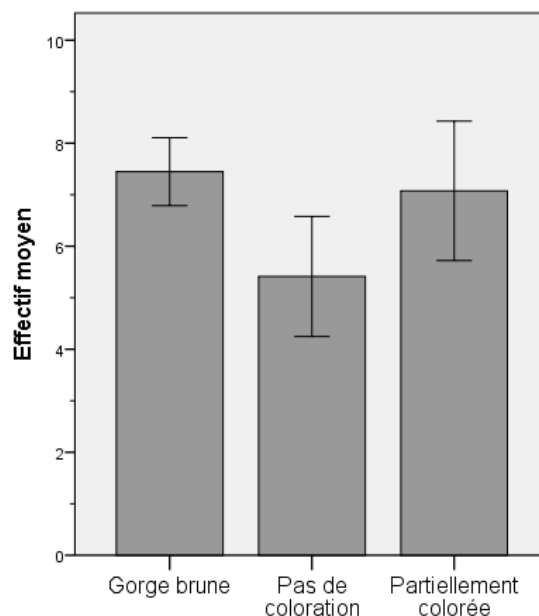


Figure 19. Abondance moyenne des mouches selon la couleur du pelage au niveau de la gorge des mâles de *Rousettus madagascariensis*. Les barres d'erreurs représentent l'intervalle de confiance (95 %)

#### IV.6. Recolonisation de l'habitat par les mouches de chauves-souris

Deux recaptures de *Rousettus madagascariensis* ont eu lieu à Ankarana et ils ont été examinés de toutes leurs mouches ectoparasites. Les détails sur leur âge et leur sexe ainsi que le nombre de mouches qui leurs sont associées sont illustrés dans le Tableau 6.

Tableau 6. Individus de *Rousettus madagascariensis* recapturés avec le nombre de mouches correspondant

	Hôte	<i>Eucampsipoda madagascariensis</i>	<i>Megastrebla wenzeli</i>	Total
<b>Recapture 1</b>	Mâle adulte	1	3	4
<b>Recapture 2</b>	Mâle adulte	11	2	13

La première recapture comporte quatre mouches dont trois *Megastrebla wenzeli*, ce qui est un effectif assez élevé pour cette espèce puisque le nombre moyen de cet ectoparasite par individu hôte est de 0,42. La deuxième recapture, par contre, est dominée par *Eucampsipoda madagascariensis* avec un effectif de 11. Ce nombre est également élevé comparé à l'abondance parasitaire (nombre moyen) de cette espèce, qui est 5,63. Il est constaté qu'il y a une recolonisation rapide et abondante des mouches sur *Rousettus madagascariensis*. La première recapture est obtenue à la sixième nuit d'échantillonnage et la deuxième à la septième nuit.

## Partie V. DISCUSSION

### V.1. Sex-ratio et proportion des femelles reproductives

L'excès des mâles chez *Eucampsipoda madagascariensis* est remarqué que ce soit à Ankarana ou à Anjohibe. Ceci peut être expliqué, d'une part, par le cycle et le mode de vie des mouches elles-mêmes, et d'autre part, par celui de l'hôte.

En général, la différence de taille entre les mâles et les femelles d'*Eucampsipoda madagascariensis* n'est pas évidente. Par contre, les femelles gravides ont l'abdomen gonflé les rendant facilement visible même dans la fourrure de l'hôte. Ainsi, ces femelles peuvent être plus facilement exposées aux risques d'être sélectionnées et nettoyées par l'hôte par rapport aux mâles lors du toilettage. Or, les femelles sont majoritairement gravides, ce qui augmente leur probabilité d'être épouillé. En effet, le toilettage est l'un des comportements le plus fréquemment observé chez les mammifères (Hart, 1990 ; Moore, 2002). Cardiff et ses collaborateurs (2012) ont également montré que *Rousettus madagascariensis* pratique ce type de comportement.

Une autre explication de l'abondance élevée des mâles pourrait être également liée à la stratégie de reproduction même de l'espèce. Vu que les femelles quittent leur hôte lors de la déposition de la prépupe (Dick & Patterson, 2006), elles ne peuvent pas donc être collectées et recensées lors de la capture des chauves-souris, dans le cas présent *Rousettus madagascariensis*. Etant donné que les femelles sont presque toujours en stade de reproduction pendant leur vie adulte (Dick & Patterson, 2006), le calcul du sex-ratio peut alors être biaisé en faveur des mâles.

La longévité des mâles par rapport aux femelles pourrait par ailleurs constituer un autre facteur influençant le sex-ratio (Dick & Patterson, 2008). Bien qu'aucune étude n'ait pas encore cerné ce sujet sur *Eucampsipoda madagascariensis*, cette hypothèse pourrait être considérée d'après les résultats. Pourtant Marshall (1970), lors d'une étude sur *Basilina hispida* (Nycteribiidae), a identifié que les femelles adultes ont une durée de vie plus longues que les mâles. D'autres espèces de mouches hippoboscid appartenant à d'autres familles présente également ce cas (Evans, 1950 ; Corbet, 1956). Une étude approfondie mérite alors d'être effectuée compte tenu de ce propos.

Concernant la méthodologie pour déterminer le sex-ratio, un échantillonnage limité peut être biaisé car il peut varier saisonnièrement (Marshall 1981b). L'évaluation basée au cours

d'un temps et d'un échantillonnage limités ne permet pas ainsi d'obtenir tout l'ensemble des mâles et des femelles d'une population donnée. L'échantillonnage à Ankarana est donc plus adéquat par rapport à celui d'Anjohibe. Mais une collecte pendant les autres saisons de l'année permettrait d'apporter plus d'informations sur le sex-ratio.

Les résultats obtenus pour *Megastrebla wenzeli* montre une légère dominance des femelles en termes d'effectif bien que les proportions soient sensiblement égales, du moins pour le cas d'Ankarana. Il est cependant difficile d'affirmer un tel constat puisque quelques espèces se sont envolées au cours de la manipulation des individus hôtes et probablement au moment de la capture, alors leur sexe n'a pas pu être identifié au laboratoire, de plus la différence entre le nombre de mâles et de femelles n'est pas significative. Le sex-ratio peut alors être incertain. Cependant, les résultats d'une recherche sur plusieurs espèces de Streblidae de Venezuela présentent un excès de mâle par rapport aux femelles (Dick & Patterson, 2008) même si en général chez les insectes ectoparasites le sex-ratio est biaisé en faveur des femelles (Marshall, 1981b).

Chez les femelles d'*Eucampsipoda madagascariensis* et de *Megastrebla wenzeli*, la proportion élevée de celles qui portent les prépuces pourrait être liée à leur mode de reproduction. En effet, dès la sortie de la puppe, les mouches sont déjà mature sexuellement et d'habitude s'accouplent immédiatement (Dick & Patterson, 2006). Il a été déterminé chez *Basilina hispida* (Nycteribiidae) qu'un accouplement peut donner plusieurs progénitures même si une femelle ne peut porter qu'une larve car elles sont apparemment capables de stocker le sperme (Marshall, 1970). Les femelles passent ainsi la majorité de leur vie en état gestatif. Toutefois, les espèces de mouches étudiées dans le cadre de ce travail n'ont pas encore fait l'objet d'une telle observation mais Peterson & Wenzel (1967) ont suggéré que le cycle de vie, du moins pour les Nycteribiidae, est généralement uniforme. Les femelles qui ne portent pas de prépuces sont donc soit celles qui viennent d'émerger de la puppe et colonisent l'hôte, soit celles qui viennent de déposer la prépuce sur la paroi de la grotte.

## **V.2. Structure et nature de l'habitat**

### **V.2.1. Superficie de l'habitat disponible**

Le nombre de mouches que peut héberger un individu hôte est fonction de la superficie corporelle de celle-ci. Etant donné que les Nycteribiidae et les Streblidae sont des ectoparasites permanents des chauves-souris (Dick & Patterson, 2006), la fourrure et le patagium de leur hôte constituent donc leur habitat. Plus un individu hôte a alors une surface

corporelle élevée, plus la surface d'habitat disponible pour abriter les mouches est importante. L'effectif sur chaque hôte des deux espèces *Eucampsipoda madagascariensis* et *Megastrebla wenzeli* ont été inclus dans cette analyse afin de vérifier cette hypothèse. Toutefois, que ce soit avec les individus hôtes à petites ou à grandes envergures, l'abondance de *Megastrebla wenzeli* est généralement faible par rapport à celle de *Eucampsipoda madagascariensis*. Ceci pourrait être lié à la capacité de déplacement de ces mouches. Effectivement, un individu hôte à une surface corporelle limitée (capacité maximale) pour héberger les mouches, or *Eucampsipoda madagascariensis* est incapable de voler contrairement à *Megastrebla wenzeli*. Ce dernier peut alors se déplacer plus rapidement pour changer d'hôte lorsque la capacité maximale est atteinte, ce qui peut favoriser l'abondance d'*Eucampsipoda madagascariensis*.

### **V.2.2. Influence de l'âge et du sexe de *Rousettus madagascariensis* sur l'abondance des mouches ectoparasites**

Les individus adultes comportent nettement plus de mouches ectoparasites que les jeunes. Les mouches abritent essentiellement dans la fourrure de l'hôte. Or, les individus jeunes ont une fourrure plus fine et moins dense que celle des adultes, ce qui limite le nombre d'ectoparasites qui peuvent y vivre. Un individu avec une fourrure plus épaisse est ainsi plus favorable puisque ces mouches se fixent sur les poils de l'hôte à l'aide de leurs griffes lorsqu'elles se déplacent ou se réfugient dans la fourrure. En outre, la superficie de l'habitat disponible s'avère être un facteur primordial qui peut influencer l'abondance des parasites puisqu'elle est en relation avec l'âge et le sexe de l'hôte. En effet, les individus mâles adultes ont une envergure plus grande que les femelles adultes et les jeunes d'après les données de mensurations obtenues lors de la présente étude (Annexe 4). Ils ont donc une surface corporelle plus importante capable d'héberger plus de mouches ectoparasites.

### **V.2.3. Influence de l'état de reproduction de *Rousettus madagascariensis* sur l'abondance des mouches ectoparasites**

La distribution des mouches n'est pas fonction de l'état de gestation des femelles de *Rousettus madagascariensis*. Effectivement, la préférence des parasites selon la nature de l'hôte est essentiellement une question de ressources, les individus hôtes présentant plus d'intérêt en termes de nutriment sont probablement sélectionnés par les parasites. L'intérêt que portent les mouches ectoparasites à vivre sur les femelles enceintes ou non enceintes pourrait alors ne pas être évident et leur distribution est aléatoire. Cependant, il est intéressant de révéifier cette hypothèse dans la mesure où les femelles de *Rousettus madagascariensis* enceintes pourraient adopter un régime alimentaire spécifique pendant la période de gestation,

ce qui améliorerait les valeurs nutritives de leur alimentation, et secondairement porter leur importance pour les mouches ectoparasites.

Néanmoins, la mobilité des mouches pourrait influencer les résultats obtenus puisqu'elles peuvent se déplacer rapidement sur le corps de l'hôte. Les échanges de ces parasites entre les individus hôtes sont ainsi facilités par le contact entre ces chauves-souris dans leur gîte diurne. Les données utilisées pour cette analyse sont celles d'Anjohibe du faite que les échantillonnages obtenus comportent de nombreuses femelles de *Rousettus madagascariensis* gestantes contrairement à Ankarana. Or, la méthodologie de capture qui y a été effectuée est susceptible de favoriser ces échanges. Effectivement, à Anjohibe les pièges harpes ont été laissés ouverts pendant toute la nuit du faite du faible taux de capture le début du soir. Cette méthode peut d'une certaine manière biaiser les résultats de collecte des mouches ectoparasites puisque les individus hôtes qui ont été capturés en grand nombre dans le sac des pièges peuvent facilement échanger leurs ectoparasites. De plus, certaines mouches se détachent de leurs hôtes et tombent dans le sac parce que les chauves-souris capturés y bougent activement. Ainsi, le comptage des mouches de chaque individu hôte est partiellement biaisé surtout pour les Streblidae car les mouvements et les déplacements des individus hôtes capturés dans le sac du piège peuvent entraîner le détachement puis l'envol de ces mouches hors de leur hôte. Ceci peut expliquer en partie le faible nombre (deux) de Streblidae recensé à Anjohibe. La précision et la puissance statistique des analyses correspondantes sont également faibles pour la comparaison car parmi les femelles de l'hôte, quatre individus seulement n'étaient pas enceintes.

#### **V.2.4. Stratégie de reproduction des mouches vis-à-vis du cycle de reproduction de *Rousettus madagascariensis***

Les femelles qui portent les larves d'*Eucampsipoda madagascariensis* et de *Megastrebla wenzeli* n'ont pas de préférence pour les femelles gestantes de *Rousettus madagascariensis*. Le cycle de reproduction de l'hôte semblerait alors ne pas conduire à une stratégie de reproduction particulière pour les mouches ectoparasites. Effectivement, la gestation de l'hôte ne pourrait intéresser les mouches femelles qui portent les larves que si cet état est associé à une meilleure qualité des ressources nutritives notamment dans le repas sanguin, ce qui est évident car elles nourrissent les larves à l'intérieur de leur abdomen. Il se peut alors que les valeurs nutritives obtenues à partir des femelles de *Rousettus madagascariensis* ne diffèrent pas de celles des autres hôtes. Cependant, vu que cette analyse a été effectuée sur les données d'Anjohibe, ce résultat ne peut être catégoriquement affirmé à cause de la forte probabilité

d'échanges de mouches entre les individus de *Rousettus madagascariensis* lors de leurs captures. Il est alors nécessaire d'adopter une méthodologie plus adéquate pour tester cette hypothèse.

#### **V.2.5. Importance du produit de sécrétion de la glande au niveau de la gorge de *Rousettus madagascariensis* pour les mouches**

Mainoya & Howell (1979) ont démontré que la peau de la région cervicale de *Rousettus aegyptiacus* contient des alvéoles d'une glande sébacée qui est plus active chez les mâles que chez les femelles. Les produits de sécrétion de cette glande sont en effet responsables de l'odeur émise habituellement par les individus mâles. Bien qu'il n'y ait pas encore eu d'études similaires à celle-ci chez *Rousettus madagascariensis*, l'odeur remarquée chez cette dernière laisse prédire qu'elle possède une structure histologique de la région cervicale semblable à celle de *Rousettus aegyptiacus*. L'intensité de l'odeur est associée à la coloration brune au niveau du pelage de la gorge surtout pour les mâles : plus l'odeur est forte, plus cette coloration est marquée. Les résultats de cette étude montrent que les mouches ectoparasites sont surtout attirées par les mâles, mais encore plus par les mâles à pelage de la gorge brune que ceux qui ne présentent pas de coloration.

L'explication la plus plausible pourrait être en rapport avec la qualité des éléments nutritifs que contient le sang de l'hôte. Il est connu que l'activité des glandes sébacées est sous contrôle hormonale. Les individus mâles de *Rousettus madagascariensis* qui ont la gorge brune ont donc un taux d'hormones sanguins élevé. Il se peut alors que les mouches pourraient bénéficier du sang de *Rousettus madagascariensis* avec un taux hormonal élevé bien que l'effet direct sur leur biologie n'est pas déterminé. Cependant, une étude sur *Spilopsyllus cuniculi*, une puce de lapin (*Oryctolagus cuniculus*) en Europe, a déterminé qu'il y a un effet bénéfique du taux d'hormones circulant dans le sang de l'hôte sur le succès reproductif de la puce (Mead-Briggs, 1964 ; Rothschild & Ford, 1973).

L'odeur émise par le produit de sécrétion de cette glande pourrait aussi jouer un rôle sur l'attraction des mouches chez ces mâles. Presque tous les insectes hématophages possèdent une capacité olfactive pour trouver leurs hôtes (Takken, 1996). En effet, l'odeur peut être un stimulus utilisé par les insectes parasites pour les guider vers leurs hôtes (Lehane, 2005). L'abondance élevée des mouches chez les mâles à gorge brune de *Rousettus madagascariensis* peut alors être expliquée par l'accouplement, où il y a un contact étroit avec les femelles et dont les mouches ectoparasites de ces dernières sont attirées par l'odeur émis



par ces mâles. Les mouches qui émergent de la puppe sur la paroi de la grotte peuvent aussi utiliser cette odeur lorsqu'elles cherchent pour la première fois les individus hôtes, ce qui rend probable la colonisation importante des mâles à gorges brunes.

Par ailleurs, les mâles à gorges brunes sont généralement ceux qui ont un poids et une envergure les plus importants (Annexe 4), or le sexe le plus susceptible d'être infesté chez les mammifères est le mâle et ce sont les mâles les plus gros qui sont souvent les plus parasités (David & Heeb, 2007). L'hypothèse concernant la superficie du corps pourrait ainsi être tenue compte car leur capacité d'accueil en termes d'habitat est plus élevée, donnant la possibilité d'une densité de population de mouches plus importante.

### **V.3. Recolonisation de l'habitat par les mouches**

Les individus relâchés puis ressaisis quelques jours après leur précédente capture sont recolonisés par *Eucampsipoda madagascariensis* et *Megastrebla wenzeli*. Étant donné que les individus hôtes capturés puis relâchés ont été enlevés de toutes leurs mouches, ils peuvent alors acquérir de nouveaux parasites parce qu'ils constituent de nouveaux habitats disponibles pour les mouches. La recolonisation est alors rapide dès que ces individus entrent en contact avec les membres de la colonie, étant donné que les mouches sont très mobiles et qu'il y a contact étroit entre les individus hôtes dans leur gîte diurne. Cependant, un taux de recapture plus élevé permettrait d'avoir plus d'informations et de précision sur ce sujet, notamment sur l'abondance parasitaire des différentes catégories d'âge et de sexe de l'hôte.

## CONCLUSION

La présente étude a permis de voir un aperçu de la variation saisonnière de la structure de la population de *Rousettus madagascariensis*, notamment en ce qui concerne la reproduction de cette espèce. Effectivement à Ankarana pendant la saison sèche, presque toutes les femelles échantillonnées n'étaient pas gravides tandis qu'à Anjohibe au début de la saison de pluie, leur nombre est remarquablement élevé. Ceci est important au niveau des analyses sur les mouches ectoparasites vis-à-vis de l'état de reproduction de l'hôte.

Deux espèces de mouches ont été identifiées comme ectoparasites de *Rousettus madagascariensis* lors de cette étude, *Eucampsipoda madagascariensis* et *Megastrebla wenzeli* appartenant respectivement aux familles des Nycteribiidae et des Streblidae. La structure de la population de ces mouches est mise en évidence dans cette étude. Les femelles de ces espèces sont majoritairement gravides. Pour *Eucampsipoda madagascariensis*, il y a prédominance des mâles en termes d'effectif. Ceci n'est pas confirmé chez *Megastrebla wenzeli*, certes, mais reste incertain.

L'écologie parasitaire de ces mouches ectoparasites a été mise en exergue. Le taux de parasitisme d'*Eucampsipoda madagascariensis* est très élevé, parasitant presque tous les individus hôtes, par rapport à celui de *Megastrebla wenzeli*. Par ailleurs, son abondance parasitaire est également plus élevée. Les résultats ont aussi permis de connaître que ce sont les mâles adultes de *Rousettus madagascariensis* qui sont les plus parasités par *Eucampsipoda madagascariensis* et que *Megastrebla wenzeli* tend à se répartir aléatoirement dans la population hôte. *Eucampsipoda madagascariensis* semble ne pas avoir une stratégie de reproduction liée à celle de l'hôte. Un des résultats intéressants est également la préférence des mouches sur les mâles dont la sécrétion de la glande cervicale est abondante.

Toutefois, cette étude n'est pas complète pour avoir toutes les informations sur l'écologie parasitaires des mouches ectoparasites chez *Rousettus madagascariensis* ainsi que la structure de la population et la biologie des mouches elles-mêmes. Une étude pendant les différentes saisons de l'année et périodique serait intéressante afin de voir la variation de la population de ces mouches suivant celle de *Rousettus madagascariensis*. Susceptibles d'être des vecteurs d'agents pathogènes, des études épidémiologiques sont également importantes pour avoir des informations sur les maladies que peuvent véhiculer ces mouches. Enfin, les Nycteribiidae et les Streblidae des chauves-souris malgaches sont encore peu connues. Ces groupes de mouches ectoparasites obligatoires méritent ainsi d'être sujettes à de nombreuses

recherches afin de renforcer la connaissance sur la bio-écologie de la faune chiroptérologique de Madagascar, particulièrement sur le parasitisme et l'épidémiologie.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Amin, O. M. 1974.** Comb variation in the rabbit flea *Cediopsylla simplex* (Baker). *Journal of Medical Entomology*, 11: 227 – 230.
- Andriafidison, D., Andrianaivoarivelo, R. A. & Jenkins, R. K. B. 2006.** Records of tree roosting bats from western Madagascar. *African Bat Conservation News*, 8: 5 – 6.
- Andrianaivoarivelo, R. A. 2012.** *Ecologie et population de Rousettus madagascariensis G. Grandidier, 1928 (Pteropodidae)*. Thèse de Doctorat. Université de Rennes 1 et d'Antananarivo.
- Andrianaivoarivelo, R. A., Ramilijaona, O. R., Racey, P. A., Razafindrakoto, N. & Jenkins, R. K. B. 2011.** Feeding ecology, habitat use and reproduction of *Rousettus madagascariensis* Grandidier, 1928 (Chiroptera: Pteropodidae) in eastern Madagascar. *Mammalia*, 75(1): 53 – 68.
- Anthony, E. L. P. 1988.** Age determination in bats. In *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, ed. T. H. Kunz, pp. 47 – 58. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Banister, K. E. 1994.** *Glossogobius ankaranensis*, a new species of blind cave goby from Madagascar (Pisces: Gobioidae: Gobiidae). *Aqua: Journal of Ichthyology and Aquatic Biology*, 1: 25 – 28.
- Barclay, R. M. R. & Bell, G. P. 1988.** Marking and observational techniques. In *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, ed. T. H. Kunz, pp. 59 – 75. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Besairie, H. 1971.** Géologie de Madagascar : I- Les Terrains sédimentaires. *Annales Géologiques de Madagascar*, 35: 15 – 83.
- Burney, D. A., James, H. F., Grady, F. V., Rafamantanantsoa, J.-G., Ramilisonina, Wright, H. T. & Cowart, J. B. 1997.** Environmental change, extinction and human activity: evidence from caves in NW Madagascar. *Journal of Biogeography*, 24: 755 – 767.

- Burney, D. A., Burney, L. P., Godfrey, L. R., Jungers, W. L., Goodman, S. M., Wright, H. T. & Jull, A. J. T. 2004.** A chronology for late prehistoric Madagascar. *Journal of Human Evolution*, 47: 25 – 63.
- Cardiff, S. G. 2006.** *Bat cave selection and conservation in Ankarana, northern Madagascar*. Master of Arts Thesis in Conservation Biology, Columbia University, New York.
- Cardiff, S. G. & Befourouack, J. 2003.** The Réserve Spéciale d'Ankarana. In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1501 – 1507. University of Chicago Press, Chicago.
- Cardiff, S. G., Ratrimomanarivo, F. H. & Goodman, S. M. 2012.** The effect of tourist visits on the behavior of *Rousettus madagascariensis* (Chiroptera: Pteropodidae) in the caves of Ankarana, northern Madagascar. *Acta Chiropterologica*, 14(2): 479 – 490.
- Cardiff, S. G., Ratrimomanarivo, F. H., Rembret, G. & Goodman, S. M. 2009.** Hunting, disturbance and roost persistence of bats in caves at Ankarana, northern Madagascar. *African Journal of Ecology*, 47: 640 – 649.
- Ching, L. M. & Marshall, A. G. 1968.** The breeding biology of the bat fly *Eucampsipoda sundaicum* Theodor, 1955 (Diptera: Nycteribiidae). *Malayan Nature Journal*, 21: 171 – 180.
- Corbet, G. B. 1956.** The life-history and host-relationships of a hippoboscid fly *Ornithomyia fringillina*. *Journal of Animal Ecology*, 25: 403 – 420.
- Cornet, A. 1974.** *Essai de cartographie bioclimatique à Madagascar*. Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, Paris.
- David, P. & Heeb, P. 2007.** Parasites et sélection sexuelle. In *Ecologie et évolution des systèmes parasités*, eds. F. Thomas, J.-F. Guégan & F. Renaud, pp. 57 – 92. De Boeck Université, Bruxelles.
- Decary, R. 1934.** Les grottes d'Anjohibe. *La Revue de Madagascar*, 8: 81 – 85.
- Dick, C. W. & Patterson, B. D. 2006.** Bat flies: Obligate ectoparasites of bats. In *Micromammals and macroparasites*, eds. S. Morand, R. Krasnov & R. Poulin, pp. 179 – 194. Springer-Verlag, Tokyo.

- Dick, C. W. & Patterson, B. D. 2008.** An excess of males: Skewed sex ratios in bat flies (Diptera: Streblidae). *Ecology and Evolution*, 22: 757 – 769.
- Domergue, C. A. 1983.** Notes sur les reptiles de la région malgache. III. Description de trois espèces nouvelles rapportées au genre *Liophidium* Boulenger, 1896. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 5(4) : 1109 – 1122.
- Evans, G. O. 1950.** Studies on the bionomics of the sheep ked, *Melophagus ovinus*, in west Wales. *Bulletin of Entomological Research*, 40: 459 – 478.
- Fowler, S. V., Chapman, P., Checkley, D., Hurd, S., McHale, M., Ramangason, G. S., Randriamasy, J. E., Stewart, P., Walters, R. & Wilson, J. M. 1989.** Survey and management proposals for a tropical deciduous forest reserve at Ankarana in northern Madagascar. *Biological Conservation*, 47: 297 – 313.
- Fritz, G. N. 1983.** Biology and ecology of bat flies (Diptera: Streblidae) on bats in the genus *Carollia*. *Journal of Medical Entomology*, 20: 1 – 10.
- Glaw, F., Vences, M., Andreone, F. & Vallan, D. 2001.** Revision of the *Boophis majori* group (Amphibia: Mantellidae) from Madagascar with descriptions of five new species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 133: 495 – 529.
- Golden, C. D. 2009.** Bushmeat hunting and use in the Makira Forest, north-eastern of Madagascar: A conservation and livelihoods issue. *Oryx*, 43: 386 – 392.
- Goodman, S. M. 2011.** *Les chauves-souris de Madagascar*. Association Vahatra, Antananarivo.
- Goodman, S. M. & Griffiths, O. 2006.** A case of exceptionally high predation levels of *Rousettus madagascariensis* by *Tyto alba* (Aves: Tytonidae) in western Madagascar. *Acta Chiropterologica*, 8: 553 – 556.
- Goodman, S. M. & Jungers, W. L. 2013.** *Les animaux et écosystèmes de l'holocène disparus de Madagascar*. Association Vahatra, Antananarivo.
- Goodman, S. M. & Ramasindrazana, B. 2013.** Chauves-souris ou ordre des Chiroptera. In *Atlas d'une sélection de vertébrés terrestres de Madagascar*, eds. S. M. Goodman & M. J. Raherilalao, pp. 169 – 209. Association Vahatra, Antananarivo.

- Goodman, S. M., Puechmille, S. J., Friedli-Weyeneth, N., Gerlach, J., Ruedi, M., Schoeman, M. C., Stanley, W. T. & Teeling, E. C. 2012.** Phylogeny of the Emballonurini (Emballonuridae) with descriptions of a new genus and species from Madagascar. *Journal of Mammalogy*, 93(6): 1440 – 1455.
- Guimarães, L. R. & D'Andretta, M. A. V. 1956.** Sinopse dos Nycteribiidae (Diptera) do Novo Mundo. *Arquivos de Zoologia*, 9: 1 – 175.
- Hart, B. L. 1990.** Behavioral adaptations to pathogens and parasites - five strategies. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 14: 273 – 294.
- Hawkins, A. F. A., Chapman, P., Ganzhorn, J. U., Bloxam, Q. C. M., Barlow, S. C. & Tonge, S. J. 1990.** Vertebrate conservation in Ankarana Special Reserve, northern Madagascar. *Biological Conservation*, 54: 83 – 110.
- Iehlé, C., Razafitrimo, G., Razainirina, J., Andriaholinirina, N., Goodman, S. M., Faure, C., Georges-Courbot, M.-C., Rousset, D. & Reynes, J.-M. 2007.** Henipavirus and Tioman virus antibodies in pteropodid bats, Madagascar. *Emerging Infectious Diseases*, 13 (1): 159 – 161.
- Jenkins, R. K. B. & Racey, P. A. 2008.** Bats as bushmeat in Madagascar. *Madagascar Conservation & Developpement*, 3: 22 – 30.
- Kofoky, A., Andriafidison, D., Ratrimomanarivo, F., Razafimanahaka, H. J., Rakotondravony, D., Racey, P. A. & Jenkins, R. K. B. 2007.** Habitat use, roost selection and conservation of bats in Tsingy de Bemaraha National Park, Madagascar. *Biodiversity and Conservation*, 16: 1039 – 1053.
- Kunz, T. H. & Kurta, A. 1988.** Capture methods and holding devices. In *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, ed. T. H. Kunz, pp. 1 – 28. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Lagadec, E., Gomard, Y., Guernier, V., Dietrich, M., Pascalis, H., Temmam, S., Ramasindrazana, B., Goodman, S. M., Tortosa, P. & Dellagi, K. 2012.** Pathogenic *Leptospira* spp. in bats, Madagascar and Union of the Comoros. *Emerging Infectious Diseases*, 18: 1696 – 1698.

- Laudisoit, A., Prié, V. & Beaucournu, J.-C. 2012.** Une nouvelle espèce de *Lagaropsylla* Jordan & Rothschild, 1921 de Madagascar (Insecta, Siphonaptera, Ischnopsyllidae). *Zoosystema* 34 (4): 737 – 744.
- Lehane, M. J. 2005.** *The biology of blood-sucking in insects*. Second edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lowry II, P. P., Schatz, G. E. & Phillipson P. B. 1997.** The classification of natural and anthropogenic vegetation in Madagascar. In *Natural change and human impact in Madagascar*, eds. S. M. Goodman & B. D. Patterson, pp. 93 – 123. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Maa, T. C. 1962.** Records and descriptions of Nycteribiidae and Streblidae. *Pacific Insecta*, 4: 417 – 436.
- Maa, T. C. 1971.** Review of the Streblidae (Diptera) parasitic on megachiropteran bats. *Pacific Insects Monograph*, 28: 213 – 243.
- Maa, T. C. 1975.** On new Diptera pupipara from the Oriental Region. *Pacific Insecta*, 16 (4): 465 – 486.
- MacKinnon, J. L., Hawkins, C. E. & Racey, P. A. 2003.** Pteropodidae, fruit bats. In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1299 – 1302. University of Chicago Press, Chicago.
- Mainoya, J. R. & Howell, K. M. 1979.** Histology of the neck ‘glandular’ skin patch in *Eidolon helvum*, *Rousettus aegyptiacus* and *R. angolensis* (Chiroptera: Pteropodidae). *African Journal of Ecology*, 17: 159 – 164.
- Marshall, A. G. 1970.** The life cycle of *Basilina hispida* Theodor 1967 (Diptera: Nycteribiidae) in Malaysia. *Journal of Animal Ecology*, 40: 141 – 154.
- Marshall, A. G. 1981a.** *Ecology of ectoparasites insects*. Academic Press, London.
- Marshall, A. G. 1981b.** The sex ratio in ectoparasitic insects. *Ecological Entomology*, 6: 155 – 174.
- Marshall, A. G. 1982.** Ecology of insects ectoparasitic on bats. In *Ecology of bats*, ed. T. H. Kunz, pp. 369 – 401. Plenum Publishing, New York.



- Martin, C., Bain, O., Jouvenet, N., Raharimanga, V., Robert, V. & Rousset, D. 2006.** First report of *Litomosa* spp. (Nematoda: Filarioidea) from Malagasy bats; review of the genus and relationships between species. *Parasite*, 13: 3 – 10.
- Mead-Briggs, A. R. 1964.** The reproductive biology of the rabbit flea *Spilopsyllus cuniculi* (Dale) and the dependence of this species upon the breeding of its host. *The Journal of Experimental Biology*, 41: 371 – 402.
- Meyers, D. M. & Ratsirarson, J. 1989.** Distribution and conservation of two endangered sifakas in northern Madagascar. *Primate Conservation*, 10: 81 – 86.
- Moat, J. & Smith, P. 2007.** *Atlas de la végétation de Madagascar*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Moore, J. 2002.** *Parasites and the behaviour of animals*. Oxford University Press, New York.
- Nicoll, M. E. & Langrand, O. 1989.** Madagascar : *Revue de la conservation et des Aires Protégées*. W.W.F., Gland.
- Nussbaum, R. A. & Raxworthy, C. J. 2000a.** Revision of the Madagascan snake genus *Heteroliodon* Boettger (Reptilia: Squamata: Colubridae). *Herpetologica*, 56(4): 489 – 499.
- Nussbaum, R. A. & Raxworthy, C. J. 2000b.** Systematic revision of the genus *Paroedura* Gunther (Reptilia, Squamata, Gekkonidae), with the description of five new species. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan*, 189: 1 – 26.
- Peterson, B. V. & Wenzel, R. L. 1987.** Nycteribiidae. In *Manual of Nearctic Diptera*, volume 2, eds. J. F. McAlpine, B. V. Peterson, G. E. Shewell, H. J. Teskey, J. R. Vockeroth & D. M. Wood, pp. 1283 – 1291. Research Branch, Agriculture Canada, Ottawa.
- Racey, P. A. 1988.** Reproductive assessment in bats. In *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, ed. T. H. Kunz, pp. 31 – 45. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Raharimanga, V., Ariey, F., Cardiff, S. G., Goodman, S. M., Tall, A., Rousset, D. & Robert, V. 2003.** Hémoparasites des chauves-souris à Madagascar. *Archives de l'Institut Pasteur de Madagascar*, 69 (1,2): 70 – 76.

- Rakotoarivelo, A. R. & Randriandrianina, F. H. 2007.** A chiropteran survey of the Lac Kinkony-Mahavavy area in western Madagascar. *African Bat Conservation News*, 12: 2 – 5.
- Rakotonandrasana, E. N. & Goodman, S. M. 2007.** Bat inventories of the Madagascar offshore islands of Nosy Be, Nosy Komba and Ile Sainte-Marie. *African Bat Conservation News*, 12: 6 – 10.
- Ramananjato, J. B., Nussbaum, R. A. & Raxworthy, C. J. 1999.** A new species of *Mabuya* Fitzinger (Squamata: Scincidae: Lygosominae) from northern Madagascar. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan*, 728: 1 – 22.
- Rasoloarison, R. M., Goodman, S. M. & Ganzhorn, J. U. 2000.** Taxonomic revision of mouse lemurs (*Microcebus*) in the western portion of Madagascar. *International Journal of Primatology*, 21: 963 – 1019.
- Raxworthy, C. J. & Nussbaum, R. A. 1995.** Systematics, speciation and biogeography of the dwarf chameleons (*Brookesia* Gray; Reptilia; Squamata; Chamaeleontidae) of northern Madagascar. *Journal of Zoology*, 235: 525 – 558.
- Rodhain F. & Perez C. 1985.** *Précis d'entomologie médicale et vétérinaire*. Maloine, Paris.
- Rothschild, M. & Ford, B. 1973.** Factors influencing the breeding of the rabbit flea (*Spilopsyllus cuniculi*): A spring-time accelerator and a kairomone in nestling rabbit urine (with notes on *Cediopsylla simplex*, another 'hormone bound' species). *Journal of Zoology*, 170: 87 – 137.
- Russ, J., Bennett, D., Ross, K. & Kofoky, A. 2003.** *The bats of Madagascar: A field guide with descriptions of echolocation calls*. Viper Press Glossop, U.K.
- Saint-Ours, J. & Paulian, R. 1953.** Les grottes d'Andranoboka. *Publications de l'Institut de recherche scientifique*, 1 – 10.
- Takken, W. 1996.** Synthesis and future challenges: The response of mosquitoes to host odours. In *Olfaction in mosquito–host interactions*, ed. G. Cardew, pp. 20 – 302. Chichester, Wiley.

- ter Hofstede, H. M., Fenton, M. B. & Whitaker, Jr. J. O. 2004.** Host and host-site specificity of bat flies (Diptera: Streblidae and Nycteribiidae) on Neotropical bats (Chiroptera). *Canadian Journal of Zoology*, 82: 616 – 626.
- Theodor, O. 1955.** On the genus *Eucampsipoda* Kol. and *Dipseliopoda* n. g. *Parasitology*, 45: 195 – 229.
- Theodor, O. 1957.** The Nycteribiidae of the Ethiopian Region and Madagascar. *Parasitology*, 47: 457 – 543.
- Theodor, O. 1968.** A revision of the Streblidae (Diptera) of the Ethiopian Region. *Transactions Royal Entomological Society London*, 120 (16): 313 – 373.
- Tortosa, P., Dsouli, N., Gomard, Y., Ramasindrazana, B., Dick, C. W. & Goodman, S. M. 2013.** Evolutionary history of Indian Ocean nycteribiid bat flies mirroring the ecology of their hosts. *Plos ONE*, 8 : 1 – 8.
- Traub, R. 1972.** The relationship between spines, combs and over skeletal features of fleas (Siphonaptera) and the vestiture, affinities and habits of their hosts. *Journal of Medical Entomology*, 9: 601.
- Wenzel, R. L., Tipton, V. J. & Kiewlicz, A. 1966.** The streblid bat flies of Panama (Diptera: Calyptera: Streblidae). In *Ectoparasites of Panama*, eds. R. L. Wenzel & V. J. Tipton, pp. 405 – 675. Field Museum of Natural History, Chicago.
- Whitaker, Jr. J. O. 1988.** Collecting and preserving ectoparasites for ecological study. In *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, ed. T. H. Kunz, pp. 459 – 474. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Wilkinson, D. A., Temmam, S., Lebarbenchon, C., Lagadec, E., Chotte, J., Guillebaud, J., Ramasindrazana, B., Héraud, J.-M., de Lamballerie, X., Goodman, S. M., Dellagi, K. & Pascalis, H. 2012.** Identification of novel paramyxoviruses in insectivorous bats of the southwest Indian Ocean. *Virus Research*, 170: 159 – 163.
- Wilson, J. M. 1987.** The crocodile caves of Ankarana: Expedition to northern Madagascar. *Cave Science*, 14 (3): 107 – 119.

**Wilson, J. M. 1996.** Conservation and ecology of a new blind fish *Glossogobius ankaranensis* from the Ankarana caves, Madagascar. *Oryx*, 30: 218 – 221.

## **WEBOGRAPHIE**

**UICN 2014.** IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. <<http://www.iucnredlist.org/details/19750/0>>. Consulté le 20 Novembre 2014.

## ANNEXES

**Annexe 1.** Données météorologiques des régions d’Antsiranana et de Mahajanga entre 2009 et 2013 (source: Service de la Météorologie d’Ampandrianomby, Antananarivo).

Données climatiques de la région d’Antsiranana :

Mois	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin
Température maximale (°C)	29,48	29,42	29,90	31,28	32,38	32,50	31,32	31,12	25,08	31,68	31,30	29,92
Température minimale (°C)	19,24	19,54	20,16	21,22	22,48	23,08	23,10	22,86	22,80	22,72	21,92	20,34
Température moyenne (°C)	24,36	24,48	25,03	26,25	27,43	27,79	27,21	26,99	23,94	27,2	26,61	25,13
Précipitation moyenne (mm)	8,62	11,80	10,34	4,74	33,04	55,10	186,22	150,46	108,74	59,34	6,620	17,48

Données climatiques de la région de Mahajanga :

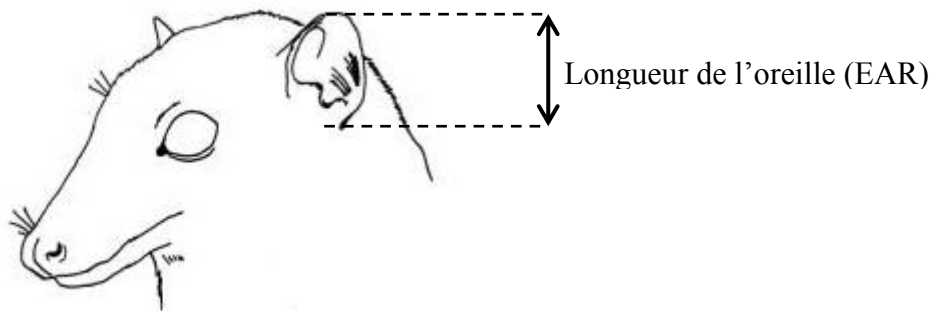
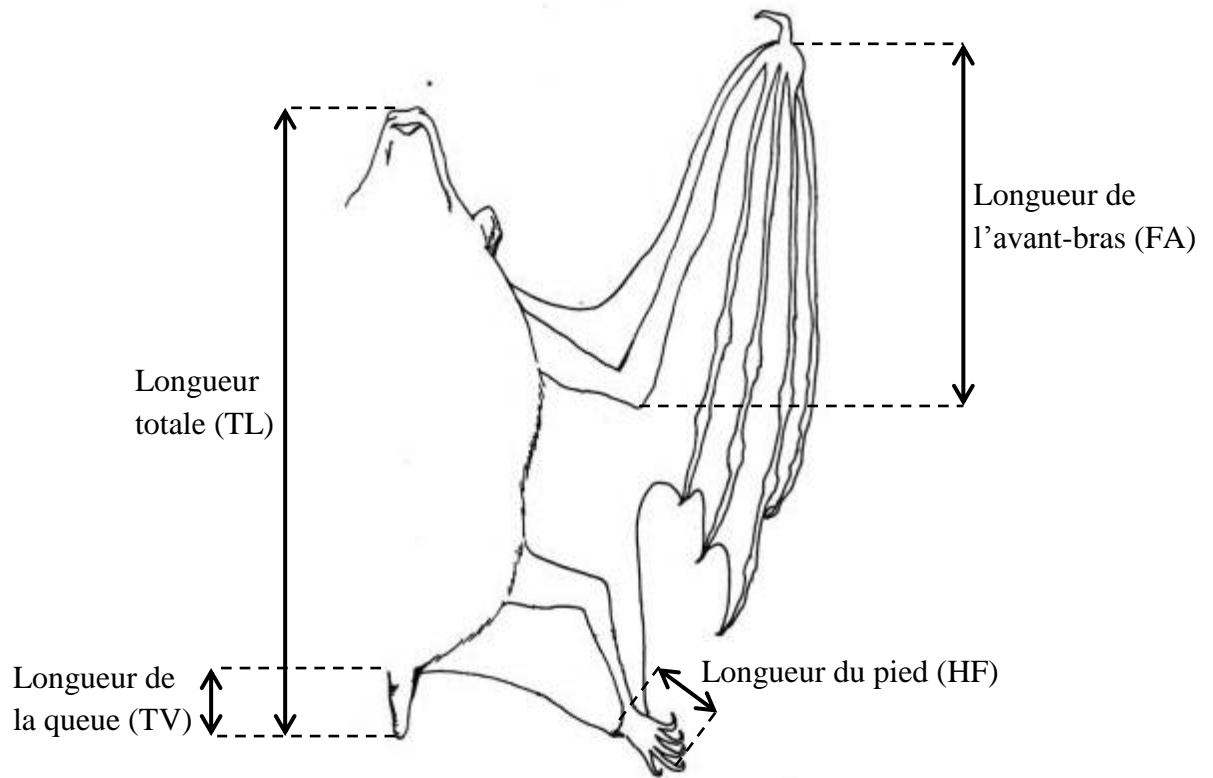
Mois	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin
Température maximale (°C)	30,86	31,64	32,62	32,84	33,08	32,30	31,30	31,46	32,30	39,46	32,6	31,58
Température minimale (°C)	18,84	19,30	20,72	22,92	24,64	24,72	24,30	24,46	24,50	23,78	21,82	19,94
Température moyenne (°C)	24,85	25,47	26,67	27,88	28,86	28,56	27,80	27,96	28,39	28,44	27,21	25,76
Précipitation moyenne (mm)	0	0,18	0	15,18	40,88	135,72	510,12	244,94	116,46	52,14	2,34	0,44

**Annexe 2.** Exemples de fiche de capture (le premier est utilisé pour les individus relâchés et le second pour les spécimens de références).

<b>LOCALITY:</b> Madagascar: Province d'Antsiranana, Parc National d'Ankarana, Grotte des Chauves-souris, 3.0 km NW Mahamasina, 12° 57.379' S, 49° 07.085' E, 100 m					<b>HABITAT:</b> Forêt tropical sèche sur formation calcaire				
<b>IDENTITY N°:</b> A06		<b>COLLECTOR:</b> F. Rajemison, S. Goodman, O. Noroalintseho			<b>DATE:</b> 11-12 septembre 2014				
<b>SPECIES:</b> <i>Rousettus madagascariensis</i>					<b>SEX:</b> ♀		<b>WING BONES:</b> Ossif. <u>Not Ossif.</u>		
<b>TL:</b> -	<b>TV:</b> -	<b>EAR:</b> -	<b>FA:</b> 66	<b>WT:</b> 32	<b>COLLECTION METHOD:</b> harp trap				
<b>MALE</b>				<b>FEMALE</b>					
<b>TESTES POSITION:</b> Abd. Scrot.			<b>CONDITION:</b> <u>Sm</u> Lg. Lact.			<b>VAGINA:</b> Perf. <u>Imp.</u>			
<b>SPECIMENS:</b> <u>Blood</u> <u>Urine</u> <u>Anal</u> <u>Buccal</u> <u>Wing punch</u>					<b>ECTOPARASITES:</b> <u>Yes</u> No				
					1-2/3, 1-3/4, 1-4/5				
<b>REMARKS:</b>									

<b>LOCALITY</b> Madagascar: Province de Mahajanga, Grotte d'Anjohibe, north entrance, 3.7 km NE d'Antanamarina, 15°32.289'S 46°53.159'E, 100 m									
<b>FIELD N°</b> SMG-18789			<b>COLLECTOR</b> S. Goodman, B. Ramasindrazana				<b>DATE</b> 03 Novembre 2014		
<b>SPECIES</b> <i>Rousettus madagascariensis</i>					<b>PREPARATION</b> Pickle + skull			<b>SEX</b> ♂	<b>AGE</b>
<b>TL</b> 124	<b>TV</b> 16	<b>HF</b> 17	<b>EAR</b> 19	<b>FA</b> 74	<b>WT</b> 50,0	<b>COLLECTION METHOD</b> Harp trap			
♂	<b>TESTES POSITION</b> <u>Abd.</u> Scrot.		<b>SIZE</b> L 5 W 3 mm			<b>EPIDIDYMIS</b> Con. <u>Not.Con</u>		<b>ACCESSORY GLANDS</b>	
♀	<b>MAMMAE N°</b> Ax. Ab. Ing.			<b>CONDITION</b> Sm. Lg. Lact.			<b>VAGINA</b> Perf. Imp.		<b>REPRO. STAGE</b> Nul. Prim. Multi.
	<b>PUBIC SYMPHISIS</b> Closed Slight open Open			<b>EMBRYOS</b> L R C-R			<b>PLACENTAL SCARS</b> L R		
<b>HABITAT</b> Captured exiting cave after dusk in area of small woodlots and savoka									
<b>REMARKS</b> ectos									
						<b>TISSUES</b> x1		<b>CAT. NO.</b>	

**Annexe 3.** Les différentes mensurations externes prises sur *Rousettus madagascariensis*.



**Annexe 4.** Données de mensuration et de pesage de *Rousettus madagascariensis*.

Longueur moyenne de l'avant-bras  $\pm$  l'écart-type de *Rousettus madagascariensis* par catégorie de sexe et d'âge avec les valeurs minimum et maximum, et n le nombre d'échantillons.

Sexe	Age	Longueur de l'avant-bras (mm)
Mâle	Adulte	75,6 $\pm$ 2,0 (70 – 80, n = 122)
	Jeune	70,6 $\pm$ 3,2 (64 – 77, n = 26)
Femelle	Adulte	72,9 $\pm$ 2,2 (66 – 77, n = 69)
	Jeune	67,6 $\pm$ 3,6 (60 – 75, n = 38)

Longueur moyenne de l'avant-bras et de la masse moyenne  $\pm$  l'écart-type des mâles de *Rousettus madagascariensis* par type de coloration au niveau du pelage de leur gorge.

Couleur de la gorge	Effectif	Longueur de l'avant-bras (mm)	Masse (g)
Brune	84 (2 jeunes, 82 adultes)	75,6 $\pm$ 2,0 (70 – 80)	61,2 $\pm$ 4,5 (48 – 69)
Partiellement colorée	27 (4 jeunes, 23 adultes)	75,2 $\pm$ 1,7 (70 – 78)	59,5 $\pm$ 4,4 (49 – 67)
Pas de coloration	35 (19 jeunes, 16 adultes)	72,1 $\pm$ 3,9 (64 – 79)	50,5 $\pm$ 11,0 (29 – 68)



**Annexe 5.** Photos de *Rousettus madagascariensis* et des mouches ectoparasites (Cliché de Faneva I. Rajemison).



Mâle (pelage brune au niveau de la gorge et testicules en position scrotale)



Femelle (mamelles larges et sans poils autour)



*Eucampsipoda madagascariensis* dans la fourrure de l'hôte



*Eucampsipoda madagascariensis* mâle (face ventrale)



*Eucampsipoda madagascariensis* femelle (face dorsale)



*Eucampsipoda madagascariensis* femelle qui porte une prépupe (face dorsale)

**Annexe 5.** Photos des mouches de chauves-souris (suite)



*Megastrebla wenzeli* mâle (face ventrale)



*Megastrebla wenzeli* femelle qui porte une prépupe (face ventrale)



*Megastrebla wenzeli* mâle (face dorsale)

**Annexe 6.** Photos de marquage de *Rousettus madagascariensis* à Ankarana (Cliché, Faneva I. Rajemison).

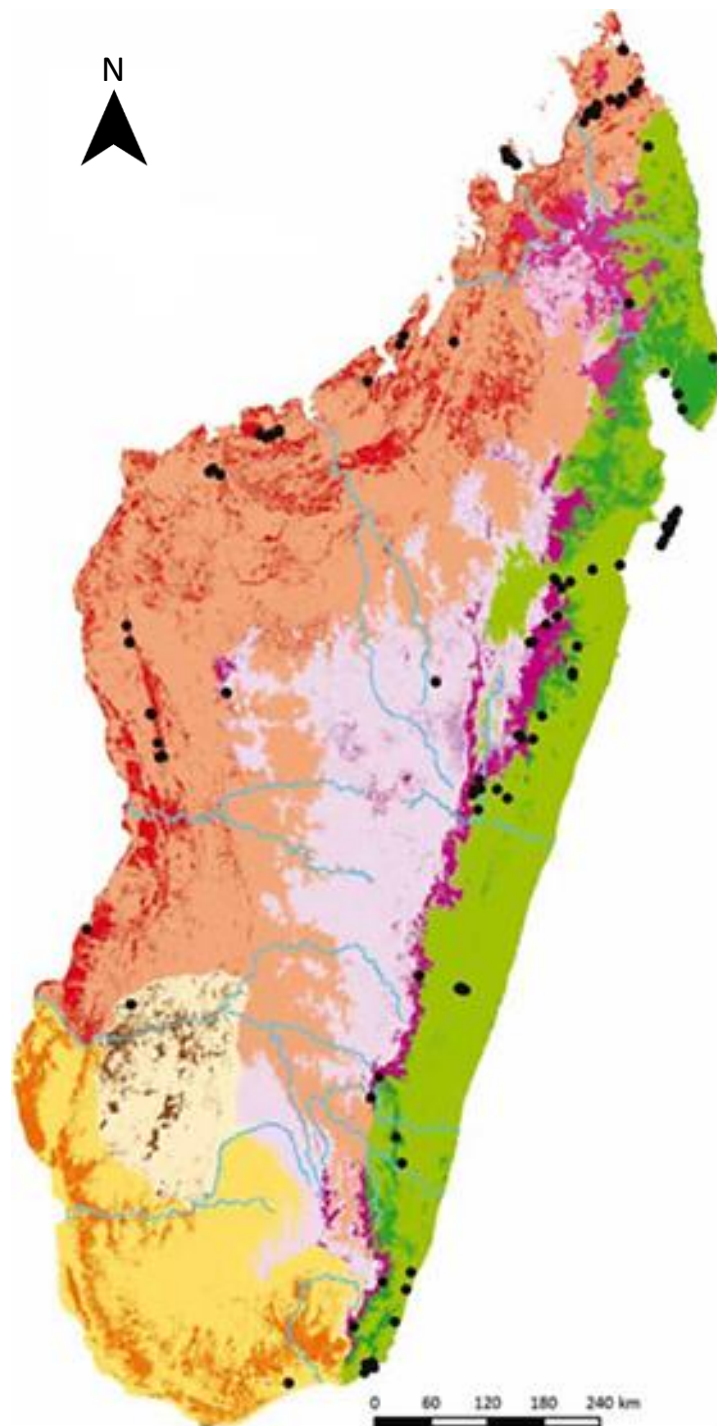


« Wing punch » : marquage placé sur le patagium de l'aile gauche de *Rousettus madagascariensis*, entre le 2<sup>ème</sup> – 3<sup>ème</sup>, 3<sup>ème</sup> – 4<sup>ème</sup> et 4<sup>ème</sup> – 5<sup>ème</sup> doigts



« Biopunch »

**Annexe 7.** Aire de distribution géographique de *Rousettus madagascariensis*, d'après l'*Atlas d'une sélection de vertébrés terrestres de Madagascar* (2013). Les points noirs représentent les sites connus de *Rousettus madagascariensis*.



**TITRE : Etude des mouches de chauves-souris (Nycteribiidae et Streblidae) chez *Rousettus madagascariensis*, G. Grandidier, 1928 (Pteropodidae) : Structure de la population et interactions hôtes-parasites, dans le parc national d'Ankarana et de la région d'Anjohibe, Madagascar**

**RESUME :**

Les informations disponibles sur les ectoparasites des chauves-souris de Madagascar sont très pauvres. Cette étude a pour but d'identifier les mouches ectoparasites chez *Rousettus madagascariensis*, de déterminer la structure de leur population et d'établir la relation hôte-parasites. Deux descentes sur terrain ont été effectuées pour la collecte des données, le mois de septembre et de novembre 2014 respectivement dans le Parc National d'Ankarana et dans la région d'Anjohibe. L'identification spécifique des mouches a été ensuite faite au laboratoire. Deux espèces ont été identifiées, *Eucampsipoda madagascariensis* (Nycteribiidae) et *Megastrebla wenzeli* (Streblidae). Les proportions des spécimens collectés sont de 93,0 % et 7 %, respectivement pour *Eucampsipoda madagascariensis* et *Megastrebla wenzeli* à Ankarana et de 99,0 % contre 1,0 % à Anjohibe. Environ 75 % des femelles de mouches collectés sont gravides et le sex-ratio est en faveur des mâles pour *Eucampsipoda madagascariensis*. Les résultats ont également montrés qu'*Eucampsipoda madagascariensis* a un taux de parasitisme élevé que *Megastrebla wenzeli*. Il a été déterminé que l'abondance des mouches est fonction de la superficie corporelle de *Rousettus madagascariensis*. Les mâles adultes de l'hôte sont les plus parasités par *Eucampsipoda madagascariensis* tandis que *Megastrebla wenzeli* se répartit aléatoirement dans la population hôte. *Eucampsipoda madagascariensis* semble ne pas avoir une stratégie de reproduction liée à celle de l'hôte. Un des résultats intéressants est également la préférence des mouches sur les mâles de l'hôte à glande cervicale développée.

**Mots clés : ectoparasites, Nycteribiidae, Streblidae, *Eucampsipoda madagascariensis*, *Megastrebla wenzeli*, *Rousettus madagascariensis*, Parc National d'Ankarana, Anjohibe**

**ABSTRACT :**

The information available on ectoparasites of Madagascar bats is limited. This study aims to identify ectoparasites flies on *Rousettus madagascariensis*, to determine the structure of their population and host-parasite relationships. Two fieldworks were conducted to collect data, during September and November 2014, respectively, in the Ankarana National Park and in the region of Anjohibe. The determination of bat flies was made in the laboratory. Two species were identified, *Eucampsipoda madagascariensis* (Nycteribiidae) and *Megastrebla wenzeli* (Streblidae). The proportions of the collected specimens are 93.0% and 7.0% for *Eucampsipoda madagascariensis* and *Megastrebla wenzeli* in Ankarana, 99.0% and 1.0% in Anjohibe, respectively. About 75.0% of the collected flies were gravid females, and the sex ratio is male-biased for *Eucampsipoda madagascariensis*. The results also showed that *Eucampsipoda madagascariensis* has a higher rate of parasitism than *Megastrebla wenzeli*. It was determined that the abundance of flies is based on host body surface. Adult male hosts are the most parasitized by *Eucampsipoda madagascariensis*, while *Megastrebla wenzeli* is distributed randomly into the host population. *Eucampsipoda madagascariensis* seems not to have a reproduction strategy linked to that of the host. One of interesting results is also that flies preferred the host males with developed throat gland.

**Keywords: ectoparasites, Nycteribiidae, Streblidae, *Eucampsipoda madagascariensis*, *Megastrebla wenzeli*, *Rousettus madagascariensis*, Parc National d'Ankarana, Anjohibe**

**Encadreur:**

Docteur Daniel RAKOTONDRAVONY

Maître de Conférences  
Département de Biologie Animale  
Faculté des Sciences  
Université d'Antananarivo

**Impétrant:**

**Prénoms et Nom** Faneva Iharantsoa RAJEMISON

**Adresse** Lot III P 29 C Marohoho,  
Antananarivo 101, Madagascar  
**Téléphone** +261 34 45 105 70

**e-mail** iharantsoa.faneva@gmail.com