

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE.....	1
CHAPITRE I. CONTEXTE GENERAL DE L'ETUDE	5
I- 1. Historique et biogéographie des chauves-souris de Madagascar	5
I- 2. Révision taxinomique des chauves-souris.....	10
I- 3. Système d'écholocation chez les chiroptères	11
I- 4. Aperçu des études déjà entreprises.....	15
I- 4- 1. Régime alimentaire des chauves-souris malgaches.....	15
I- 4- 2. Etude bioacoustique et écologique	15
I- 4- 3. Répartition géographique des chauves-souris de Madagascar	16
I- 5. Importances et menaces potentielles des chauves-souris	16
I- 6. Caractéristiques des zones d'étude	17
I- 6- 1. Géologie	17
I- 6- 2. Climat et végétation de Madagascar.....	18
I- 6- 2- 1. Les régions humides.....	19
I- 6- 2- 1- 1. La région de l'Est.....	19
I- 6- 2- 1- 2. La région du Centre	20
I- 6- 2- 1- 3. La région du Sambirano	21
I- 6- 2- 2. Les régions sèches.....	22
I- 6- 2- 2- 1. La région de l'Ouest	22
I- 6- 2- 2- 2. La région du Sud.....	22
I- 7. Données disponibles sur la famille des Miniopteridae et les Hipposideridae	23
I- 7- 1. La famille des Miniopteridae.....	23
I- 7- 1- 1. <i>Miniopterus</i> de grande taille.....	24
<i>Miniopterus gleni</i>	24
<i>Miniopterus griffithsi</i>	25
I- 7- 1- 2. <i>Miniopterus</i> de taille moyenne.....	25
<i>Miniopterus majori</i>	25
<i>Miniopterus sororculus</i>	25
<i>Miniopterus petersoni</i>	26
I- 7- 1- 3. <i>Miniopterus</i> de petite taille.....	26
<i>Miniopterus aelleni</i>	26
<i>Miniopterus brachytragos</i>	26

<i>Miniopterus egeri</i>	26
<i>Miniopterus griveaudi</i>	27
<i>Miniopterus manavi</i>	27
<i>Miniopterus mahafaliensis</i>	27
I- 7- 2. La famille des Hipposideridae	28
<i>Hipposideros commersoni</i>	28
<i>Triaenops</i>	28
<i>Triaenops auritus</i>	29
<i>Triaenops furculus</i>	29
<i>Triaenops menamena</i>	30
CHAPITRE II. MÉTHODOLOGIE GENERALE	31
II- 1. Méthode de capture	31
II- 1- 1. Capture au filet japonais	31
II- 1- 2. Capture au piège harpe	32
II- 1- 3. Capture au filet papillon	32
II- 2. Méthode d'identification des individus capturés	33
II- 3. Morphométrie, pesage et conservation des spécimens	33
II- 3- 1. Morphométrie et pesage	33
II- 3- 2. Conservation des spécimens muséologiques	34
II- 4. Méthode de détection ultrasonique	35
II- 4- 1. Matériel de détection	35
II- 4- 2. Technique d'enregistrement	36
II- 4- 2- 1. Enregistrement dans un « flight cage »	36
II- 4- 2- 2. Le « zip line »	36
II- 5. Analyse des données	37
II- 5- 1. Analyse moléculaire	37
<i>Analyse des séquences</i>	38
II- 5- 2. Analyse des ultrasons	39
CHAPITRE III. DESCRIPTION DES ESPECES DE <i>MINIOPTERUS</i> SPP.	
(CHIROPTERA : MINIOPTERIDAE) DE MADAGASCAR BASEE SUR LA	
BIOACOUSTIQUE, LA MORPHOLOGIE ET LA VARIATION MOLECULAIRE ...	41
III- 1. METHODOLOGIE	42
III- 1- 1. Période et sites d'étude	42
III- 1- 2. Capture et mensurations des chauves-souris	42

III- 1- 3. Enregistrement et analyse des écholocations de <i>Miniopterus</i> spp.	44
III- 1- 4. Comparaison morphologique.....	44
III- 1- 5. Analyse moléculaire.....	45
III- 1- 6. Analyses statistiques	45
III- 1- 6- 1. Etude de la variation intraspécifique de <i>Miniopterus griveaudi</i> provenant des trois îles voisines (Madagascar, Anjouan et Grande Comore).....	46
III- 1- 6- 2. Analyse discriminante linéaire des paramètres bioacoustiques.....	46
III- 2. RESULTATS ET INTERPRETATIONS	47
III- 2- 1. Morphologie externe.....	47
III- 2- 2. Variation géographique de <i>Miniopterus griveaudi</i> de Madagascar et de l'archipel des Comores	47
III- 2- 2- 1. Variation des mesures externes	47
III- 2- 2- 2. Variation des paramètres bioacoustiques	51
III- 2- 3. Etude moléculaire	51
III- 2- 4. Description de l'écholocation de <i>Miniopterus</i> spp. de Madagascar et de l'archipel des Comores	57
III- 2- 5. Identification des espèces de <i>Miniopterus</i> de Madagascar par analyse discriminante	60
III- 3. DISCUSSION.....	64
III- 3- 1. Variation intraspécifique de <i>Miniopterus griveaudi</i> des trois îles voisines.....	64
III- 3- 1- 1. Variation des mesures externes chez <i>Miniopterus griveaudi</i>	64
III- 3- 1- 2. Variation des paramètres bioacoustiques chez <i>Miniopterus griveaudi</i>	65
III- 3- 2. Variation interspécifique de l'écholocation de <i>Miniopterus</i> spp. de Madagascar et de l'archipel des Comores	65
III- 3- 3. Analyse discriminante.....	67
III- 3- 4. Analyse de la phylogénie de <i>Miniopterus griveaudi</i> des trois îles voisines	69
III- 4. CONCLUSION	69
CHAPITRE IV. ETUDE BIOACOUSTIQUE DES CHAUVES-SOURIS DU PARC NATIONAL DE TSIMANAMPETSOTSA : IDENTIFICATION ET HABITAT PREFERENTIEL	71
IV- 1. METHODOLOGIE	72
IV- 1- 1. Description du Parc National de Tsimanampetsotsa	72
IV- 1- 2. Période et sites d'étude	72
IV- 1- 3. Enregistrement des ultrasons	73

IV- 1- 4. Analyse des ultrasons	74
IV- 1- 5. Echantillonnage des proies disponibles	74
IV- 1- 6. Méthode d'analyse des données	74
IV- 1- 6- 1. Identification bioacoustique des chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa par analyse discriminante linéaire.....	74
IV- 1- 6- 2. Analyse de la variance.....	75
IV- 2. RESULTATS ET INTERPRETATIONS.....	75
IV- 2- 1. Identification des chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa	75
IV- 2- 2. Variation de l'habitat préférentiel des chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa	76
IV- 2- 3. Variation des proies disponibles en fonction des habitats et de la saison	86
IV- 3. DISCUSSION	87
IV- 3- 1. Identification des espèces de chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa basée sur la méthode bioacoustique.....	87
IV- 3- 2. Efficacité des enregistrements en expansion temporelle dans l'analyse de l'habitat préférentiel des chauves-souris	89
IV- 3- 3. Habitat préférentiel des espèces de chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa	90
IV- 4. CONCLUSION	94
CHAPITRE V. VARIATION INTERSPECIFIQUE, SAISONNIERE ET INTRASPECIFIQUE DU REGIME ALIMENTAIRE DES CHAUVES-SOURIS DU PARC NATIONAL DE TSIMANAMPETSOTSA	95
V- 1. METHODOLOGIE	96
V- 1- 1. Période et site d'étude	96
V- 1- 2. Capture et identification des chauves-souris.....	96
V- 1- 3. Méthode de marquage des individus capturés	96
V- 1- 4. Collecte des matières fécales	97
V- 1- 5. Analyse des matières fécales au laboratoire	98
V- 1- 6. Collecte des insectes	98
V- 1- 7. Détermination du volume moyen d'arthropodes dans chaque échantillon	99
V- 1- 8. Analyse statistique	99
V- 1- 8- 1. Analyse de la variation interspécifique du régime alimentaire	99
V- 1- 8- 2. Analyse de la variation saisonnière du régime alimentaire de chaque espèce	99

V- 1- 8- 3. Analyse de la variation intraspécifique du régime alimentaire	100
V- 2. RESULTATS ET INTERPRETATIONS	100
V- 2- 1. Variation interspécifique du régime alimentaire.....	100
V- 2- 2. Variation saisonnière du régime alimentaire des espèces de chauves-souris sympatriques du Parc National de Tsimanampetsotsa	102
V- 2- 3. Variation intraspécifique du régime alimentaire de <i>Triaenops menamena</i> (mâle et femelle).....	105
V- 2- 4. Variation saisonnière des proies disponibles	106
V- 3. DISCUSSION	107
V- 3- 1. Variation interspécifique du régime alimentaire des chauves-souris sympatriques du Parc National de Tsimanampetsotsa.....	108
V- 3- 2. Variation saisonnière du régime alimentaire des espèces sympatriques en fonction de la disponibilité des proies	109
V- 3- 3. Variation intraspécifique du régime alimentaire de <i>Triaenops menamena</i> (mâle et femelle).....	110
V- 4. CONCLUSION	111
CHAPITRE VI. ETUDE DE LA RELATION ENTRE LA TAILLE ET L'ECHOLOCATION CHEZ LES MINIOPTERIDAE ET LES HIPPOSIDERIDAE DE MADAGASCAR.....	113
VI- 1. METHODOLOGIE	114
VI- 1- 1. Paramètres morphométriques et bioacoustiques des espèces considérées	114
VI- 1- 2. Statistique	116
VI- 2. RESULTATS ET INTERPRETATIONS.....	116
VI- 2- 1. Cas des Miniopteridae	116
VI- 2- 2. Cas des Hipposideridae.....	118
VI- 3. DISCUSSION	119
VI- 3- 1. Cas des Miniopteridae	120
VI- 3- 2. Cas des Hipposideridae.....	122
VI- 4. CONCLUSION	122
CONCLUSION GENERALE.....	123
BIBLIOGRAPHIE	126

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Liste des espèces de chauves-souris de Madagascar et leur distribution.....	7
Tableau 2. Liste des espèces de <i>Miniopterus</i> répertoriées à Madagascar par les différents auteurs (1947 - 2011).....	11
Tableau 3. Liste des espèces de <i>Miniopterus</i> enregistrées selon la méthode utilisée.	48
Tableau 4. Mesures externes des espèces de <i>Miniopterus</i> spp. Pour les espèces ayant plus de trois individus analysés, les données sont exprimées en moyenne \pm écart-type, minimum - maximum ; n = nombre d'individus. LT : longueur totale exprimée en mm, LQ : longueur de la queue exprimée en mm, LP : longueur du pied exprimée en mm, OR : longueur de l'oreille exprimée en mm, T : longueur du tragus exprimée en mm, AB : longueur de l'avant-bras exprimée en mm et P : poids exprimé en g.	49
Tableau 5. Mesures des paramètres bioacoustiques de <i>Miniopterus</i> spp. Données exprimées en moyenne \pm écart-type, minimum - maximum ; n : nombre d'individus enregistrés, N : nombre de pulsations utilisées, FmaxE : fréquence d'énergie maximale exprimée en kilohertz (kHz), Fmax : fréquence maximale exprimée en kHz, Fmin : fréquence minimale exprimée en kHz, Dur : durée de chaque pulsation, exprimée en millisecondes (ms), IPI : intervalle entre deux pulsations exprimé en ms.	53
Tableau 6. Distance génétique à l'intérieur et entre les divers clades de <i>Miniopterus</i> spp. représentés dans l'arbre phylogénétique (Figure 12). Les valeurs en gras en diagonal représentent les distances HKY85 entre les individus d'une même espèce alors que les autres valeurs représentent la distance HKY85 moyenne entre les espèces. Ma : <i>M. aelleni</i> , Mb : <i>M. brachytragos</i> , Mgl : <i>M. gleni</i> , Mgr : <i>M. griffithsi</i> , Mg : <i>M. griveaudi</i> (Madagascar), Mmh : <i>M. mahafaliensis</i> , Mmj : <i>M. majori</i> , non-décrite : <i>M. non décrite</i> , Mmn : <i>M. manavi</i> , Mp : <i>M. petersoni</i> , Ms : <i>M. sororculus</i> , Me : <i>M. egeri</i> , Mf : <i>M. fraterculus</i>	56
Tableau 7. Résultat de l'analyse discriminante effectuée sur <i>Miniopterus</i> spp. de Madagascar. Fmin : fréquence minimale, FmaxE : fréquence d'énergie maximale, Fmax : fréquence maximale, Dur : durée, IPI : intervalle entre deux pulsations. d.d.l. : degré de liberté.....	61

Tableau 8. Pourcentage des cris de <i>Miniopterus</i> spp. de Madagascar correctement classifiés en utilisant l'analyse discriminante. Ma : <i>M. aelleni</i> , Mb : <i>M. brachytragos</i> , Me : <i>M. egeri</i> , Mgl : <i>M. gleni</i> , Mgr : <i>M. griffithsi</i> , Mg : <i>M. griveaudi</i> de Madagascar, Mmh : <i>M. mahafaliensis</i> , Mmj : <i>M. majori</i> , Mmn : <i>M. manavi</i> , Mp : <i>M. petersoni</i> , Ms : <i>M. sororculus</i> .	62
Tableau 9. Paramètres standards d'identification des chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa. Données exprimées en Moyenne \pm écart-type, minimum - maximum. FmaxE : fréquence d'énergie maximale, Fmax : fréquence maximale, Fmin : fréquence minimale, Dur : durée et IPI : intervalle entre deux pulsations.	77
Tableau 10. Résultat de l'analyse discriminante linéaire effectuée sur les espèces de chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa. FmaxE : fréquence d'énergie maximale ; Fmax : fréquence maximale ; Fmin : fréquence minimale ; Dur : durée ; IPI : intervalle entre deux pulsations. d.d.l. : degré de liberté. Les valeurs en gras désignent la corrélation plus élevée entre les variables et les fonctions discriminantes.	78
Tableau 11. Pourcentage des cris de chauves-souris correctement classifiés en utilisant l'analyse discriminante.	79
Tableau 12. Occurrence moyenne (en %) des espèces recensées dans le Parc National de Tsimanampetsotsa en fonction de la saison. Données exprimées en moyenne \pm erreur standard, minimum - maximum. Saison 1 : saison sèche (novembre - décembre) ; saison 2 : saison humide (avril).	84
Tableau 13. Effectif total des arthropodes capturés en fonction de la saison et des habitats au sein du Parc National de Tsimanampetsotsa.	86
Tableau 14. Volume moyen (en %) de chaque ordre d'arthropodes (insectes et araignées) contenu dans les pelotes fécales des quatre espèces de chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa. Données exprimées en moyenne \pm erreur standard ; n : nombre d'individus récoltés.	101
Tableau 15. Volume moyen de chaque ordre d'arthropodes (insectes et araignées) (en %) contenu dans les pelotes fécales des quatre espèces de chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa en fonction de la saison. Données exprimées en moyenne \pm erreur standard. Homo/Hemi : Homoptera/Hemiptera.	104

Tableau 16. Variation intraspécifique du régime alimentaire de <i>Triaenops menamena</i> . Données exprimées en moyenne \pm écart-type pour la longueur de l'avant-bras et exprimées en moyenne \pm erreur standard pour le volume d'arthropodes dans les fèces.	105
Tableau 17. Variation de l'effectif total des arthropodes (insectes et araignées) capturés dans les pièges malaises lors des deux descentes dans le Parc National de Tsimanampetsotsa. Saison 1 : saison sèche ; saison 2 : saison des pluies.	106
Tableau 18. Distribution des Miniopteridae de la région malgache (Madagascar et archipel des Comores).	115
Tableau 19. Distribution des Hipposideridae de Madagascar.	116
Tableau 20. Variation interspécifique de la longueur de l'avant-bras et de la fréquence d'énergie maximale des 11 espèces des <i>Miniopterus</i> de la région malgache. AB : longueur de l'avant-bras en mm, FmaxE : fréquence d'énergie maximale en kHz.	117
Tableau 21. Variation interspécifique de la longueur de l'avant-bras et de la fréquence d'énergie maximale chez les Hipposideridae de Madagascar. AB : longueur de l'avant-bras en mm, FmaxE : fréquence d'énergie maximale en kHz.	119

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Carte de la géologie simplifiée de Madagascar dérivée de Besairie (1964). (Source : Du Puy & Moat, 1996.)	18
Figure 2. Carte bioclimatique simplifiée de Madagascar d'après Cornet (1974).....	20
Figure 3. Régions Phytogéographiques de Madagascar basées sur Du Puy <i>et al.</i> (1999). (Source : Gautier & Goodman, 2008.)	23
Figure 4. Schéma montrant un filet japonais ouvert. (Source : Ramasindrazana, 2008.)	31
Figure 5. Piège harpe installé à l'ouverture d'une grotte. (Cliché par Beza Ramasindrazana, 2010.).....	32
Figure 6. Filet papillon pour collecter les chauves-souris dans leur gîte. (Source : http://www.nhbs.com/large_butterfly_net_set_tefno_181345.html)	33
Figure 7. Dessin simplifié d'une chauve-souris avec les paramètres morphométriques standards. (Schéma fait par Beza Ramasindrazana, 2011.) ...	34
Figure 8. Flight cage ouvert pour enregistrer les cris de chauves-souris. (Cliché par Beza Ramasindrazana, 2010.).....	36
Figure 9. Dispositif d'un « zip line ».....	37
Figure 10. Paramètres bioacoustiques extraits du A) spectrogramme et B) du « power spectrum ».....	40
Figure 11. Localisation des sites d'étude à Madagascar et dans l'archipel des Comores.	43
Figure 12. Arbre phylogénétique basé sur l'analyse du gène mitochondrial du cytochrome <i>b</i> des individus de <i>Miniopterus</i> spp. de Madagascar et de l'archipel des Comores. # : Individu utilisé dans le catalogue bioacoustique ; + : holotype ou topotype. Pour <i>M. griveaudi</i> et <i>M. aelleni</i> , le site de collection des spécimens a été spécifié : M = Madagascar, A = Anjouan et GC = Grande Comore). L'arbre a été produit en utilisant l'analyse bayésienne. Les probabilités du Minimum d'évolution, l'analyse de la parcimonie maximale, l'analyse du maximum de vraisemblance et la probabilité à postériori sont représentés sur les nœuds principaux. Les étiquettes représentent les numéros de références muséologiques des échantillons.	55
Figure 13. Résumé des vocalisations de <i>Miniopterus</i> spp. de Madagascar et de l'archipel des Comores. Mgl : <i>M. gleni</i> , Mgr : <i>M. griffithsi</i> , Mmj : <i>M.</i>	

majori, Ms : <i>M. sororculus</i> , Mp : <i>M. petersoni</i> , Ma : <i>M. aelleni</i> , Mb : <i>M. brachytragos</i> , Mg(M) : <i>M. griveaudi</i> de Madagascar, Mg(A) : <i>M. griveaudi</i> d'Anjouan, Mg(G) : <i>M. griveaudi</i> de Grande Comore, Mm : <i>M. mahafaliensis</i> , Mmn : <i>M. manavi</i> , Me : <i>M. egeri</i>	57
Figure 14. Vocalisations des sept taxa de chauves-souris recensées dans le Parc National de Tsimanampetsotsa. NI FM-QCF : cris non identifiés de structure FM-QCF, NI CF-FM : cris non identifiés de structure CF-FM.	80
Figure 15. Projection globale dans le premier plan factoriel discriminant des cris de chauves-souris enregistrés au sein du Parc National de Tsimanampetsotsa et des barycentres des groupes de l'échantillon.	81
Figure 16. Projection individuelle dans le premier plan factoriel discriminant des cris et du barycentre de chaque espèce de <i>Triaenops</i> spp. A) <i>T. furculus</i> et B) <i>T. menamena</i>	82
Figure 17. Occurrence moyenne + erreur standard de chaque taxon de chauves-souris analysé dans chaque habitat pendant la saison sèche (novembre – décembre, noir) et la saison humide (avril, gris).....	85
Figure 18. Effectif de chaque ordre d'arthropode capturé en fonction de l'habitat et de la saison. Saison 1 : saison sèche et Saison 2 : saison humide. Autres : Blattaria, Hymenoptera, Psocoptera, Homoptera, Hemiptera, Neuroptera et Araneae.	86
Figure 19. Schéma d'un « biopunch ».....	97
Figure 20. Méthode de marquage des individus capturés. (Photo : Beza Ramasindrazana, 2010.).....	97
Figure 21. Volume moyen des proies principales consommées par les quatre espèces du genre <i>Miniopterus</i> , <i>Triaenops</i> et <i>Hipposideros</i> sympatriques du Parc National de Tsimanampetsotsa. Données exprimées en volume moyen + erreur standard.	102
Figure 22. Variation saisonnière du régime alimentaire des trois espèces de chauves-souris du genre <i>Miniopterus</i> et <i>Triaenops</i> en fonction de la saison. Saison 1 : saison sèche et saison 2 : saison des pluies. Données exprimées en volume moyen + erreur standard.	103
Figure 23. Variation intraspécifique du régime alimentaire de <i>Triaenops menamena</i> . Données exprimées en volume moyen de chaque ordre + erreur standard.	106

Figure 24. Pourcentage d'arthropodes échantillonnés à l'aide de pièges malaises.	
Homo/Hemi : Homoptera/Hemiptera.....	107
Figure 25. Variation de la fréquence d'énergie maximale de chaque espèce de <i>Miniopterus</i> spp. de la région malgache en fonction de la longueur de leur avant-bras respectif. Avec une droite de régression d'équation $\log F_{\max E} = 3,337 - 1,001 \log AB$	118
Figure 26. Variation de la fréquence d'énergie maximale de chaque espèce de la famille des Hipposideridae de Madagascar en fonction de la longueur de leur avant-bras respectif. Avec une droite de régression d'équation $\log F_{\max E} = 2,805 - 0,490 \log AB$	119

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1. Photo de quelques espèces de la famille des Hipposideridae de Madagascar.

Annexe 2. Morphologie de l'aile de *Miniopterus* spp.

Annexe 3. Photo de quelques espèces de Miniopteridae de Madagascar.

Annexe 4. Liste des individus utilisés dans le dictionnaire de l'écholocation de *Miniopterus* spp. incluant le numéro de terrain, le numéro de catalogue, la localité de collecte, le sexe, les méthodes d'enregistrements et le code au niveau de la banque de données.

Annexe 5. Installation des pièges malaises dans le Parc National de Tsimanampetsotsa

Annexe 6. Variation du nombre de taxa recensés en fonction du nombre de pelotes analysés par individu pour chaque espèce.

INTRODUCTION GENERALE

Les chauves-souris sont des mammifères dont la première apparition date de l'ère Tertiaire, pendant l'Eocène, il y a environ 50 millions d'années (Novacek, 1985 ; Simmons *et al.*, 2008). Elles présentent des caractères qui leur sont propres (allongement considérable des métacarpes et des doigts formant les ailes, adaptées au vol actif) et sont dotées de sens très développés (ouïe, vision, odorat) leur permettant de maîtriser leur habitat naturel pendant la nuit.

Les recherches entreprises sur les chiroptères n'ont cessé de révéler des nouveautés auparavant inconnues. En effet, la diversité spécifique mondiale est passée de 1001 espèces en 2001 (Hutson *et al.*, 2001) à 1116 espèces en 2005 (Simmons, 2005). Les chauves-souris constituent ainsi un cinquième des espèces de mammifères actuelles décrites dans le monde (Goodman, 2011). En outre, de nouvelles espèces pour la science ne cessent d'être découvertes grâce aux efforts entrepris pour mieux connaître et comprendre ces animaux (exemples : Goodman *et al.*, 2007a, 2011 ; Kruskop & Eger, 2008 ; Stanley, 2008).

La littérature ancienne avance une classification des chauves-souris en deux sous-ordres qui sont les Microchiroptera et les Megachiroptera (Dobson, 1875) :

- Les Microchiroptera sont généralement de petite taille et utilisent un système de sonar ou « système d'écholocation » pour se déplacer dans le noir et assurer leur survie, comme la poursuite de proies, la chasse, l'orientation et la protection contre les prédateurs. Les Microchiroptera ont un régime alimentaire très diversifié. En effet, ils exploitent des insectes et autres invertébrés, ainsi que de petits vertébrés (poissons, amphibiens). Certaines espèces comme *Desmodus rotundus* (Phyllostomidae) d'Amérique Centrale et du Sud se nourrissent de sang de mammifères (Hutson *et al.*, 2001). A Madagascar, les Microchiroptera se nourrissent généralement d'insectes (Rajemison & Goodman, 2007 ; Rakotoarivelo *et al.*, 2007, 2009 ; Ralisata *et al.*, 2010).

- Les Megachiroptera rassemblent les chauves-souris qui sont généralement de grande taille, dotées de vision exceptionnelle leur permettant de voir pendant la nuit. Ils mangent principalement des fruits, du nectar ou du pollen (Singaravelan & Marimuthu, 2004). A Madagascar, les chauves-souris frugivores assurent la dispersion des graines et la pollinisation de plusieurs espèces végétales (Bollen & van Elsacker, 2002 ; Raheriarisena, 2005 ; Andriafidison *et al.*, 2006).

Les chiroptères exploitent plusieurs types d'habitat. Pour leur gîte diurne, ils utilisent les grottes, les fissures de rochers, les feuilles ou le creux des bois morts encore debout. De plus, ils sont capables de coloniser les constructions humaines (cas des Molossidae et de certaines espèces de Vespertilionidae).

Depuis le développement de la recherche scientifique à Madagascar l'intérêt porté par les biologistes sur la faune malgache diffère d'un groupe à un autre. Parmi les mammifères terrestres, les primates et les micromammifères non-volants ont reçu plus d'attention et ont fait l'objet de nombreuses études bio-écologiques (exemples : Tattersall, 1982 ; Carleton & Goodman, 1998 ; Goodman & Soarimalala, 2004 ; Soarimalala & Goodman, 2011). Ainsi, après avoir été au second plan pendant plus de deux siècles, la connaissance sur les chauves-souris malgaches a connu un essor considérable et divers projets de recherches sont en cours, depuis plus d'une décennie, afin de mieux connaître leur histoire naturelle et leur évolution.

En 1995, 29 espèces de chauves-souris ont été recensées à Madagascar (Peterson *et al.*, 1995) avec un taux d'endémisme de 59 %. Au début de l'année 2011, 44 espèces ont été répertoriées dont 72 % endémiques de la Grande Ile (Goodman, 2011 ; Goodman *et al.*, 2011). Ces espèces sont regroupées dans huit familles dont celle des Myzopodidae, endémique de Madagascar, qui est représentée par deux espèces géographiquement distinctes *Myzopoda aurita* de l'Est et *M. schliemanni* de l'Ouest.

Les études entreprises sur les chauves-souris de Madagascar ne se focalisent pas uniquement sur la taxinomie. D'autres aspects bio-écologiques comme le régime alimentaire (Rakotoarivelo *et al.*, 2007 ; Ramasindrazana *et al.*, 2009 ; Ralisata *et al.*, 2010), la reproduction (Rakotondramanana, 2011 ; Rakotondramanana & Goodman, 2011), l'écologie (Randrianandrianina *et al.*, 2006 ; Kofoky *et al.*, 2007), la distribution et la biogéographie (Goodman *et al.*, 2005a ; Goodman, 2011 ; Ramasindrazana & Goodman, 2011) ont été également approfondis.

Cependant, malgré les efforts ainsi déployés, les informations sur la bio-écologie (exemples : écholocation, régime alimentaire, habitat préférentiel et gîte diurne) des chauves-souris malgaches présentent encore des lacunes. De plus, suite aux récentes descriptions de nouvelles espèces de ce groupe, les bases de données disponibles méritent d'être remises à jour. A cet effet, il est nécessaire de développer un outil qui permet tout d'abord de distinguer les espèces de chauves-souris présentes avant de pouvoir entreprendre des études non invasives d'une part et de contribuer à la conservation des chauves-souris malgaches, d'autre part.

L'objectif principal de cette thèse est de rassembler de nouvelles bases de données bio-écologiques, à jour sur les chauves-souris de Madagascar, plus particulièrement celles appartenant à la famille des *Miniopteridae* et des *Hipposideridae* en se focalisant sur l'importance de la méthode bioacoustique pour résoudre les problèmes taxinomiques et écologiques.

Différentes questions seront succinctement traitées afin de d'atteindre cet objectif principal, à savoir :

- 1) Est-il possible d'identifier les espèces de *Miniopterus* malgaches en utilisant les méthodes morphologique, génétique et bioacoustique ?
- 2) Est-il possible de déterminer les espèces de chauves-souris sympatriques d'une localité donnée en utilisant la méthode bioacoustique et de connaître l'habitat préférentiel de chaque espèce en fonction de la saison ?
- 3) Y a-t-il une variation interspécifique, saisonnière et intraspécifique du régime alimentaire des espèces de chauves-souris sympatriques du Parc National de Tsimanampetsotsa ?
- 4) Est-ce que toutes les espèces de la famille des *Miniopteridae* et de celle des *Hipposideridae* étudiées suivent une relation allométrique ?

Pour ce faire, des références bibliographiques relatives à l'étude des chauves-souris, plus particulièrement celles qui concernent la famille des *Miniopteridae* et celle des *Hipposideridae* ont été rassemblées. En outre, des inventaires au sein de diverses localités de la Grande Ile et de l'archipel des Comores ont été entrepris afin de récolter des bases de données adéquates (crottes, écholocations, spécimens et tissus) qui feront l'objet d'une analyse morphologique, génétique, bioacoustique et écologique. Après le contexte général de l'étude et la méthodologie générale, les divers points traitant la famille des *Miniopteridae* et celle des *Hipposideridae* seront exposés.

Les résultats de ce travail seront donc divisés en deux grandes parties. La première partie sera consacrée au renouvellement du catalogue d'écholocation des espèces de *Miniopterus* de la région malgache en utilisant les méthodes morphologique, bioacoustique et moléculaire et la deuxième partie va montrer l'importance de la méthode bioacoustique pour expliquer la bio-écologie des chauves-souris sympatriques en prenant l'exemple du Parc National de Tsimanampetsotsa qui est doté d'une richesse spécifique réduite. Tous ces

paramètres vont permettre d'entreprendre une étude multidimensionnelle permettant d'élucider l'utilisation de la niche par les espèces sympatriques.

La dernière partie sera consacrée à une conclusion générale suivie de quelques recommandations pour les recherches ultérieures.

CHAPITRE I. CONTEXTE GENERAL DE L'ETUDE

I- 1. Historique et biogéographie des chauves-souris de Madagascar

La première étude des chauves-souris de Madagascar a été initiée par Geoffroy Saint Hilaire vers 1803 avec la description de *Pteropus rufus*. Toutefois, la première compilation de la faune chiroptérologique malgache n'est apparue que vers la moitié du XX^{ème} siècle (Dorst, 1947). Cette revue consiste en une clé de détermination des différentes espèces qu'il a pu documenter à Madagascar. Elle est notamment basée sur des caractères morphologiques et dentaires. Puis, vers la fin du même siècle, Peterson *et al.* (1995) ont associé les bases de données existantes avec celles qu'ils ont récoltées pour sortir une monographie basée sur des critères morphologiques (couleur du pelage, forme du museau, forme du tragus, ...) et morphométriques pour distinguer les différentes espèces. Ces auteurs ont ainsi recensé 29 espèces de chauves-souris à Madagascar. Cependant, les études récemment entreprises ont confirmé l'absence de *Mormopterus acetabulosus* et de *Miniopterus fraterculus* dans la Grande Ile. En effet, *Mormopterus acetabulosus* est une espèce de l'île Maurice (Goodman *et al.*, 2008a) et *Miniopterus fraterculus* est une espèce d'Afrique sub-saharienne (Goodman *et al.*, 2007b).

Certes, la monographie de Peterson *et al.* (1995) sur les chauves-souris de Madagascar a été un outil indispensable pour tous les chercheurs qui se sont intéressés à la diversité chiroptérologique malgache. Toutefois, les auteurs de cet ouvrage ont déjà souligné quelques ambiguïtés sur l'identité réelle de certains taxa malgaches. Tel est le cas du genre *Miniopterus* et *Pipistrellus*.

Par la suite, les recherches sur les chiroptères de Madagascar se sont améliorées et les diverses investigations n'arrêtent pas de dévoiler des nouveautés sur la diversité de ce taxon dans la Grande Ile. Ainsi, par exemple, durant ces dernières années et grâce aux observations et analyses des différents paramètres évoqués plus haut, au moins cinq espèces de chauves-souris endémiques ont été identifiées et reconnues, il s'agit de *Chaerephon jobimena*, *Myzopoda schliemanni*, *Pipistrellus raceyi*, *Scotophilus marovaza* et *S. tandrefana* (Goodman & Cardiff, 2004 ; Bates *et al.*, 2006 ; Goodman *et al.*, 2005b, 2006, 2007a).

Pour le genre *Miniopterus*, quatre espèces (dont *M. gleni*, endémique de Madagascar) ont été recensées à la fin du XX^{ème} siècle (Peterson *et al.*, 1995 ; Eger & Mitchell, 1996). Toutefois, Peterson *et al.* (1995) ont avancé que *M. manavi* de Madagascar présente une variation géographique. Depuis, ce genre fait l'objet de recherches plus approfondies et grâce aux inventaires récemment entrepris et aux études moléculaires effectuées sur des échantillons

de tissus provenant des spécimens muséologiques ou nouvellement collectés dans de nombreuses localités, des informations supplémentaires ont pu être rassemblées afin d'éclaircir certains problèmes taxinomiques (exemples : Goodman *et al.*, 2007b, 2009a).

Eger & Mitchell (1996) ont étudié la biogéographie des chauves-souris malgaches selon la systématique présentée par Peterson *et al.* (1995). Dans leurs analyses, 28 espèces ont été prises en compte en excluant *Mormopterus acetabulosus* des îles Mascareignes. Eger & Mitchell (1996) ont noté qu'étant donné la position de la Grande Ile entre les deux continents, Asie et Afrique, les espèces de chauves-souris malgaches seraient d'origine africaine et/ou asiatique : *Eidolon* et *Triaenops* seraient d'origine africaine et deux autres genres (*Emballonura* et *Pteropus*) sont d'origine asiatique. Le genre *Miniopterus* est largement répandu en Afrique, Asie et Australie.

Outre les 44 espèces répertoriées au début de l'année 2011 (Goodman, 2011 ; Goodman *et al.*, 2011), d'autres taxa restent encore cryptiques et méritent d'être élucidés. Le nom des espèces de chauves-souris décrites à Madagascar suivi de leur descripteur, de leur année de description ainsi que de leur distribution sont résumés dans le Tableau 1.

En résumé, comparée aux autres îles tropicales, la Grande Ile est exceptionnelle par l'importance de la diversité de sa faune chiroptérologique, doublée d'un taux d'endémisme élevé.

Tableau 1. Liste des espèces de chauves-souris de Madagascar et leur distribution.

Familles	Espèces	Distribution
Pteropodidae	<i>Pteropus rufus</i> E. Geoffroy, 1803	Madagascar
	<i>Eidolon dupreanum</i> (Pollen, 1866)	Madagascar
	<i>Rousettus madagascariensis</i> G. Grandidier, 1928	Madagascar
Hipposideridae	<i>Hipposideros commersoni</i> (E. Geoffroy, 1803)	Madagascar
	<i>Triaenops auritus</i> G. Grandidier, 1912	Madagascar
	<i>Triaenops furculus</i> Trouessart, 1906	Madagascar
	<i>Triaenops menamena</i> Goodman & Ranivo, 2009 (ex- <i>T. rufus</i> Milne-Edwards, 1881)	Madagascar
Emballonuridae	<i>Coleura afra</i> (Peters, 1852)	Madagascar, Afrique et Moyen Orient
	<i>Emballonura atrata</i> Peters, 1874	Madagascar
	<i>Emballonura tiavato</i> Goodman, Cardiff, Ranivo, Russell & Yoder, 2006	Madagascar
	<i>Taphozous mauritanus</i> (E. Geoffroy, 1818)	Madagascar, Afrique, Ouest de l'océan Indien
Myzopodidae	<i>Myzopoda aurita</i> Milne-Edwards & A. Grandidier, 1878	Madagascar
	<i>Myzopoda schliemanni</i> Goodman, Rakotondraparany & Kofoky, 2007	Madagascar
Molossidae	<i>Chaerephon leucogaster</i> A. Grandidier, 1870	Madagascar, Comores et Afrique
	<i>Chaerephon jobimena</i> Goodman & Cardiff, 2004	Madagascar
	<i>Chaerephon atsinanana</i> Goodman, Buccas, Naidoo, Ratrimomanarivo, Taylor & Lamb, 2010	Madagascar

Familles	Espèces	Distribution
	<i>Mops leucostigma</i> G. M. Allen, 1918	Madagascar et Comores
	<i>Mops midas</i> (Sundevall, 1843)	Madagascar et Afrique
	<i>Mormopterus jugularis</i> (Peters, 1865)	Madagascar
	<i>Otomops madagascariensis</i> Dorst, 1953	Madagascar
	<i>Tadarida fulminans</i> (Thomas, 1903)	Madagascar et Afrique
Nycteridae	<i>Nycteris madagascariensis</i> G. Grandidier, 1937	Madagascar
Miniopteridae	<i>Miniopterus sororculus</i> Goodman, Ryan, Maminirina, Fahr, Christidis & Appleton, 2007	Madagascar
	<i>Miniopterus majori</i> Thomas, 1906	Madagascar
	<i>Miniopterus manavi</i> Thomas, 1906	Madagascar
	<i>Miniopterus griveaudi</i> Harrison, 1959	Madagascar et Comores
	<i>Miniopterus aelleni</i> Goodman, Maminirina, Weyeneth, Bradman, Christidis, Ruedi & Appleton, 2009	Madagascar et Comores
	<i>Miniopterus brachytragos</i> Goodman, Maminirina, Bradman, Christidis & Appleton, 2009	Madagascar
	<i>Miniopterus egeri</i> Goodman, Ramasindrazana, Maminirina, Schoeman & Appleton, 2011	Madagascar
	<i>Miniopterus mahafaliensis</i> Goodman, Maminirina, Bradman, Christidis & Appleton, 2009	Madagascar
	<i>Miniopterus griffithsi</i> Goodman, Maminirina, Bradman, Christidis & Appleton, 2010	Madagascar
	<i>Miniopterus gleni</i> Eger, Mitchell & Peterson, 1995	Madagascar
	<i>Miniopterus petersoni</i> Goodman, Bradman, Maminirina, Ryan, Christidis & Appleton 2008	Madagascar

Vespertilionidae	<i>Myotis goudoti</i> (A. Smith, 1834)	Madagascar
	<i>Neoromicia malagasyensis</i> Peterson, Eger & Mitchell, 1995	Madagascar
	<i>Eptesicus matroka</i> (Thomas & Schwann, 1905)	Madagascar
	<i>Neoromicia capensis</i> (A. Smith, 1829) ex- <i>N. melckorum</i> Roberts, 1919	Madagascar et Afrique
	<i>Hypsugo anchietae</i> (Seabra, 1900)	Madagascar et Afrique
	<i>Pipistrellus hesperidus</i> (Temminck, 1840)	Madagascar et Afrique
	<i>Pipistrellus raceyi</i> Bates, Ratrimomanarivo, Harrison & Goodman, 2006	Madagascar
	<i>Scotophilus borbonicus</i> (E. Geoffroy, 1803)	Madagascar et La Réunion
	<i>Scotophilus marovaza</i> Goodman, Ratrimomanarivo & Randrianandrianina, 2006	Madagascar
	<i>Scotophilus robustus</i> Milne-Edwards, 1881	Madagascar
	<i>Scotophilus tandrefana</i> Goodman, Jenkins & Ratrimomanarivo, 2005	Madagascar

I- 2. Révision taxinomique des chauves-souris

Pendant plus de deux siècles, la majorité des biologistes ont accepté la répartition des chauves-souris en deux sous-ordres selon la classification de Dobson (1875) (Hutcheon & Kirsch, 2006). Cette taxinomie, au début, a été basée sur certains caractères externes. Plus tard, les biologistes ont aussi remarqué des différences anatomiques, physiologiques et des différences dans la capacité de chaque groupe à utiliser ou non le système d'écholocation. Ces deux principaux sous-ordres sont les Microchiroptera et les Megachiroptera. Toutefois, les critères de classification morphologiques ne sont pas toujours crédibles dans la description ou la reconnaissance d'une espèce. De ce fait, les chercheurs, travaillant sur les chauves-souris, ont fait appel à la biologie moléculaire et les différents travaux entrepris en ce sens ont abouti à une nouvelle classification de l'ordre des Chiroptera en deux sous-ordres : le sous-ordre des Yinpterochiroptera regroupant les Pteropodidae, les Hipposideridae, les Rhinolophidae, les Rhinopomatidae, les Craseonycteridae et les Megadermatidae et le sous-ordre des Yangochiroptera qui rassemble les autres familles (Springer *et al.*, 2001 ; Jones & Teeling, 2006).

En outre, ces études moléculaires ayant été étendues jusqu'au niveau du sous-ordre, il en ressort que le genre *Miniopterus*, classé auparavant dans la famille des Vespertilionidae, appartient désormais à la famille des Miniopteridae (Hooper & Van Den Bussche, 2003 ; Miller-Butterworth *et al.*, 2007). Onze espèces de *Miniopterus* furent répertoriées à Madagascar à la fin de l'année 2011 et dans certains cas, elles peuvent être des espèces sœurs (comme *M. gleni* et *M. griffithsi*) ou des espèces paraphylétiques (comme *M. manavi sensu lato*) (Tableau 2). *Miniopterus manavi sensu lato* est composé d'au moins sept espèces morphologiquement similaires (d'après les mensurations externes, crâniennes et dentaires) et rassemble : *M. aelleni*, *M. brachytragos*, *M. egeri*, *M. griveaudi*, *M. mahafaliensis*, *M. manavi* et *M. petersoni*. Cependant, les études génétiques montrent que ces ressemblances ne sont, en général, que des signes de convergence. La distinction des espèces de ce complexe, sur le terrain, est basée sur la forme et la taille du tragus qui sont parfois caractéristiques de chaque espèce (Goodman *et al.*, 2009a, 2009b).

Selon leur besoin écologique respectif, les espèces de la famille des Miniopteridae malgaches vivent en colonie monospécifique ou en sympatrie avec d'autres espèces. Par exemple, la grotte de Fandanana (région de Fandriana), abrite cinq espèces de chauves-souris dont quatre sont du genre *Miniopterus* : *M. sororculus*, *M. majori*, *M. manavi* et une autre espèce qui reste encore à déterminer (Ramasindrazana *et al.*, 2011) ainsi qu'une espèce appartenant à la famille des Vespertilionidae (*Myotis goudoti*).

Tableau 2. Liste des espèces de *Miniopterus* répertoriées à Madagascar par les différents auteurs (1947 - 2011).

Dorst (1947)	Hill (1993)	Koopman (1994)	Peterson <i>et al.</i> (1995)	Simmons (2005)	Goodman (2011) ; Goodman <i>et al.</i> (2011)
	<i>M. minor</i>				
<i>M. manavi</i>	<i>manavi</i>	<i>M. manavi</i>	<i>M. manavi</i>	<i>M. manavi</i>	<i>M. manavi</i>
	<i>M. schreibersii</i>				
<i>M. majori</i>	<i>majori</i>	<i>M. schreibersii</i>	<i>M. majori</i>	<i>M. majori</i>	<i>M. majori</i>
	<i>M. fraterculus</i>	<i>M. f. fraterculus</i>	<i>M. fraterculus</i>	<i>M. fraterculus</i>	<i>M. sororculus</i>
					<i>M. petersoni</i>
	<i>M. inflatus</i>		<i>M. gleni</i>	<i>M. gleni</i>	<i>M. gleni</i>
		<i>M. minor ?</i>			<i>M. griffithsi</i>
		<i>M. magnater ?</i>			<i>M. aelleni</i>
					<i>M. brachytragos</i>
					<i>M. egeri</i>
					<i>M. griveaudi</i>
					<i>M. mahafaliensis</i>

Mais les diverses révisions de la taxinomie des chauves-souris n'ont pas uniquement affecté le sous-ordre et la famille. Les études récemment entreprises ont confirmé l'absence de certaines espèces à Madagascar. En effet, les études comparatives ont permis, par exemple, de préciser que *Triaenops rufus* est une espèce africaine et la population malgache référée à *T. rufus* a été décrite comme étant une nouvelle espèce dénommée *T. menamena* (Goodman & Ranivo, 2009). En outre, Goodman *et al.* (2010a) ont démontré que la population référée à *Chaerephon pumilus* à Madagascar est différente de celle du continent africain, de la péninsule arabique, de l'archipel des Comores et des Seychelles. Ils ont conclu qu'il s'agit d'une nouvelle espèce et l'ont dénommée *C. atsinanana*.

I- 3. Système d'écholocation chez les chiroptères

Pendant des siècles, les biologistes se sont demandé comment les chauves-souris pouvaient s'orienter dans le noir (Spallanzani, 1794). Est-ce grâce à une vision exceptionnelle ou à un sens totalement différent que les autres mammifères n'ont pas pu acquérir au cours de l'évolution des êtres vivants ?

A la fin du XVIII^{ème} siècle, Spallanzani (1794), a démontré que certaines espèces de chauves-souris ont la capacité d'utiliser un sens, autre que la vision, pour s'orienter et se déplacer dans le noir et localiser leurs proies tout en évitant leur prédateur. Mais Griffin

(1958) a réussi à améliorer ces expériences en utilisant un détecteur d'ultrasons. Il en déduit que certaines espèces de chauves-souris produisent des sons de haute fréquence, très rapides et directionnels. Ce phénomène est appelé « système d'écholocation » ou « localisation par l'écho ». L'écholocation désigne donc la réflexion du son ou « écho » qui est généralement inaudible à l'oreille humaine (Fenton, 2002). Ces sons inaudibles ou ultrasons sont également utilisés par d'autres groupes de mammifères (comme les Cétacés : dauphins, baleines), de micromammifères non-volants (musaraignes et tenrecs comme le genre *Hemicentetes* étudiés par Eisenberg & Gould en 1984) et même d'oiseaux (Schober & Grimmberger, 1991). Chez les chauves-souris, ces cris suraigus peuvent avoir une fréquence allant de 20 à 210 kHz (Schober & Grimmberger, 1991 ; Taylor, 2000). Les ultrasons émis renvoient des échos après avoir touché un obstacle et informent l'animal sur l'attitude à prendre. Du point de vue biologique, les ultrasons prennent naissance au niveau du larynx et le vent passant par la corde vocale modifie la fréquence du son. Puis, les cris sont émis par la bouche ou par les narines. Les espèces utilisant les narines comme organe d'émission ont souvent un nez complexe (Altringham, 2001). Tel est le cas des Hipposideridae (Annexe 1).

Pendant leur vol, les chauves-souris émettent des ultrasons, en une série de pulsations, à intervalle plus ou moins régulier qui va leur permettre de définir de façon précise leur milieu. Elles peuvent ainsi créer une image tridimensionnelle de l'endroit qu'elles exploitent. La distance de l'individu par rapport aux obstacles ou aux proies est évaluée en fonction du temps de retour de l'écho. La direction est évaluée par le décalage de réception entre les deux oreilles. Pendant la chasse, les pulsations ultrasoniques émises à intervalle régulier deviennent de plus en plus rapides pour mieux situer et capturer les proies (Schnitzler & Kalko, 2001). Le tragus, une projection cartilagineuse située au niveau de l'oreille, crée un deuxième sentier qui permet au son de parcourir le canal de l'oreille en stimulant une deuxième ouverture menant à la membrane tympanique (Lawrence & Simmons, 1982). Chez certaines espèces du genre *Rousettus* (Pteropodidae), les pulsations ultrasoniques de basse fréquence proviennent du claquement de la langue.

Dans un sens biologique plus large, l'écholocation peut traduire la fréquence d'énergie maximale (F_{maxE}) des pulsations ultrasoniques émises par les espèces de chauves-souris.

Chez les chauves-souris dotées de la capacité d'émettre des ultrasons (Hipposideridae et Yangochiroptera), le système d'écholocation ne constitue pas uniquement un outil de déplacement. Il permet également de capturer les insectes en plein vol et joue un rôle important dans la reconnaissance interspécifique et intraspécifique. La fréquence d'émission des chauves-souris, qui est généralement spécifique, leur permet de reconnaître leur

congénère et d'établir des liens de communication entre elles. A cet effet, les chiroptères produisent d'autres types de cris sociaux qui sont généralement audibles à l'homme, donc à basse fréquence (Schober & Grimmberger, 1991 ; Taylor, 2000). Ces cris peuvent traduire des signaux de détresse, d'accouplement, de défense de territoire ou de communication entre mère et enfants (Taylor, 2000).

Les ultrasons produits, formés par des séries de pulsations, peuvent être visualisés sur des spectrogrammes en utilisant un logiciel adéquat. L'allure et l'intervalle de fréquence de chaque pulsation est caractéristique d'un groupe et selon le temps mis pour émettre les pulsations et en écouter les échos, deux groupes de chauves-souris peuvent être distingués, à savoir :

1. Les chauves-souris qui émettent des pulsations ultrasoniques à temps partiel ou « low duty cycle echolocators » (Jones & Rydell, 2003). Les animaux appartenant à ce groupe séparent le temps d'émission et le temps d'écoute de l'écho parce qu'elles ne peuvent pas détecter l'écho pendant l'émission. Des pulsations de courte durée sont alors émises afin d'en écouter les échos (Kalko & Schnitzler, 1993) et l'intervalle entre deux pulsations consécutives est plus long. Pendant la chasse, au fur et à mesure que l'individu s'approche d'une proie, il réduit la durée d'émission afin d'éviter ou de minimiser le chevauchement entre les pulsations ultrasoniques et les échos (Kalko & Schnitzler, 1993). Ce groupe rassemble notamment la famille des Emballonuridae, des Nycteridae, des Vespertilionidae, des Miniopteridae et des Molossidae (Desroche *et al.*, 2007).

2. Les Hipposideridae sont classés parmi les chauves-souris émettant des pulsations à plein temps ou « high duty cycle echolocators ». En effet, chez les Hipposideridae, la durée de chaque pulsation est généralement plus longue que celle des Vespertilionidae ou des Miniopteridae et l'intervalle de temps entre deux pulsations ultrasoniques consécutives est plus court que celui des chauves-souris émettant des ultrasons à temps partiel. Les pulsations émises et les échos sont alors séparés plutôt par rapport à la fréquence et non par rapport à l'intervalle de temps séparant deux pulsations successives. En outre, les chauves-souris émettant à plein temps peuvent détecter les échos produits par le vol des insectes (effet Doppler).

Deux types de signaux peuvent être distingués chez les chauves-souris selon les habitats qu'elles fréquentent (Russ, 1999), à savoir :

1. Des signaux à fréquence modulée ou « frequency modulation » (FM), caractérisés par des pulsations de courte durée mais de fréquence variable, allant de 60 à 30 kHz en 5 millisecondes (ms) chez la plupart des espèces de Vespertilionidae des pays tempérés

(Altringham, 2001). Cette fréquence est caractéristique des espèces visitant fréquemment les endroits fermés comme *Myotis goudoti* (espèce malgache).

2. Des signaux à fréquence constante ou « constant frequency » (CF) qui varient de quelques centaines de Hertz (Hz) ou encore des fréquences quasi-constantes ou « quasi-constant frequency » (QCF) présentant une variation de fréquence de quelques kilohertz (kHz). La durée de ces pulsations est plus longue, allant 10 à 50 ms et ce type de son est caractéristique des espèces de chauves-souris qui fréquentent les milieux ouverts. En effet, les hautes fréquences sont facilement atténuées à l'air libre et pour s'assurer que les cris traversent de longues distances, ces espèces utilisent ce type de signal.

Généralement, les ultrasons émis par les chauves-souris sont composés de portions FM ou CF ou même des deux types CF-FM ou FM-CF (Jones & Rydell, 2003). Ainsi, les espèces qui fréquentent les milieux semi-ouverts, comme la lisière des forêts, utilisent des cris de types FM-QCF (Russ, 1999 ; Kofoky *et al.*, 2009). Ces espèces sont également qualifiées de « low duty cycle - frequency modulated (LD - FM) bats » (Monadjem *et al.*, 2010). Tel est le cas des Miniopteridae et de certaines espèces de Vespertilionidae. Les Molossidae émettent généralement des pulsations ultrasoniques à fréquence quasi-constante mais la partie à fréquence modulée peut être de plus en plus prononcée à l'approche d'une proie ou d'un obstacle. Ce groupe est rassemblé dans le groupe des « low duty cycle - quasi-constant frequency (LD - QCF) bats » (Monadjem *et al.*, 2010). La famille des Hipposideridae, quant à elle, émet des cris à fréquence constante (CF) qui peuvent être précédées ou suivies d'une petite partie à fréquence modulée (FM) (Desroche *et al.*, 2007 ; Kofoky *et al.*, 2009) ou « high duty cycle - constant frequency (HD - CF) bats » (Monadjem *et al.*, 2010).

Cette capacité, chez certains groupes de chauves-souris, à utiliser des ultrasons, a été dès lors exploitée par les biologistes afin de conduire des études bioacoustiques en vue de recenser les espèces de chauves-souris dans un milieu donné et de définir leur habitat préférentiel (Randrianandrianina *et al.*, 2006 ; Kofoky *et al.*, 2007). De plus, grâce à un matériel adéquat, il serait possible de connaître globalement l'activité des espèces présentes en exploitant les données obtenues par des enregistrements continus.

Cependant, après les récentes descriptions de nouvelles espèces pour la science, notamment celles appartenant au genre *Miniopterus*, les données disponibles deviennent vagues et méritent d'être remises à jour ou même renouvelées.

I- 4. Aperçu des études déjà entreprises

Toute étude bio-écologique essaye de définir les besoins de l'espèce en considérant généralement son mode de vie, son régime alimentaire et son mode de reproduction puis de comprendre les relations entre les êtres vivants et leur biotope, en analysant les impacts possibles des différents paramètres écologiques (abiotiques, biotiques). Ces différents paramètres capables d'influencer la survie des espèces doivent être analysés minutieusement afin d'éviter une mauvaise interprétation des exigences écologiques de chaque espèce.

I- 4- 1. Régime alimentaire des chauves-souris malgaches

Les Pteropodidae ont un régime alimentaire varié. Ils se nourrissent de fruits, de nectar et même de fleurs (Hutcheon, 2003). Ce comportement est favorisé par leur museau allongé, leur longue langue permettant d'extraire le nectar des fleurs et par leur acuité visuelle. Toutefois, si *Pteropus rufus* peut discerner les couleurs, *Rousettus madagascariensis* et *Eidolon dupreanum* en sont incapables (Müller *et al.*, 2007). A cause de leur régime alimentaire, les Pteropodidae ont fait l'objet de plusieurs études étant donné leur capacité à disséminer des graines ou à polliniser des fleurs assurant ainsi la régénération forestière (Bollen & van Elsacker, 2002 ; Raheriarisena, 2005 ; Andriafidison *et al.*, 2006).

Les autres familles de chauves-souris sont principalement insectivores. En effet, les études récemment entreprises sur les chauves-souris ont permis de constater que *Hipposideros commersoni* et les Yangochiroptera de Madagascar sont largement insectivores (Ralisata, 2005 ; Andrianaivoarivelo *et al.*, 2006 ; Rajemison & Goodman, 2007; Rakotoarivelo *et al.*, 2007 ; Ramasindrazana *et al.*, 2009 ; Ralisata *et al.*, 2010).

I- 4- 2. Etude bioacoustique et écologique

Différentes études ont été entreprises dans de nombreuses localités du monde afin de tester l'efficacité des moyens ultrasoniques pour le recensement et l'étude de l'activité des chauves-souris (exemple : Vaughan *et al.*, 1997 ; Law & Chidel, 2002). Ces techniques ont été aussi appliquées à Madagascar en rassemblant en premier lieu les détails sur les fréquences d'énergies maximales respectives des différentes espèces de chauves-souris malgaches (Russ *et al.*, 2003 ; Kofoky *et al.*, 2009). Avec ces données de bases qui vont constituer le catalogue de l'écholocation des chiroptères de Madagascar, le recensement des espèces présentes dans un milieu donné ainsi que la détermination de l'importance de leur activité dans divers habitats seraient possibles. De ce fait, la méthode bioacoustique pourrait

être combinée avec les méthodes de capture afin d'obtenir des résultats de recensement plus exhaustifs.

I- 4- 3. Répartition géographique des chauves-souris de Madagascar

A Madagascar, les chauves-souris ont colonisé différents milieux à l'exception des hautes montagnes et sont présentes dans tous les domaines phytogéographiques (Eger & Mitchell, 2003). Certaines espèces ont une distribution très restreinte et parfois la limite géographique pourrait être des barrières physiques. A titre d'exemple, d'après les travaux de Peterson *et al.* (1995), *Miniopterus gleni* est présenté comme une espèce à large distribution. Cependant les études génétiques récemment entreprises ont révélé que ce taxon rassemble deux espèces sœurs allopatriques (Goodman *et al.*, 2010b) : *M. gleni* qui est largement distribué, de l'extrême nord de l'île jusqu'à la rivière Onilahy et *M. griffithsi* qui vit au sud de cette rivière.

La partie Ouest malgache serait plus riche en terme de diversité spécifique de chauves-souris étant donné l'importance des formations sédimentaires (calcaire ou grès comme les formations à Isalo) caractéristiques de cette région et qui sont à l'origine des grottes servant de gîte diurne pour beaucoup d'espèces (Goodman *et al.*, 2005b). Par contre, la diversité spécifique dans l'extrême Sud-ouest de la Grande Ile (caractérisé par des végétations sèches et épineuses) est généralement plus réduite (cas du Parc National de Tsimanampetsotsa). La partie Est, quant à elle, montre une richesse spécifique variable allant de sept à 16 espèces (Goodman, 2011). Si certaines espèces, comme *Scotophilus tandrefana*, ont une distribution limitée, d'autres (exemples : *Triaenops menamena*, *Hipposideros commersoni* ou *Myotis goudoti*) sont largement réparties.

I- 5. Importances et menaces potentielles des chauves-souris

Les chauves-souris constituent un maillon de l'écosystème. Leur importance écologique est ainsi non négligeable. Les deux groupes, Yinpterochiroptera et Yangochiroptera, ont leur rôle respectif à jouer dans les divers systèmes de régulations écologiques. Si les Pteropodidae (Yinpterochiroptera) ont la capacité de maintenir la régénération forestière naturelle à un rythme stable, les Hipposideridae (Yinpterochiroptera) et les autres familles de chauves-souris insectivores y compris la famille des Miniopteridae (Yangochiroptera) maintiennent la régulation de l'entomofaune. En outre, les chauves-souris peuvent également limiter l'exploitation des plantes par ces insectes qui sont parfois herbivores (Kalka *et al.*, 2008 ; Williams-Guillén *et al.*, 2008).

Bien que les chauves-souris jouent un rôle non négligeable dans les divers systèmes de régulation, différentes menaces pèsent sur ces animaux. La perte de leur habitat naturel constitue la première menace. Les Yinpterochiroptera de Madagascar, de par leur grande taille, représentent une source de nourriture pour la population autochtone de certaines localités. La chasse, pratiquée par l'homme, peut causer une forte réduction de la population de *Hipposideros commersoni* car dans la partie Sud-ouest de Madagascar, par exemple, cette espèce est consommée par la population locale lors de la période de soudure, à partir du mois de janvier (Goodman, 2006, 2011 ; B. Ramasindrazana, données non publiées).

Les Yangochiroptera, quant à eux, sont victimes d'actes irraisonnés qui peuvent les obliger à quitter leur gîte et à coloniser d'autres endroits peu sécurisés (Cardiff *et al.*, 2009). En effet, toute perturbation répétée, comme les visites touristiques fréquentes, n'est pas tolérée par certaines espèces de chauves-souris cavernicoles qui préfèrent quitter leur gîte pour coloniser d'autres endroits (Kofoky *et al.*, 2007 ; Cardiff *et al.*, 2009). Les Molossidae vivant sous la toiture des habitations humaines, à cause de leur forte odeur, sont méprisés et chassés par la population (Goodman *et al.*, 2008b).

I- 6. Caractéristiques des zones d'étude

Madagascar, de par sa grande superficie, possède un climat varié entraînant une diversité de formations naturelles. Comme les spécimens utilisés lors de cette étude proviennent de différentes localités, il est important d'avancer quelques particularités physiques de la Grande Ile.

I- 6- 1. Géologie

L'importance des colonies de chauves-souris ainsi que la diversité spécifique dépendent en majeure partie des formations géologiques prépondérantes au sein d'une localité donnée. En effet, la communauté chiroptérologique est très importante dans les zones à formations sédimentaires (Namoroka, Beanka, Bemaraha). De par leur structure et leur vaste étendue, ces endroits offrent un abri idéal pour beaucoup d'espèces de chauves-souris qui deviennent sympatriques. Ces diverses formations sont plus importantes dans la partie occidentale malgache. Toutefois, les chauves-souris peuvent tirer profit des fissures de rochers, des abris sous roches et même des endroits dénudés de caves (Figure 1).

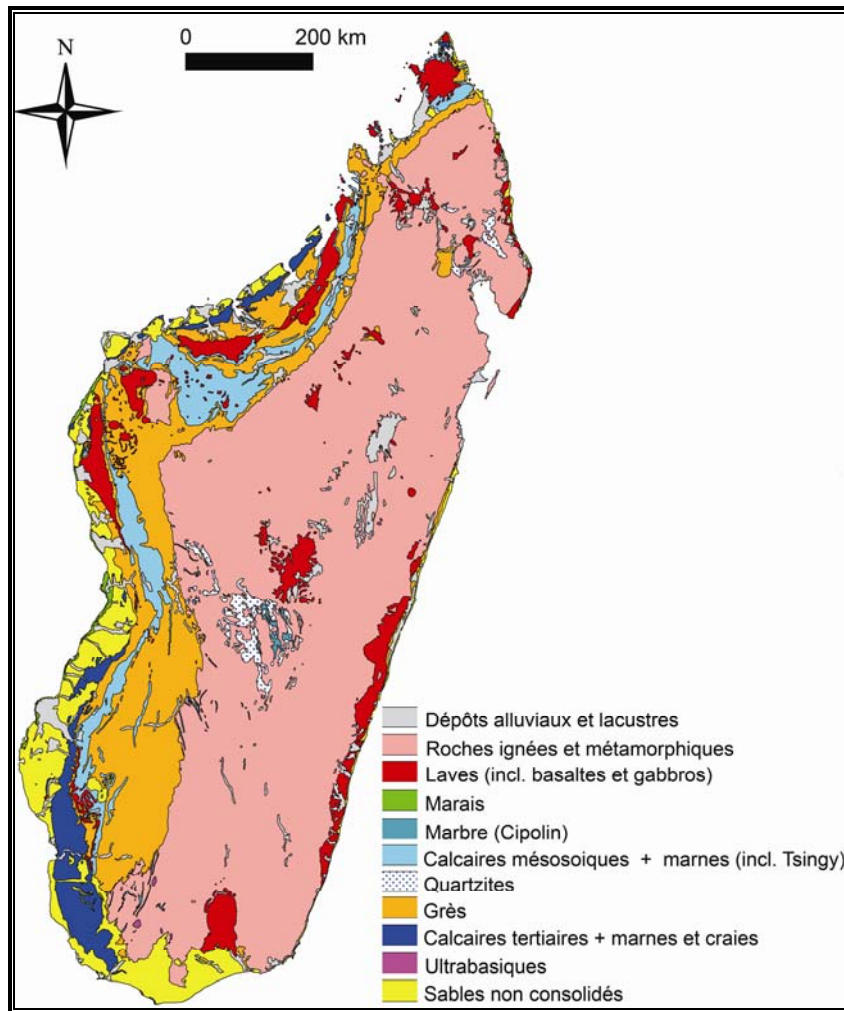


Figure 1. Carte de la géologie simplifiée de Madagascar dérivée de Besairie (1964). (Source : Du Puy & Moat, 1996.)

I- 6- 2. Climat et végétation de Madagascar

Le climat de Madagascar est déterminé d'un côté par l'anticyclone des Mascareignes qui engendre l'Alizé du Sud-est et de l'autre côté par les basses pressions équatoriales qui provoquent la Mousson du Nord-ouest (Cornet, 1974). Outre les variations topographiques majeures au sein de la Grande Ile, les facteurs déterminants du climat de Madagascar ont abouti à une variation du type de climat (Figure 2) (Cornet, 1974). La côte Est reçoit une précipitation largement plus élevée et une température moyenne annuelle allant de 20 à 25°C, celle de l'Ouest est soumise à une précipitation modérée et une température moyenne allant de 24 à 28°C. Le Sud et le Sud-ouest varient du climat sec au semi-aride avec des précipitations faibles et les Hautes Terres centrales enregistrent des précipitations variables et des températures plus basses (14 - 22°C) (Donque, 1972 ; Cornet, 1974 ; Irwin *et al.*, 2010).

Cette variation des précipitations et des températures ont beaucoup d'influence sur la structure de la végétation de la Grande Ile. En effet, si la partie orientale malgache est dominée par des formations sempervirentes, la partie occidentale, quant à elle, est largement dominée par des formations caducifoliées. La partie australe de Madagascar est caractérisée par des formations épineuses avec des forêts galeries (Donque, 1972 ; Cornet, 1974 ; Irwin *et al.*, 2010).

La flore de Madagascar est ainsi remarquable de par sa diversité à laquelle s'ajoute un haut niveau d'endémicité. La complexité de la structure de la communauté végétale de Madagascar est due aux divers types de sols et de substrats rocheux, à l'altitude, et aux régimes climatiques, voire à la gamme de latitude et à grande échelle à un long isolement de Madagascar au cours des temps géologiques (Gautier & Goodman, 2008). C'est pour cette raison que Madagascar a été divisé en zones phytogéographiques. Cependant, cette caractérisation du type de végétation a beaucoup évolué depuis Baron (1889-1890), Perrier de la Bâthie (1921) jusqu'à Humbert (1955) et les travaux de classification se sont encore améliorés afin de mieux classer les régions malgaches selon leur type de végétation respectif. Par ailleurs, Moat & Smith (2007) reconnaissent 15 types de formations végétales à Madagascar tout en spécifiant les caractéristiques climatiques et géologiques de chaque subdivision. Chaque subdivision énumérée ci-dessous a ainsi leur synonyme selon les divers types de classification proposés antérieurement. D'après Gautier & Goodman (2008), Madagascar est subdivisé en deux sous-groupes selon le type de végétation : les régions humides regroupant les régions de l'Est, du Centre et du Sambirano et les régions sèches rassemblant les zones de l'Ouest et du Sud (Figure 3).

I- 6- 2- 1. Les régions humides

I- 6- 2- 1- 1. La région de l'Est

Synonyme : « Domaine de l'Est » (Humbert, 1965)
« Etage humide » (Cornet, 1974)
« Est 0 - 800 m » (Faramalala, 1995)
« Lowland Forest Ecoregion » (Burgess *et al.*, 2004)

Cette subdivision englobe toute la partie orientale de Madagascar avec une altitude croissante du niveau de la mer en direction de l'Ouest jusqu'à l'escarpement oriental (Figure 3) (Gautier & Goodman, 2008). La région orientale s'étend d'Antsiranana à Tolagnaro, sur plus de 12° de latitude (Donque, 1975). Les fleuves et rivières du versant oriental s'écoulent des Hautes Terres centrales à l'océan Indien. La végétation primaire est largement constituée

par une forêt humide sempervirente de basse altitude, englobant les zones allant de 0 à 800 m. Toutefois, les activités humaines comme la déforestation, ont largement contribué à la destruction de cette formation originelle (Harper *et al.*, 2007 ; Dufils, 2008) qui a abouti à la formation des « *savoka* » (Humbert, 1965).

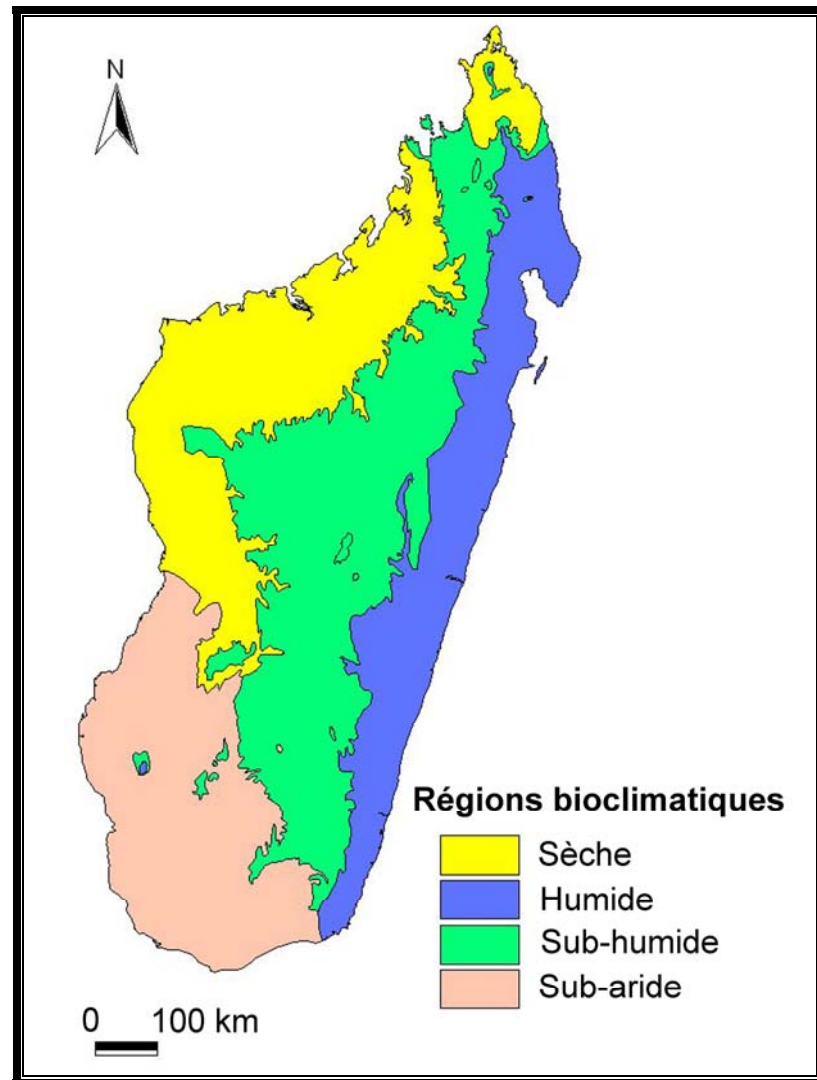


Figure 2. Carte bioclimatique simplifiée de Madagascar d'après Cornet (1974).

I- 6- 2- 1- 2. La région du Centre

Synonyme : « Domaine du Centre » + « Domaine des Hautes montagnes » (Humbert, 1965)

« Etage sub-humide » (à l'exception des zones de basse altitude) + « étage de montagne » (Cornet, 1974)

« Est 800 - 1800 m » + « Ouest 800 - 1800 m » + « Montagnes 1800 - 2000 m » + « Hautes montagnes > 2000 m » (Faramalala, 1995)

« Sub-humid Forest Ecoregion » (à l'exception des zones de basse altitude) + « Ericoid thickets Ecoregion » (Burgess *et al.*, 2004)

Couvrant environ 40 % de la Grande Ile, les forêts qui subsistent dans cette subdivision sont réduites en superficie et sont qualifiées de forêts humides de montagnes, avec une canopée pouvant atteindre 25 m et portant des épiphytes. Aux plus hautes altitudes, la végétation est dominée par une forêt sclérophylle de montagne. Dans les zones sommitales des hautes montagnes, les formations végétales sont largement dominées par les fourrés éricoïdes, parfois dénommés « fourrés de montagnes » composés en majeure partie par des Asteraceae et des Ericaceae. Les habitats forestiers sont rares dans les Hautes Terres centrales, pour ne citer que les forêts isolées et fragmentées d'Ambohitantely, d'Ambohijanahary ou d'Isalo. Des pseudo-steppes (étendues herbeuses secondaires), des plantations d'arbres exotiques (*Pinus* et *Eucalyptus*) et des zones d'occupations humaines dominent la région centrale (Gautier & Goodman, 2008).

I- 6- 2- 1- 3. La région du Sambirano

Synonyme : « Domaine du Sambirano » (Humbert, 1965)
Partie de « Etage sub-humide » (Cornet, 1974)
« Sambirano 0 - 800 m » (Faramalala, 1995)
Partie de « Sub-humid Forest Ecoregion » (Burgess *et al.*, 2004)

Cette région rassemble la vallée du fleuve de Sambirano jusqu'à une altitude de 800 m au pied des massifs de Tsaratanana à l'Est et de Manongarivo à l'Ouest, une partie de la côte Ouest entre la Baie d'Ambaro et la baie d'Ampasindava, Nosy Be et Nosy Komba (Figure 3). L'utilisation du terme Sambirano par les biogéographes a créé une confusion. En effet, ce terme ne doit pas être utilisé aux zones à altitude supérieure à 800 m des montagnes environnantes. La végétation climacique de la région du Sambirano est la forêt pluviale de basse altitude ayant une physionomie assez proche de celle du versant Est de l'île avec laquelle elle montre de nombreuses affinités floristiques. En outre, cette région présente une composante occidentale, orientale et une dernière composée de taxons endémiques avec des affinités avec le domaine de l'Est et de l'Ouest.

Mais la validité du domaine de Sambirano a été soulevée par Du Puy & Moat (1996). D'après eux, ce domaine est inclus dans le domaine de l'Est mais constitue un centre d'endémisme. L'étude de la végétation du massif de Manongarivo a permis de connaître la transition entre le domaine du Sambirano et le domaine du Centre et les résultats montrent une homogénéité des sites de basses altitudes jusqu'à 850 m. Au de-là de cette altitude, les espèces végétales recensées ont plus d'affinité avec les espèces du domaine du Centre. Ces

résultats confirment que la région de basse altitude de Sambirano doit être prise comme une unité phytogéographique distincte. Dès lors, il faut soit maintenir cette unité comme domaine à part entière soit la considérer en tant que secteur propre du domaine de l'Est (Gautier & Goodman, 2008).

I- 6- 2- 2. Les régions sèches

I- 6- 2- 2- 1. La région de l'Ouest

Synonyme : « Domaine de l'Ouest » (Humbert, 1965)
« Etage sec » + « Etage sub-aride » (partie nord seulement) (Cornet, 1974)
« Ouest 0 - 800 m » (Faramalala, 1995)
« Deciduous forest » + « Succulent woodlands » (Burgess *et al.*, 2004)

Selon Gautier & Goodman (2008), cette région est subdivisée en deux parties par la région du Sambirano (Figure 3). La limite orientale correspond au contour des 800 m d'altitude qui la sépare de la région du Centre.

La végétation climacique est surtout la forêt sèche caducifoliée. En effet, tous les arbres et arbustes ont des feuilles caduques tombant surtout au cours de la saison sèche. Cette région a beaucoup souffert des actions anthropiques et le niveau actuel de déboisement est comparable à celui de l'Est (Harper *et al.*, 2007 ; Dufils, 2008). Actuellement, cette région est composée de mosaïques de forêts sèches caducifoliées, de forêts secondaires dégradés et de prairies secondaires.

I- 6- 2- 2- 2. La région du Sud

Synonyme : « Domaine du Sud » (Humbert, 1965)
« Etage sub-aride » (partie Sud seulement) (Cornet, 1974)
« Basse méridionale » (Faramalala, 1995)
« Spiny thicket » (Burgess *et al.*, 2004)

Cette région s'étend sur l'extrême Sud et la partie Sud-ouest de l'île. Elle est limitée au Nord par l'estuaire du fleuve Mangoky, à l'Est par le versant occidental des montagnes Anosyennes (Figure 3).

De nombreuses plantes dénotent des adaptations particulières afin de stocker l'humidité et de réduire la perte de l'eau. La végétation naturelle est largement dominée par une forêt épineuse généralement ouverte et dominée par la famille des Didiereaceae et des espèces d'*Euphorbia* coralliformes. Près de 90 % de la flore de cette région sont endémiques (Phillipson, 1996). Cette partie est la plus sèche et la plus chaude de Madagascar avec une pluviométrie annuelle au-dessous de 700 mm (Parc National de Tsimanampetsotsa : moins de

500 mm par an). La température moyenne maximale varie de 30 à 33°C et des minima de 15 à 21°C (Gautier & Goodman, 2008).

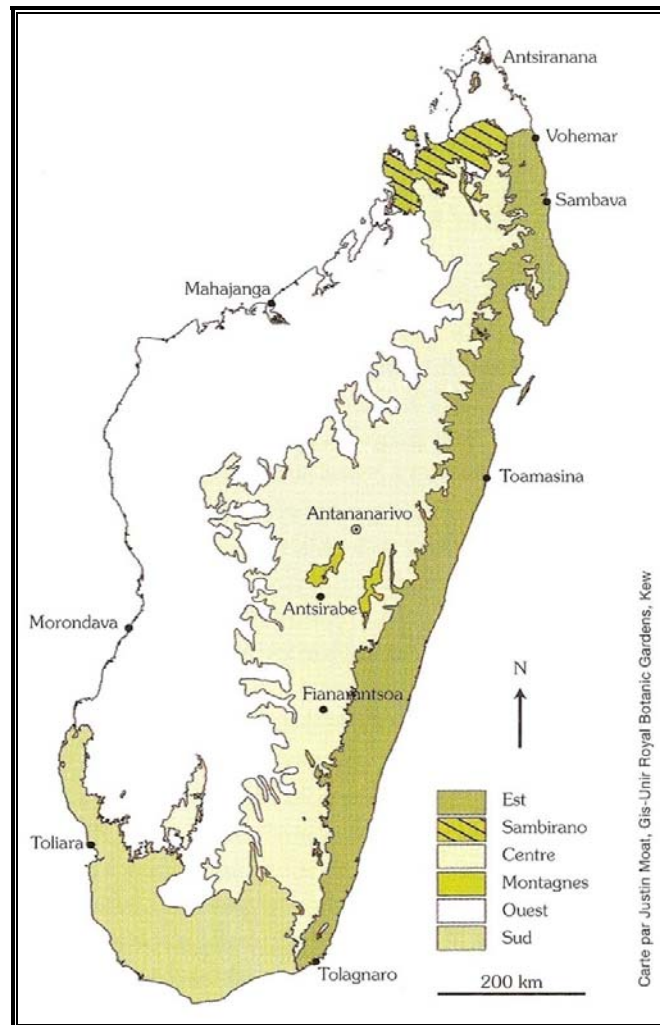


Figure 3. Régions Phytogéographiques de Madagascar basées sur Du Puy *et al.* (1999). (Source : Gautier & Goodman, 2008.)

I- 7. Données disponibles sur la famille des *Miniopteridae* et les *Hipposideridae*

Comme la présente étude se focalise surtout sur la famille des *Miniopteridae* et celle des *Hipposideridae* qui vivent en sympatrie, il serait préférable d'avancer quelques informations sur l'histoire naturelle des membres de ces deux familles.

I- 7- 1. La famille des *Miniopteridae*

Cette famille est représentée par le genre *Miniopterus*. Généralement cavernicole et rarement synanthropique (Goodman, 2011), le genre *Miniopterus* vit souvent en colonie monospécifique, plurispécifique ou en syntopie avec d'autres genres (exemples : *Myotis*,

Hipposideros, *Emballonura*). Le milieu forestier, comme les pistes ou l'intérieur de la forêt, les écotones d'habitats sont les zones susceptibles d'être fréquentées par les différentes espèces de *Miniopterus* (Randrianandrianina *et al.*, 2006 ; Kofoky *et al.*, 2007) étant donné l'importance de l'entomofaune dans ces endroits. *Miniopterus* est un genre facilement reconnaissable par la morphologie de ses ailes en tenant compte de la structure de ses phalanges. En effet, la longueur de la deuxième phalange du troisième doigt constitue un tiers de celle de la première phalange (Goodman, 2011) (Annexe 2).

A Madagascar, quatre espèces ont été regroupées dans le genre *Miniopterus* à la fin du XX^{ème} siècle, à savoir : *M. fraterculus*, *M. gleni*, *M. majori* et *M. manavi*. Mais les études morphologiques et génétiques ont pu confirmer que *M. fraterculus* est une espèce strictement africaine qui n'existe pas dans la Grande Ile et l'espèce malgache, dénommée *M. fraterculus*, a été décrite comme étant une nouvelle espèce pour la science et appelée *M. sororculus* (Goodman *et al.*, 2007b). Actuellement, le genre *Miniopterus* compte au moins 11 espèces (*M. aelleni*, *M. brachytragos*, *M. egeri*, *M. gleni*, *M. griffithsi*, *M. griveaudi*, *M. mahafaliensis*, *M. majori*, *M. manavi*, *M. petersoni* et *M. sororculus*) (Goodman, 2011 ; Goodman *et al.*, 2011) (Quelques photos en Annexe 3).

Le genre *Miniopterus* est largement distribué à Madagascar. L'écholocation de *Miniopterus* spp. est formée d'une association de partie à modulation de fréquence (FM) suivie d'une petite portion à fréquence quasi-constante (QCF) dont la durée dépend surtout du milieu fréquenté ou de la situation (phase de passage ou de capture de proies).

Miniopterus manavi sensu lato se nourrit principalement et par ordre d'importance de Coleoptera, d'Hemiptera et de Lepidoptera (Rakotoarivelo *et al.*, 2007), le régime alimentaire des autres espèces du genre *Miniopterus* n'a pas encore fait l'objet d'une étude particulière.

I- 7- 1- 1. *Miniopterus* de grande taille

Miniopterus gleni

L'holotype de *Miniopterus gleni* provient de la partie Sud de Madagascar, à Sarodrano qui est situé à 20 km au sud de Toliara (Peterson *et al.*, 1995). *Miniopterus gleni* se démarque des autres espèces par sa grande taille, son pelage long et soyeux et sa tête arrondie (Peterson *et al.*, 1995 ; Goodman, 2011). Avec un avant-bras mesurant entre 47 et 50 mm, *M. gleni* a un tragus long et épais (Goodman, 2011). Cette espèce est largement distribuée à Madagascar, de l'Est (île Sainte Marie) à l'Ouest (Namoroka) (Peterson *et al.*, 1995) et du Nord (cap Diégo) au Sud (Saint Augustin). La rivière Onilahy constitue la limite sud de cette espèce (Goodman,

2011). L'écholocation de *M. gleni* varie de 38,4 à 50,5 kHz avec une moyenne de 44,8 kHz (Kofoky *et al.*, 2009).

Miniopterus griffithsi

L'holotype de *Miniopterus griffithsi* provient de la grotte d'Androimpano, ex-province de Toliara, à 4,2 km au nord-est d'Itampolo. Cette espèce est remarquable de par son pelage relativement long et dense, son avant-bras d'une longueur comprise entre 48 et 50 mm et son tragus long et épais dont la partie externe possède une extension distincte (Goodman, 2011). *Miniopterus griffithsi* se rencontre de Itampolo à Amboasary-Atsimo (Goodman *et al.*, 2010b). Aucune information sur l'écholocation de cette espèce n'est encore disponible.

I- 7- 1- 2. *Miniopterus* de taille moyenne

Miniopterus majori

L'holotype de *Miniopterus majori* a été récolté à Imasindrary, ex-province de Fianarantsoa. *Miniopterus majori* est pourvu d'une fourrure relativement dense. Cette espèce a un avant-bras dont la longueur est comprise entre 43 et 47 mm. Le tragus, épaissi à sa base, est modérément long, légèrement recourbé et à extrémité arrondie (Goodman, 2011). L'espèce est confinée sur les Hautes Terres centrales et d'après la définition actuelle, *M. majori* peut être recensé entre 0 - 1550 m d'altitude (Goodman, 2011).

Miniopterus sororculus

Miniopterus sororculus est une espèce endémique de Madagascar qui a été récemment décrite (Goodman *et al.*, 2007b). L'holotype de cette espèce a été récolté dans une grotte située à 3 km au sud d'Ambatofinandrahana (Goodman *et al.*, 2007b). D'après la morphométrie, *M. majori* et *M. sororculus* ne présentent pas une nette différence, mais la couleur du pelage des deux espèces permet souvent de les distinguer. De plus, sur le terrain, une bonne observation de leur tragus respectif permet de différencier *M. majori* de *M. sororculus*. Ce dernier a un tragus modérément long avec l'extrémité distale épaisse et asymétrique. La longueur de l'avant-bras de *M. sororculus* varie entre 42 et 45 mm (Goodman, 2011). La fréquence d'énergie maximale moyenne de l'écholocation de *M. majori/sororculus* est de 48,5 kHz (44,2-54,5 kHz) (Kofoky *et al.*, 2009). Cette espèce se rencontre généralement dans les Hautes Terres centrales (Goodman, 2011). Elle vit souvent en syntopie avec *M. majori*.

Miniopterus petersoni

L'holotype de *Miniopterus petersoni* provient de la Cascade de Manantantely à 5,2 km au nord-ouest de Tolagnaro (Goodman *et al.*, 2008c). C'est une espèce de taille moyenne qui se localise à l'extrême sud-est de Madagascar. *Miniopterus petersoni* a un tragus droit et rétréci à l'extrémité qui se termine par un bout arrondi. Son avant-bras varie entre 38 et 43 mm (Goodman, 2011). Cette espèce est connue de Kianjavato à Itaranta (Amboasary). *Miniopterus petersoni* ne présente pas encore de données bioacoustiques.

I- 7- 1- 3. *Miniopterus* de petite taille

Miniopterus aelleni

L'holotype de *Miniopterus aelleni* provient du massif d'Ankarana qui se trouve au nord de Madagascar. Avec un pelage brun sombre, cette espèce a un tragus modérément long et droit à extrémité légèrement pointue (Goodman, 2011). Son avant-bras varie entre 35 et 41 mm. *Miniopterus aelleni* est connu dans la partie Nord et Ouest de Madagascar entre 0 m à 1110 m d'altitude et aussi aux Comores (Anjouan entre 220 à 690 m d'altitude) (Goodman *et al.*, 2009a). *Miniopterus aelleni* ne présente pas encore de données bioacoustiques.

Miniopterus brachytragos

L'holotype de *Miniopterus brachytragos* provient du Parc National de Namoroka, de la forêt d'Ambovononby, à 26 km au nord-ouest du village d'Andranomavo. Avec un avant-bras compris entre 35 et 38 mm, cette espèce a un pelage qui varie du brun au brun sombre. Son tragus, court et épais, est couvert de poils longs. *Miniopterus brachytragos* est connu dans la péninsule de Masoala, dans la forêt de Daraina, dans les Parcs Nationaux de Namoroka et de Bemaraha ainsi qu'à Nosy Komba (Goodman *et al.*, 2009b). Cette espèce ne possède pas encore de données bioacoustiques.

Miniopterus egeri

L'holotype de *Miniopterus egeri* provient de la forêt de Sahafina, à 9,5 km à l'ouest de Brickaville. Cette espèce de petite taille se différencie des autres par son pelage brun à brun foncé, son tragus relativement court et arrondi à l'extrémité mais plus développé par rapport à celui de *M. brachytragos* et son avant-bras varie de 37 à 40 mm. *Miniopterus egeri* est connu de la péninsule de Masoala à Andrambovato (Goodman *et al.*, 2011). L'écholocation de cette espèce vient de l'holotype et d'un autre individu récolté au même endroit que l'holotype (Goodman *et al.*, 2011) (Voir Chapitre III).

Miniopterus griveaudi

Auparavant connu comme étant un taxon de la Grande Comore, comme sous-espèce de *Miniopterus minor*, les études moléculaires récentes ont montré que *M. griveaudi* et *M. minor* ne sont pas phylogénétiquement proches (Weyeneth *et al.*, 2008 ; Goodman *et al.*, 2009a). L'holotype de *M. griveaudi* vient de la Grande Comore. Avec un avant-bras mesurant entre 35 et 38 mm, un tragus modérément long et arrondi à la base et un pelage qui varie du brun sombre au noirâtre, cette espèce a une distribution plus large. A Madagascar, *M. griveaudi* a été recensé dans les régions de basse altitude du Nord et de l'Ouest du niveau la mer à 480 m et dans l'archipel des Comores (Anjouan et Grande Comore) à une altitude allant de 0 à 890 m. L'écholocation de *M. griveaudi* n'a pas encore été décrite.

Miniopterus manavi

Miniopterus manavi a été décrit par Thomas en 1906 selon l'holotype provenant d'Imasindry au nord-est Betsileo. D'autres spécimens de cette espèce proviennent de Vinantelo (environ 40 km au sud-est de Fianarantsoa). D'après les études morphologiques et génétiques, cette espèce est paraphylétique. *Miniopterus manavi sensu stricto* est une espèce de petite taille à avant-bras compris entre 38 et 39 mm dont le pelage varie de brun sombre à noir et quelque fois il est de couleur brun rougeâtre. Le tragus de *M. manavi* est relativement fin, recourbé vers l'avant et se termine par un bord à angle droit. *Miniopterus manavi* est une espèce caractéristique des Hautes Terres centrales, de Fandriana à Ranomafana et à une altitude allant de 900 à 1500 m (Goodman, 2011). D'après les travaux de Kofoky *et al.*, (2009), *M. manavi sensu lato* émet des écholocations dont la fréquence d'énergie maximale varie de 53 à 61,5 kHz et avec une moyenne de 58,1 kHz. Toutefois, étant donné que ce « taxon » est constitué de plusieurs espèces, il est indispensable de renouveler les données existantes.

Miniopterus mahafaliensis

L'holotype de *Miniopterus mahafaliensis* provient du Parc National de Tsimanampetsotsa, à 6,5 km au nord-est du village d'Efoetse, près de la grotte de Mitoho (Goodman *et al.*, 2009b). *Miniopterus mahafaliensis* est une espèce de couleur sombre, à fourrure relativement dense et de petite taille dont l'avant-bras varie de 35 à 40 mm. Cette espèce a un tragus modérément large, légèrement courbé vers l'avant et qui se termine par un bout arrondi. Elle est connue dans de nombreuses localités du plateau Mahafaly de Itampolo à

Sarodrano puis de la forêt de Mikea jusqu'à la forêt de Kirindy Mitea. En outre, il est aussi connu à Ihosy, à Betroka et dans le Parc National d'Isalo (Goodman, 2011). Cette espèce ne possède pas encore de données bioacoustiques.

I- 7- 2. La famille des Hipposideridae

Hipposideros commersoni

Le genre *Hipposideros* est largement répandu en Afrique, en Asie, en Australie et même à Madagascar. L'holotype de *H. commersoni* provient de Fort Dauphin (Tolagnaro) dans l'extrême sud-est de Madagascar. Cette espèce est facilement reconnaissable de par sa grande taille, son oreille triangulaire, étroite à la base, pointue à l'apex et à bord postérieur concave (Peterson *et al.*, 1995) (Annexe 1). *Hipposideros commersoni* est souvent cavernicole (Ranivo & Goodman, 2007a) mais il est possible de le trouver en forêt, accroché à une branche pendant le jour (Peterson *et al.*, 1995 ; Raharinantenaina *et al.*, 2008). Cette espèce présente un dimorphisme sexuel, le mâle étant plus grand que la femelle (Peterson *et al.*, 1995), surtout au niveau de la longueur de l'avant-bras et du poids (Ranivo & Goodman, 2007a).

Hipposideros commersoni occupe diverses formations végétales ; cette espèce est largement distribuée dans toute la Grande Ile. Elle a pu coloniser plusieurs types d'habitats à une altitude allant de 0 à 850 m (Eger & Mitchell, 2003). Basée sur les analyses morphométriques récemment entreprises par Ranivo & Goodman (2007a), *H. commersoni* présente une variation géographique latitudinale Nord-Sud. Les individus du Nord étant morphologiquement plus grands que ceux du Sud.

Du point de vue bioacoustique, *H. commersoni* émet une série de pulsations de haute fréquence composée d'une longue partie à fréquence constante (CF) suivie d'une petite partie à modulation de fréquence (FM). D'après les travaux de Kofoky *et al.* (2009), la fréquence d'énergie maximale moyenne de cette espèce est de 66,6 kHz (61 - 76,5 kHz).

Une étude du régime alimentaire de l'espèce a révélé l'importance majeure des Coleoptera, Hemiptera et Blattoptera (Rakotoarivelo *et al.*, 2007, 2009).

Triaenops

Le genre *Triaenops* est caractérisé par la présence d'une feuille nasale à deux lames. La première, supérieure, est divisée en trois lobes formant un trident et la deuxième lame est d'une structure foliaire transversale (Annexe 1). A Madagascar, le genre *Triaenops* est représenté par trois espèces : *T. auritus* (holotype récolté près de Diégo-Suarez), *T. menamena* (holotype venant du Parc National de Namoroka, grotte d'Ampidiranamhaja) et *T. furculus*

(holotype venant de Sarodrano, Baie de Saint Augustin, au sud de Toliara) (Peterson *et al.*, 1995 ; Goodman & Ranivo, 2009). Les gîtes diurnes de *Triaenops* spp. sont les grottes, les anfractuosités des falaises, les tunnels souterrains et les trous d'arbres (Peterson *et al.*, 1995).

Triaenops auritus

Triaenops auritus est une espèce dotée de feuilles nasales complexes à trident. Chaque élément du trident ressemble à un fer de lance, la lame centrale étant plus longue que les deux autres (Goodman, 2011). Le pelage de cette espèce est légèrement doré mais peut avoir une teinte or brunâtre. *Triaenops auritus* est une espèce dont la distribution est limitée dans la partie Nord de Madagascar (Daraina, Analamerana, Ankarana, Andavakoera et Montagne des Français) (Ranivo & Goodman, 2006, 2007b ; Goodman, 2011). La limite sud de l'espèce se trouve entre Ambilobe ou Antsohihy où elle est remplacée par *T. furculus*. Si aucune étude n'a encore été faite sur le régime alimentaire de cette espèce, les travaux relatifs à son écholocation ont révélé qu'elle émet des ultrasons de structure CF-FM dont la fréquence d'énergie maximale est de 100,3 kHz (Kofoky *et al.*, 2009).

Triaenops furculus

Avec un pelage brun grisâtre au-dessus et gris clair au-dessous, *Triaenops furculus* présente un dimorphisme sexuel marquant, les femelles étant plus grande que les mâles (Ranivo & Goodman, 2006). La lame foliaire nasale de *T. furculus* est nettement différente de celle de *T. menamena*. En effet, les trois structures formant le trident se trouvent à peu près à la même hauteur. *Triaenops furculus* est présent dans les régions sèches allant du nord (au delà de la ville d'Ambilobe) au sud de l'île (Goodman, 2011). Cette espèce émet des pulsations ultrasoniques de structure CF-FM ou FM-CF-FM avec une fréquence d'énergie maximale de 103,4 kHz (94,8 - 113,0 kHz) (Kofoky *et al.*, 2009). *Triaenops furculus* montre un dimorphisme sexuel de par ses cris. La vocalisation de la femelle est plus basse que celle du mâle. Un individu mâle de la grotte d'Ambanilia, située à 3,7 km au sud-sud-ouest de Sarodrano, a émis des ultrasons à une fréquence d'énergie maximale (FmaxE) égale à 111,5 kHz (B. Ramasindrazana & S. M. Goodman, données non publiées). Des études antérieures révèlent que *T. furculus* femelle émet des ultrasons à une fréquence avoisinant 95 kHz (A. F. Kofoky, données non publiées). *Triaenops furculus* exploite par ordre d'importance des Lepidoptera, des Coleoptera et des Diptera (Rakotoarivelo *et al.*, 2007).

Triaenops menamena

Cette espèce fut décrite, auparavant sous le nom de *Triaenops rufus*. Cependant, la comparaison des paramètres morphométriques (crâniens, dentaires et alaires) des spécimens de Madagascar avec ceux des espèces africaines (Tanzanie et Iran) a permis de constater que l'espèce malgache forme une population à part (Goodman & Ranivo, 2009). Russell *et al.* (2008) ont noté que *T. menamena* de Madagascar est une espèce sœur de *T. persicus* de l'Afrique et du Moyen Orient.

Triaenops menamena se démarque surtout par sa couleur rousse et par l'allongement de l'élément central du trident au niveau des feuilles nasales. La couleur du pelage de cette espèce peut varier de l'orange rougeâtre à brun orangé (Goodman, 2011).

Comme toutes les espèces de la famille des Hipposideridae, *T. menamena* émet des pulsations ultrasoniques composées d'une partie à fréquence constante (CF) suivie d'une petite partie à fréquence modulée (FM) avec une fréquence d'énergie maximale moyenne de 93,2 kHz (90,3-95 kHz) (Kofoky *et al.*, 2009). Toutefois, *T. menamena* montre un dimorphisme sexuel de par ses cris. Le mâle émet des ultrasons à une fréquence plus basse que la femelle (B. Ramasindrazana & S. M. Goodman, données non publiées). Un individu mâle récolté dans la grotte de Sarodrano a émis des ultrasons à une fréquence d'énergie maximale (FmaxE) égale à 82,3 kHz, un individu femelle récolté au pied de la montagne des Français à Antsiranana, a émis des ultrasons à une fréquence d'énergie maximale égale à 93,4 kHz (B. Ramasindrazana & S. M. Goodman, données non publiées). Cette espèce est largement répartie à Madagascar (du Nord au Sud) et a été également recensée dans certaines localités des Hautes Terres centrales (Goodman, 2011).

Triaenops menamena consomme principalement, par ordre d'importance, des Lepidoptera, des Coleoptera et des Hemiptera (Rakotoarivelo *et al.*, 2007).

Afin de conduire des études bio-écologiques sur les chauves-souris, plus particulièrement celles appartenant aux familles des Miniopteridae et des Hipposideridae, il est important de prendre en considération les paramètres abiotiques (comme la géologie, le climat et la végétation) ainsi que les données biologiques concernant les espèces qui vont être étudiées. Certaines espèces présentent déjà des données intéressantes alors que d'autres méritent d'être étudiées davantage.

CHAPITRE II. MÉTHODOLOGIE GENERALE

II- 1. Méthode de capture

La capture des chauves-souris dans les diverses localités échantillonnées nécessite le déploiement de matériels adéquats. Ainsi, trois types de pièges ont été utilisés, à savoir : le filet japonais, le piège harpe et le filet papillon.

II- 1- 1. Capture au filet japonais

Les filets sont communément utilisés pour capturer les chauves-souris (Kunz & Kurta, 1988). Ils permettent d'arrêter les chauves-souris en plein vol. Toutefois, le succès de capture dépend de la vitesse de vol et des habitats qu'elles fréquentent. Ce type de piège, de couleur noire, est fait de fibre en nylon. Selon les endroits à échantillonner, des filets de 6 m et de 12 m de long avec des mailles respectives de 24 et 36 mm ont été utilisés. Chaque filet est maintenu ouvert par des poteaux droits dont le diamètre varie de 4 à 5 cm. Il comporte quatre poches permettant de retenir les individus capturés (Figure 4). Le nombre de filets utilisés pendant chaque échantillonnage dépend de l'étendue de chaque site et de l'effort de l'opérateur. En outre, l'emplacement des filets a une influence majeure sur le succès de capture des chauves-souris (Kunz & Kurta, 1988). De ce fait, ils ont été installés au niveau de chaque site en tenant compte de la mobilité des chauves-souris qui peuvent fréquenter des habitats diversifiés.

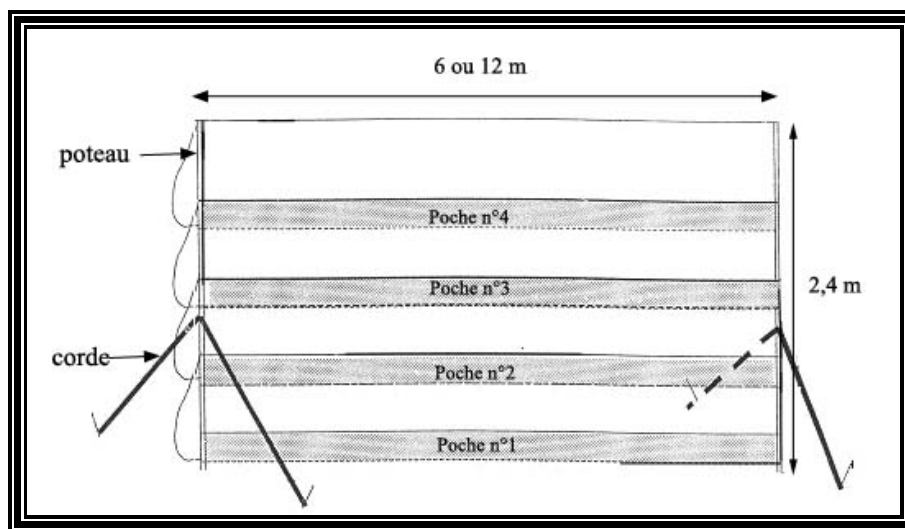


Figure 4. Schéma montrant un filet japonais ouvert. (Source : Ramasindrazana, 2008.)

II- 1- 2. Capture au piège harpe

La capture à l'aide d'un piège harpe est une technique passive. En effet, il suffit d'installer le piège à un endroit propice. Généralement, ce piège sert à bloquer un passage naturel ou l'ouverture d'un gîte.

Des pièges harpes de dimensions différentes (1 x 1 m ou 2 x 1,9 m) ont été déployés. Le piège harpe est constitué de deux barres en aluminium, entre lesquelles sont attachés des fils en nylon transparents tendus verticalement lorsque le piège est étalé. Les fils sont espacés de 2,5 cm et les fils de deux trames sont décalés sur les deux plans. Les chauves-souris arrêtées glissent lentement le long des fils et tombent dans une poche en forme de cul-de-sac (Kunz & Kurta, 1988). Cette dernière est assez profonde et les chauves-souris capturées ne peuvent plus en sortir (Figure 5). Le tout est supporté par quatre pieds dont la longueur est réglable selon l'objectif de l'utilisateur. Quand le piège est étalé, les fils sont suffisamment fins et épais pour que les ondes d'écholocation des chauves-souris ne puissent pas les détecter mais assez forts pour stopper les animaux.

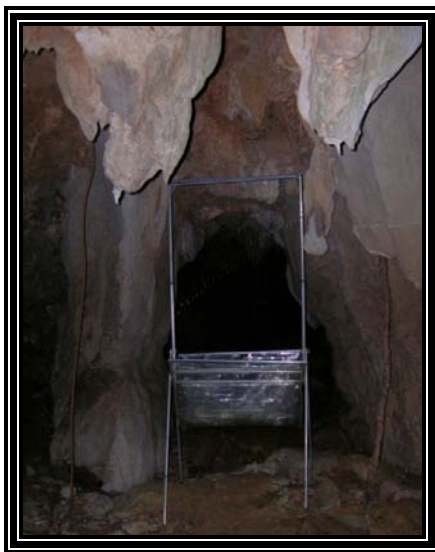


Figure 5. Piège harpe installé à l'ouverture d'une grotte. (Cliché par Beza Ramasindrazana, 2010.)

II- 1- 3. Capture au filet papillon

Pour récolter les chauves-souris au sein de leur gîte diurne (grotte ou abri sous roche), un filet papillon a été utilisé. Ce matériel est doté d'une manche et d'un filet en tissu de 40 cm de diamètre et de 80 cm de profondeur (Figure 6).



Figure 6. Filet papillon pour collecter les chauves-souris dans leur gîte. (Source : http://www.nhbs.com/large_butterfly_net_set_tefno_181345.html)

II- 2. Méthode d'identification des individus capturés

Les individus capturés sur le terrain ont été identifiés en utilisant les caractéristiques morphologiques externes (Peterson *et al.*, 1995 ; Goodman *et al.*, 2007b, 2008b, 2009a, 2009b, 2010b, 2011). Comme paramètres d'identification, la couleur du pelage, la forme du museau ainsi que la taille ont été choisis. Chez les Miniopteridae, la forme du tragus permet souvent de différencier une espèce d'une autre.

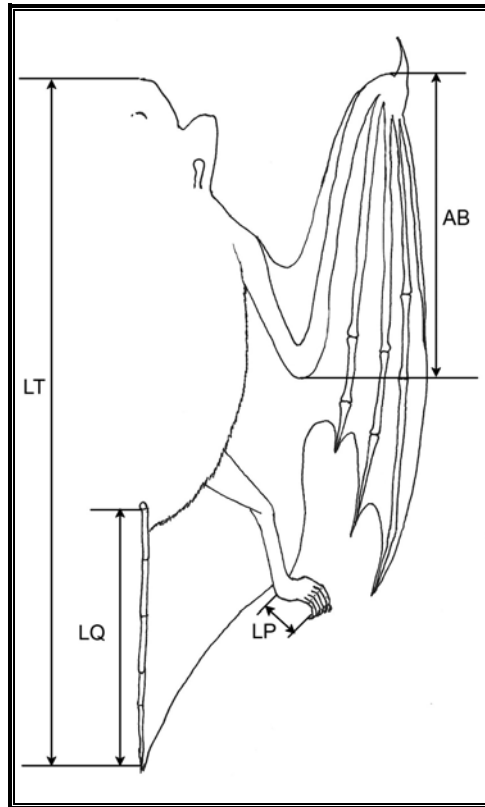
II- 3. Morphométrie, pesage et conservation des spécimens

II- 3- 1. Morphométrie et pesage

Les mensurations sont très importantes car elles aident beaucoup dans l'identification d'une espèce. A l'aide d'une règle triple décimètre en plastique à précision de 0,5 mm, diverses mensurations exprimées en millimètre (mm) ont été prises afin de déterminer (Figure 7) :

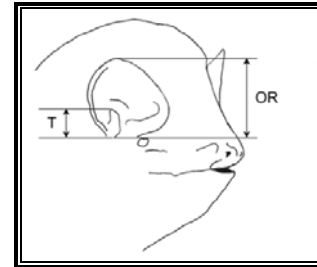
- La longueur totale de l'animal (LT) : distance entre l'extrémité du museau et la dernière vertèbre caudale de la queue ;
- La longueur de la queue (LQ) : longueur des vertèbres caudales, de l'anus à la dernière vertèbre caudale ;
- La longueur du pied (LP) : du talon à l'extrémité du plus long orteil, sans la griffe ;
- La longueur de l'oreille (OR) : hauteur de l'échancrure à l'extrémité supérieure de l'oreille ;
- La longueur du tragus (T) : hauteur du tragus, de la base au sommet ;
- La longueur de l'avant-bras (AB) : longueur du coude jusqu'au poignet pliant.

Pour les individus qui seront relâchés, seuls la longueur de l'avant-bras, la longueur de l'oreille et du tragus (Miniopteridae) ont été prises.



Vue ventrale

Echelle : 800/1000



Vue de profil
Echelle : 1000/1000

Figure 7. Dessin simplifié d'une chauve-souris avec les paramètres morphométriques standards. (Schéma fait par Beza Ramasindrazana, 2011.)

Le pesage se fait directement à l'aide d'une balance de marque Pesola avec une précision de 0,5 g. Toutefois, pour les individus qui vont être relâchés, la méthode de la double pesée a été faite. Elle consiste à peser d'abord l'animal avec le pochon en tissu puis peser le pochon uniquement. Le poids de l'animal sera alors obtenu par la différence entre les deux pesées.

II- 3- 2. Conservation des spécimens muséologiques

Certains individus capturés ont été préparés en spécimens muséologiques préservés sous forme de crâne et de cadavre en formol pour servir de collection de référence. Des échantillons de tissus provenant de ces animaux ont été également prélevés et placés dans des

tubes cytogénétiques avec de l'EDTA (Ethyl Diamine Tetracétique) pour des études moléculaires et phylogénétiques ultérieures. Les ectoparasites ont été collectés à l'aide d'une pince et conservés dans des tubes Eppendorf préalablement remplis d'éthanol à 90 % pour d'éventuelles études des parasites de chauves-souris. Les échantillons de chauves-souris retenus comme spécimens muséologiques ont été déposés au Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo (UADBA), Antananarivo et au « Field Museum of Natural History » (FMNH), Chicago.

Toutes les récoltes sont conformes aux autorisations délivrées par le Ministère de l'Environnement et des Forêts :

- N°115/08/MEEFT/SG/DGEF/DSAP/SSE du 18 avril 2008,
- N°85/09/MEFT/SG/DGEF/DSAP/SLRSE du 05 mai 2009,
- N°155/09/MEFT/SG/DGEF/DSAP/SLRSE du 10 août 2009,
- N°275/09/MEF/SG/DGF/DCB.SAP/SLRSE du 09 décembre 2009,
- N°086/10/MEF/SG/DGF/DCB.SAP/SLRSE du 31 mars 2010,
- N°087/10/MEF/SG/DGF/DCB.SAP/SLRSE du 31 mars 2010,
- N°131/10/MEF/SG/DGF/DCB.SAP/SLRSE du 05 mai 2010,
- N°153/10/MEF/SG/DGF/DCB.SAP/SLRSE du 01 juin 2010.

II- 4. Méthode de détection ultrasonique

II- 4- 1. Matériel de détection

Un détecteur ultrasonique (D240X, Pettersson Elektronik, AB, Uppsala, Suède) a été utilisé afin d'enregistrer les écholocations des chauves-souris. Cet appareil électronique permet de capter les ultrasons en temps réel et de les reconvertir en sons audibles à l'homme. Les ultrasons, captés en mode hétérodyne (ultrasons convertis en sons audibles par le détecteur sans modification de la durée d'émission), ont été transformés manuellement en mode d'expansion temporelle ou «time expansion» qui ralentit 10 fois les ultrasons enregistrés. Les cris obtenus conservent les différents paramètres nécessaires pour l'identification de chaque espèce d'après les catalogues disponibles. Ainsi, les cris ont été enregistrés à l'aide d'un matériel enregistreur (Portable « Minidisc Recorder » type MZ-N505, Sony, Japon) pour les analyses ultérieures. Les ultrasons récoltés fournissent des informations sur la localisation (habitat) et l'identité des espèces présentes dans un site donné (Russ *et al.*, 2003). Sur le terrain, chaque enregistrement dure en moyenne 20 secondes.

II- 4- 2. Technique d'enregistrement

L'écholocation des différentes espèces de *Miniopterus* a été enregistrée en utilisant deux méthodes différentes, à savoir : le « flight cage » et le « zip line ».

II- 4- 2- 1. Enregistrement dans un « flight cage »

Cette méthode d'enregistrement consiste à relâcher l'individu à l'intérieur d'une cage de 3 m x 3 m x 3 m (Figure 8) et à enregistrer les cris émis. Cette technique permet non seulement d'obtenir le cri des espèces difficiles à capturer mais aussi de récolter des enregistrements de bonne qualité (Siemers, 2004). En effet, l'opérateur peut régler sa distance par rapport à l'animal afin de recueillir des cris analysables. Pour certaines espèces, cette technique permet particulièrement d'enregistrer des cris comparables à ceux émis en milieu fermé. De ce fait, les données obtenues uniquement à partir des enregistrements dans la cage sont rarement suffisantes pour établir un dictionnaire d'identification des espèces de chauves-souris en plein vol. Après l'enregistrement de ses ultrasons, l'individu sera retenu comme spécimen de référence pour les diverses études morphologiques et moléculaires.



Figure 8. Flight cage ouvert pour enregistrer les cris de chauves-souris. (Cliché par Beza Ramasindrazana, 2010.)

II- 4- 2- 2. Le « zip line »

La seconde technique d'enregistrement qui est le « zip line » consiste à attacher autour du cou de l'animal un fil élastique très fin d'environ 1 m de longueur (Figure 9). A son extrémité distale, le fil est doté d'une petite croche qui est attaché le long d'un fil de pêche de 25 m environ, lui-même maintenu horizontal par deux poteaux pour que le fil en nylon demeure à environ 1,5 m du sol. A 2 m de chaque extrémité, un bouchon en caoutchouc

servant de stoppeur empêche l'individu de se lier au poteau au cas où il dépasse la longueur du fil en nylon. Le « zip line » permet d'enregistrer des cris de bonne qualité qui se rapprochent du cri des chauves-souris dans leur milieu naturel (Szewczak, 2000, 2004). Cependant, cette technique présente également des inconvénients pour ne citer que la possibilité de fuite de l'animal. Etant complémentaire de la première technique, le « zip line » permet également de récolter les individus enregistrés pour des études morphologiques et moléculaires.

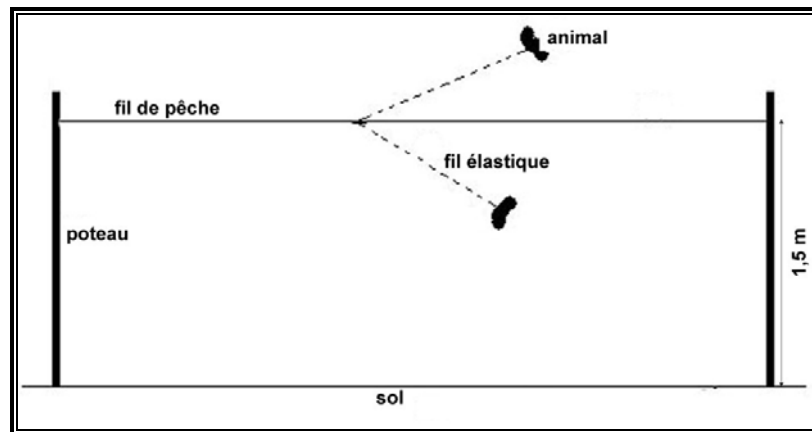


Figure 9. Dispositif d'un « zip line ».

La combinaison de ces deux techniques d'enregistrement permet d'obtenir une compilation de cris de chauves-souris en vue de l'élaboration d'un dictionnaire d'écholocation plus fiable pouvant simuler les différents types de cris que chaque espèce utilise en milieu ouvert ou fermé. Les données ainsi récoltées peuvent être mises à jour au cas où il y a un changement dans la taxinomie d'une espèce donnée. Ceci ne serait pas possible si les individus ont été relâchés après l'enregistrement de leur cri.

II- 5. Analyse des données

II- 5- 1. Analyse moléculaire

Cette analyse a été entreprise en premier lieu afin de confirmer l'identité des individus enregistrés à l'aide de marqueurs. A cet effet, le cytochrome *b* a été choisi (Cardinal & Christidis, 2000 ; Miller-Butterworth *et al.*, 2005 ; Goodman *et al.*, 2007b, 2010b ; Furman *et al.*, 2010). *Miniopterus fraterculus*, provenant de l'Afrique du Sud, a été pris comme « outgroup ». Des échantillons de tissu provenant des muscles pectoraux ont été conservés pour les analyses moléculaires. En outre, des spécimens et des tissus additionnels provenant

du « National Museum of Natural History » (Smithsonian Institution, Washington, D.C.) ont été utilisés. Toutes les analyses génétiques relatives à cette étude ont été entreprises par Docteur Belinda Appleton du Département de Génétique de l'Université de Melbourne, Australie.

L'analyse moléculaire comprend cinq étapes, à savoir : 1) l'extraction de l'acide désoxyribonucléique (ADN) à partir des échantillons de tissu récoltés et conservés dans de l'EDTA ; 2) l'amplification par la méthode de réaction de polymérisation en chaîne ou Polymerase Chain Reaction (PCR) ; 3) l'électrophorèse sur gel d'Agarose ; 4) le séquençage des produits d'amplification et 5) l'analyse des séquences.

L'ADN provenant des échantillons de tissu a été extrait suivant la méthode décrite par Gemmel & Akiyama (1996) et utilisant du Lithium Chloride et du Chloroforme. Le cytochrome *b* a été amplifié et séquencé en utilisant des amorces L14724, H15506, L15171 et H15915 (Smith & Patton, 1991). L'ADN extrait va faire l'objet d'une amplification en utilisant la méthode de PCR. L'ADN a été amplifié en utilisant un volume réactionnel de 25 µl contenant un volume de solution tampon, 2,5 mM MgCl₂, 0,2 µM de chaque dNTP (Désoxyribo-nucléotide triphosphate), 0,28 µM de chaque amorce, une unité de Taq polymérase (Promega) et approximativement 100 ng d'ADN (amplicon). Cet ADN amplifié va être recueilli par électrophorèse sur gel d'Agarose et le produit ainsi récolté a été séquencé par une compagnie commerciale (Macrogen Inc.) en utilisant le kit « ABI Prism BigDye Cycle Sequencing kit » (Applied Biosystems, Perkin-Elmer). Les séquences ont été alignées à l'aide du logiciel Sequencher version 4.6 (Gene Codes Corporation). Les nouvelles séquences obtenues ont été déposées dans les banques de données (Genbank).

Analyse des séquences

JMODELTEST (Guindon & Gascuel, 2003 ; Posada, 2008) a été utilisé afin de déterminer le modèle d'évolution moléculaire le plus approprié. Le modèle, HKY+G a été estimé d'après les critères d'informations bayésiennes (« Bayesian information criteria » ou BIC). JMODELTEST a estimé des paramètres à base de fréquence égale à 0,3031, 0,2916, 0,1398, 0,2655 et $-\ln L = 5822,0042$ et G (paramètres de forme de distribution Gamma ou « shape parameter of gamma distribution ») = 0,1700.

Les analyses phylogénétiques ont été conduites à l'aide du logiciel « Phylogenetic Analysis Using Parsimony » (PAUP) version 4.0 (Swofford, 2003) en utilisant les méthodes de reconstruction phylogénétiques du maximum de parcimonie, du minimum d'évolution ou « neighbor-joining » et du maximum de vraisemblance ou « maximum likelihood ». Une

approche bayésienne a été entreprise en utilisant le logiciel « Mr. Bayes » version 3.1.2 (Ronquist & Huelsenbeck, 2003) afin de calculer les probabilités postérieures des arbres phylogénétiques en utilisant les chaînes de Markov. Quatre chaînes différentes ont été lancées (trois chaud et un froid) pour 2 000 000 de générations (pour plus de détails, voir Ramasindrazana *et al.*, 2011).

II- 5- 2. Analyse des ultrasons

Afin de distinguer une espèce d'une autre d'après leur écholocation, divers paramètres doivent être pris en compte (Figure 10) :

- 1. La fréquence d'énergie maximale (FmaxE) :** fréquence caractérisée par une forte intensité pendant l'émission. Elle est obtenue en analysant le spectre de la puissance de chaque séquence d'enregistrement (Russ *et al.*, 2003). Ce variable est exprimé en kHz. La fréquence d'énergie maximale peut toujours être déterminée même avec des séquences qui ne sont pas de très bonne qualité.
- 2. La fréquence maximale (Fmax) :** fréquence maximale de chaque pulsation, exprimée également en kHz.
- 3. La fréquence minimale (Fmin) :** fréquence minimale de chaque pulsation, exprimée en kHz.
- 4. La durée (Dur) :** durée d'une pulsation, exprimée en ms.
- 5. L'inter-pulse intervalle (IPI) :** intervalle de temps qui sépare deux pulsations ultrasoniques consécutives, exprimé également en ms.

Les cris obtenus ont été analysés à l'aide du logiciel BatSound (Pettersson Elektronik, Uppsala, Suède) et pendant les analyses, le seuil de détectabilité des pulsations varie peu (14-16). Le mode « Hanning window » a été choisi car il permet d'avoir des sonogrammes de bonne qualité et d'éliminer l'effet des bruits inutiles (Schoeman & Jacobs, 2003).

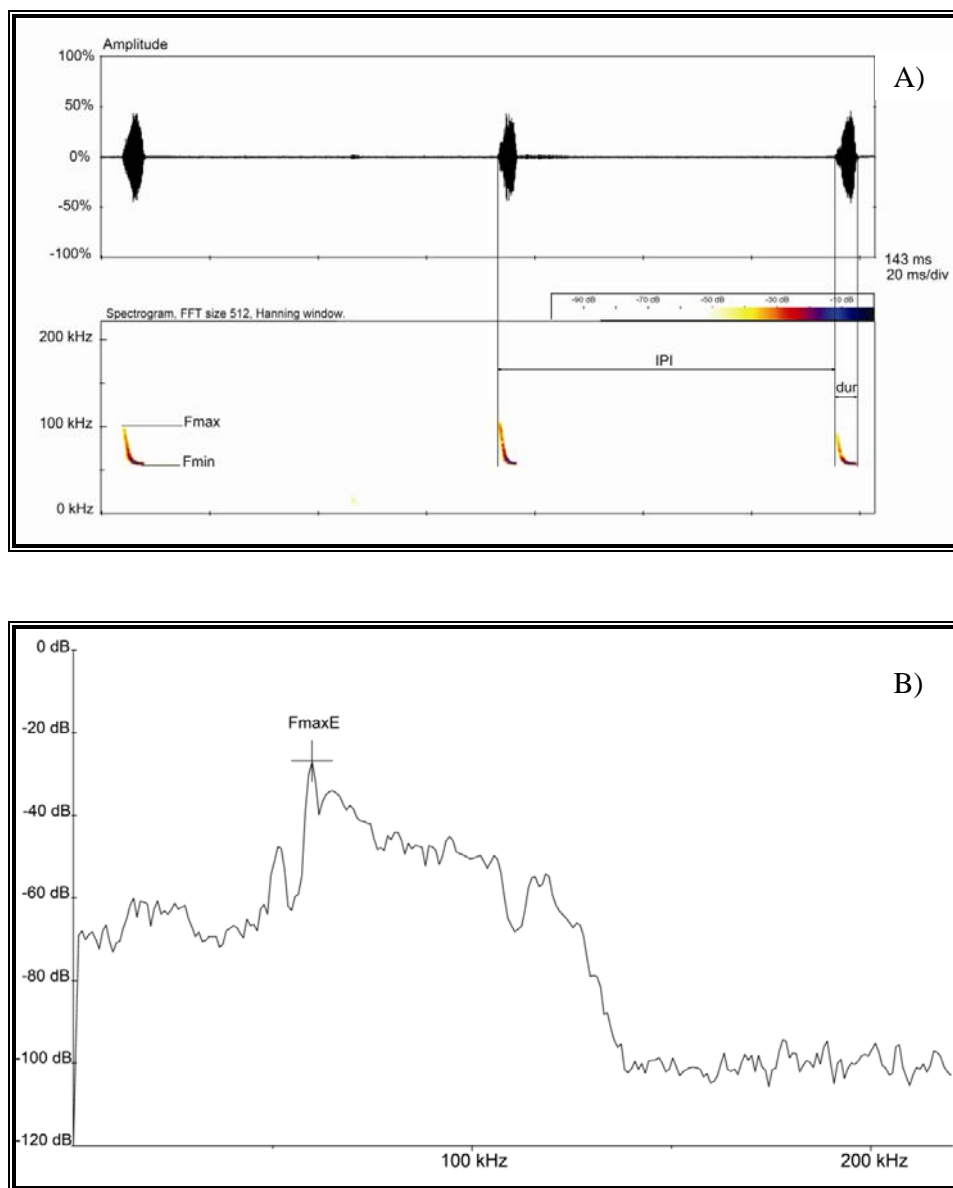


Figure 10. Paramètres bioacoustiques extraits du A) spectrogramme et B) du « power spectrum ».

CHAPITRE III. DESCRIPTION DES ESPECES DE *MINIOPTERUS* SPP. (CHIROPTERA : MINIOPTERIDAE) DE MADAGASCAR BASEE SUR LA BIOACOUSTIQUE, LA MORPHOLOGIE ET LA VARIATION MOLECULAIRE

Ces dernières années, les nouvelles techniques de distinction des espèces ont permis de mieux connaître la diversité biologique de notre planète. En effet, de nombreux caractères comme la morphologie des glandes génitales (exemples : Simó *et al.*, 2002), la variation caryologique (exemples : Nakayama *et al.*, 2001 ; Milhomem *et al.*, 2008), le système de communication (exemple : Narins, 1993) et même les différences morphologiques (exemples : Klimov *et al.*, 2004 ; Sztencel-Jablonka *et al.*, 2009) ont été utilisés afin de reconnaître les espèces cryptiques. Récemment, ces différences ont pu être mises en exergue par le biais de la biologie moléculaire qui a permis de déterminer le degré de divergence de ces espèces (Blanquer & Uriz, 2008 ; Pagès *et al.*, 2009 ; Bickford *et al.*, 2006). A cet effet, plusieurs espèces cryptiques de chauves-souris ont pu être identifiées et décrites (exemples : Thabah *et al.*, 2006 ; Mayer *et al.*, 2007). A Madagascar, les analyses moléculaires entreprises sur des échantillons de tissus provenant des spécimens muséologiques et d'autres récemment collectés ont permis d'éclaircir l'identité de certaines espèces cryptiques (exemples : Goodman *et al.*, 2007b, 2008c, 2009a, 2010b).

Peterson *et al.* (1995), dans leur monographie sur les chauves-souris de Madagascar, ont avancé la présence de quatre espèces de *Miniopterus* sur la Grande Ile grâce à des analyses morphologiques et morphométriques effectuées sur des spécimens collectés au XX^{ème} siècle, dont : une endémique de Madagascar (*M. gleni*), deux espèces (*M. majori* et *M. manavi*) partagées avec l'archipel des Comores et la quatrième espèce est partagée avec l'Afrique subsaharienne (*M. fraterculus*). D'après les récentes analyses morphologiques et moléculaires, Madagascar abrite au moins 11 espèces de *Miniopterus* (*M. aelleni*, *M. brachytragos*, *M. egeri*, *M. gleni*, *M. griffithsi*, *M. griveaudi*, *M. mahafaliensis*, *M. majori*, *M. manavi*, *M. petersoni* et *M. sororculus*) (Goodman, 2011 ; Goodman *et al.*, 2011) dont deux (*M. aelleni* et *M. griveaudi*) partagées avec l'archipel des Comores et toutes les autres sont endémiques.

La plupart de ces espèces, nouvellement décrites, sont parfois difficiles à identifier sur le terrain. Néanmoins, l'observation de certains caractères morphologiques comme la forme du

tragus ou la couleur du pelage permet de faciliter l'identification (exemples : Goodman *et al.*, 2009a, 2009b).

De ce fait, de nouveaux paramètres devraient être utilisés pour séparer et identifier les espèces cryptiques. D'après les études antérieures, les chauves-souris émettant des pulsations ultrasoniques peuvent être identifiées grâce à l'analyse de leur paramètre bioacoustique (Russ, 1999 ; Russ *et al.*, 2003 ; Kofoky *et al.*, 2009). Ces divers paramètres ont été déjà utilisés en vue de séparer les espèces cryptiques de chauves-souris (Russo & Jones, 2000 ; Rydell *et al.*, 2002 ; Kingston & Rossiter, 2004 ; Jacobs *et al.*, 2006 ; Weller *et al.*, 2007).

A Madagascar, Kofoky *et al.* (2009) ont déjà publié les vocalisations de certaines espèces de *Miniopterus* de Madagascar. Cependant, la description de nouvelles espèces de *Miniopterus* ces dernières années rendent indispensable le renouvellement des travaux antérieurs afin de mener ultérieurement des études bio-écologiques non invasives basées sur la méthode bioacoustique. Ainsi, serait-il possible de distinguer les espèces de *Miniopterus* en utilisant les méthodes morphologiques, bioacoustiques et moléculaires ?

III- 1. METHODOLOGIE

III- 1- 1. Période et sites d'étude

Du mois d'avril 2009 au mois de novembre 2010, 13 sites ont été échantillonnés afin de recenser toutes les espèces de *Miniopterus* de Madagascar (Figure 11). Ces sites sont caractérisés par des formations végétales et géologiques très variées. Le choix des sites repose sur les inventaires antérieurs ayant permis de récolter des spécimens qui ont été inclus dans la description des espèces nouvellement décrites. Dans certains cas, les individus utilisés proviennent des localités types. En outre, comme l'holotype de *M. griveaudi* vient de l'archipel des Comores, il a été important de revisiter cette localité. De ce fait, l'île de la Grande Comore et d'Anjouan ont été également échantillonnées (Figure 11).

III- 1- 2. Capture et mensurations des chauves-souris

Les chauves-souris ont été capturées à l'aide de divers matériels (filets japonais et pièges harpes). En outre, un filet papillon a été utilisé pour récolter des individus de chauves-souris dans leur gîte diurne (grotte). Pendant la préparation des spécimens, les données morphologiques qui peuvent aider dans l'identification des espèces comme la couleur du pelage et la forme du tragus ont été prises. Les variables morphométriques standards incluant : la longueur totale (LT), la longueur de la queue (LQ), la longueur du pied excluant les griffes (LP), la longueur de l'oreille (OR), la longueur du tragus (T) ainsi que la longueur de l'avant-

bras (AB) ont été mesurées à l'aide d'une règle en plastique avec une précision de 0,5 mm. Le poids (P) a été pris à l'aide d'une balance de marque Pesola avec une précision de 0,5 g. Excepté les spécimens de *M. brachytragos*, quelques individus de *M. griveaudi* et un individu de *M. aelleni* (mesurés par B. Ramasindrazana), tous les spécimens ont été mesurés par la même personne (S. M. Goodman). Les échantillons ainsi mesurés ont donc été combinés étant donné qu'il n'y a pas de différence importante entre les deux mesures. Ces échantillons ont été retenus comme spécimens muséologiques au Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo, Antananarivo (UADBA) et au « Field Museum of Natural History », Chicago (FMNH). En outre, des échantillons de tissus ont été prélevés pour les analyses moléculaires.

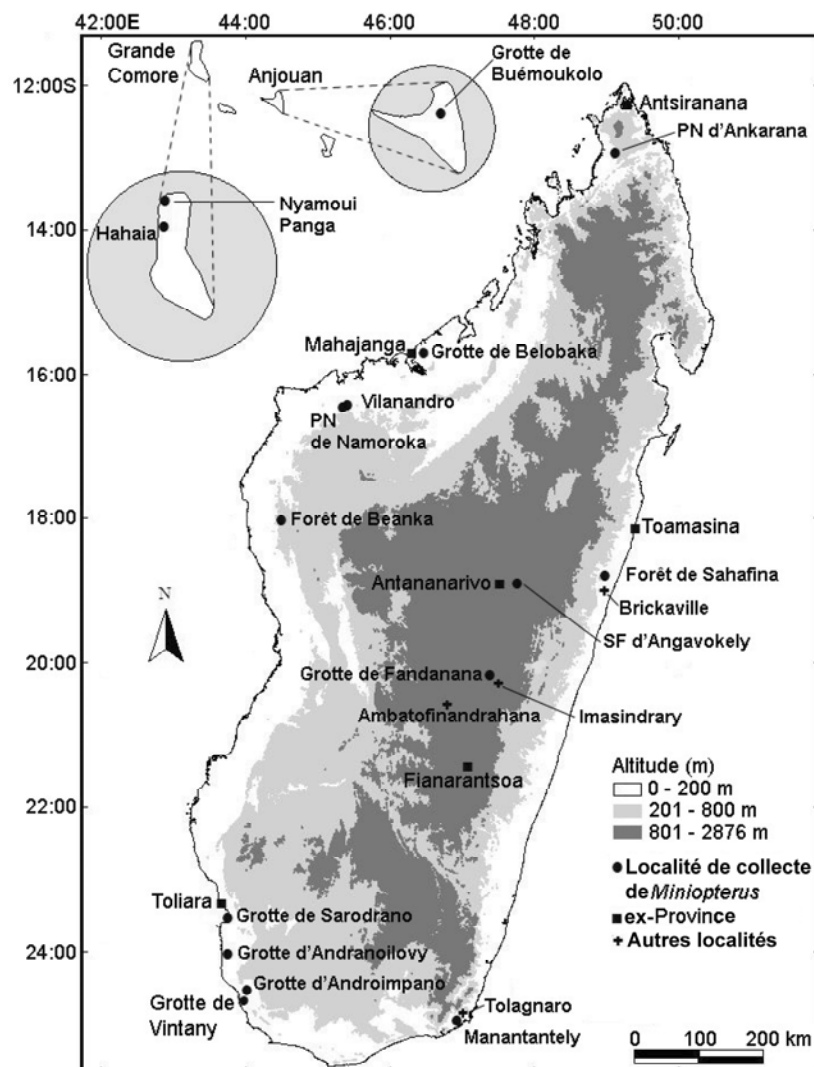


Figure 11. Localisation des sites d'étude à Madagascar et dans l'archipel des Comores.

III- 1- 3. Enregistrement et analyse des écholocations de *Miniopterus* spp.

L'écholocation des espèces de *Miniopterus* adultes a été enregistrée en utilisant deux méthodes différentes qui consiste à relâcher l'individu à l'intérieur d'une cage (Siemers, 2004) ou à l'attacher à un « zip line » (Szewczak, 2000, 2004). Les vocalisations ainsi enregistrées ont été sauvegardées puis analysées à l'aide du logiciel BatSound (Pettersson Elektronik AB, Uppsala, Suède) en utilisant des paramètres standards et constants (« sampling rate » : 44,1 kHz, Fast Fourier Transform 512, au mode « Hanning window », 16 bits, mono, au seuil 16). *Miniopterus egeri* a été enregistré avec un Avisoft UltraSound Gate 116 Bat detector (Avisoft Bioacoustics, Berlin, Allemagne) relié à un ASUS EEE 1005HA netbook (ASUSTek Computer Inc., Taiwan) pendant leur vol à l'intérieur d'une cage de 1,8 m x 1,4 m x 5,4 m. Afin d'éviter toute pseudo-réplication, une séquence par individu a été analysée (Hurlbert, 1984). Le choix de la séquence est basé sur la qualité des pulsations ultrasoniques (Weller *et al.*, 2007). De chaque pulsation, la fréquence d'énergie maximale (FmaxE), la fréquence maximale (Fmax), la fréquence minimale (Fmin), la durée (Dur) et l'intervalle entre deux pulsations successives (IPI) ont été mesurés. Fmax et Fmin ont été prises à partir des sonogrammes, Dur et IPI ont été extraits des sonogrammes en tenant compte de l'amplitude donnée par l'oscillogramme. La fréquence d'énergie maximale a été extraite du spectrogramme (Russ, 1999 ; Russo & Jones, 2002 ; Kofoky *et al.*, 2009). Le choix de ce type d'analyse repose sur les données déjà disponibles sur les chauves-souris de Madagascar (Russ *et al.*, 2003 ; Kofoky *et al.*, 2009 ; Goodman *et al.*, 2011).

La plupart des espèces de chauves-souris enregistrées ont été capturées dans ou près de leur localité type afin de collecter des cris typiques de chaque forme. Pour certaines espèces, il n'a pas été possible d'obtenir des enregistrements à l'aide du « zip line » pour éviter que l'individu ne s'échappe.

III- 1- 4. Comparaison morphologique

Dans les études antérieures de la taxinomie de *Miniopterus* spp. de Madagascar et de l'archipel des Comores, des caractères morphologiques incluant la taille (estimée par la longueur de l'avant-bras), la couleur du pelage ainsi que la forme du tragus ont permis de différencier les diverses espèces (Goodman *et al.*, 2007b, 2008c, 2009a, 2009b, 2010b, 2011). Ainsi, les différentes espèces de *Miniopterus* ont été regroupées selon leur taille basée sur la longueur de leur avant-bras : petite taille -- avant-bras < 38,5 mm, taille moyenne -- avant-bras entre 41 et 45,9 mm et grande taille -- avant-bras > 46 mm (Goodman, 2011).

III- 1- 5. Analyse moléculaire

L'ADN provenant des échantillons de tissu a été extrait en utilisant la méthode décrite par Gemmel & Akiyama (1996) en utilisant du Lithium Chloride et du Chloroforme. Le cytochrome *b* a été amplifié et séquencé en utilisant des amorces L14724, H15506, L15171 et H15915 (Smith & Patton, 1991). L'ADN extrait va faire l'objet d'une amplification en utilisant la méthode de réaction de polymérisation en chaîne (PCR). L'ADN amplifié va être recueilli par électrophorèse sur gel d'Agarose et le produit récolté va finalement être séquencé (pour plus de détails, voir Goodman *et al.*, 2011 ; Ramasindrazana *et al.*, 2011). Les nouvelles séquences obtenues ont été déposées dans les banques de données (Genbank : JF440219 - JF440287, Annexe 4).

Analyse des séquences

JMODELTEST (Guindon & Gascuel, 2003 ; Posada, 2008) a été utilisé afin de déterminer le modèle d'évolution moléculaire le plus approprié. Le modèle, HKY+G a été estimé d'après les critères d'informations bayésiennes (Bayesian information criteria ou BIC). JMODELTEST a estimé des paramètres à base de fréquence égale à 0,3031, 0,2916, 0,1398, 0,2655 et $-\ln L = 5822,0042$ et G (paramètre de forme de la distribution gamma ou « shape parameter of gamma distribution ») = 0,1700.

Les analyses phylogénétiques assumant le maximum parcimonie (« maximum parsimony », MP) et le minimum d'évolution (« neighbour-joining », NJ) ont été conduites à l'aide du logiciel PAUP* 4.0 ou « Phylogenetic Analysis Using Parsimony » (Swofford, 2003).

Une approche bayésienne a été choisie en utilisant le logiciel « Mr. Bayes » version 3.1.2 (Ronquist & Huelsenbeck, 2003) pour calculer les probabilités postérieures des arbres phylogénétiques en utilisant les chaînes de Markov. Quatre chaînes différentes ont été lancées (trois chauds et un froid) pour 2 000 000 de générations.

III- 1- 6. Analyses statistiques

Les analyses ont été entreprises en fonction de la taille des espèces de *Miniopterus* basée sur la longueur de leur avant-bras respective (petite, moyenne et grande). Parmi les échantillons de *Miniopterus* malgaches analysés, il n'y a pas de dimorphisme sexuel notable (Goodman *et al.*, 2007b, 2010b). Toutefois, chez certaines espèces comme *M. brachytragos* et *M. mahafaliensis*, un dimorphisme sexuel pour le poids a été mentionné. Les femelles sont généralement plus lourdes que les mâles mais les différences sont très subtiles et ne sont pas

importantes dans les analyses qui seront entreprises (Goodman *et al.*, 2009b). De ce fait, les données morphométriques provenant des deux sexes de chaque espèce ont été combinées.

III- 1- 6- 1. Etude de la variation intraspécifique de *Miniopterus griveaudi* provenant des trois îles voisines (Madagascar, Anjouan et Grande Comore)

Afin de déterminer une probable variation géographique entre les individus de *Miniopterus griveaudi* des trois îles voisines (Madagascar, Anjouan et Grande Comore), défini comme « la région malgache », aussi bien pour les mensurations externes que les paramètres bioacoustiques, une analyse de la Variance (ANOVA) suivie du « post hoc Tukey test » a été utilisée pour les données suivant la distribution normale (Dytham, 2003). Cette analyse a été appliquée pour la longueur totale, la longueur de la queue, la longueur de l'avant-bras et le poids pour les mesures externes et concerne la fréquence d'énergie maximale, la fréquence maximale et l'inter-pulse intervalle pour les variables bioacoustiques.

L'analyse de Kruskal-Wallis (H) suivie de « Wilcoxon rank sum (W) test » a été utilisée pour les données qui ne suivent pas une distribution normale (Dytham, 2003). Cette analyse a été utilisée pour la longueur du pied, la longueur de l'oreille et la longueur du tragus pour les mensurations externes. Parmi les variables bioacoustiques, seule la fréquence minimale ne suit pas la distribution normale et a été expliquée d'après le test non paramétrique de Kruskal-Wallis.

III- 1- 6- 2. Analyse discriminante linéaire des paramètres bioacoustiques

L'analyse discriminante a été utilisée afin d'identifier les chauves-souris à partir des paramètres bioacoustiques (Russo & Jones, 2002 ; Fenton *et al.*, 2004 ; Papadatou *et al.*, 2008 ; Kofoky *et al.*, 2009). Cette méthode permet de montrer s'il y a un chevauchement potentiel entre deux espèces en analysant les paramètres bioacoustiques, particulièrement dans le cas de sympatrie. L'analyse discriminante permet de prédire et d'expliquer l'appartenance à des groupes prédéfinis d'un ensemble d'observations à partir d'une série de variables prédictives (Dytham, 2003).

En utilisant SPSS 10.0.1 (SPSS Inc, 1999), les cinq variables bioacoustiques (FmaxE, Fmax, Fmin, IPI et Dur) ont été incluses en vue de savoir quelles variables permettent de discerner les différents groupes d'après les fonctions discriminantes (Digby & Kempton, 1987). Wilk's lambda permet de tester l'égalité des moyennes des groupes. Les eigenvalues (ou valeurs propres) indiquent la force des fonctions permettant de différencier les groupes.

Cette analyse a été entreprise uniquement sur les espèces de *Miniopterus* de Madagascar afin de connaître si leur écholocation montre ou non un certain niveau de chevauchement.

III- 2. RESULTATS ET INTERPRETATIONS

Au total, 87 individus appartenant aux 11 espèces de *Miniopterus*, actuellement décrites et reconnues, ont été capturés au cours de la présente étude. *Miniopterus petersoni* n'est représenté que par un individu alors que les autres espèces sont plus représentées étant donné que la chance de capturer toutes les espèces ne sont pas les mêmes. Juste après leur capture, l'écholocation de chaque individu a été enregistrée dans une cage ou à l'aide du « zip line » afin de récolter leur cri respectif (Tableau 3). Dans le but de reconnaître les individus d'après leur morphométrie, les paramètres externes standards incluant la longueur totale, la longueur de la queue, la longueur du pied sans les griffes, la longueur de l'oreille, la longueur du tragus, la longueur de l'avant-bras ainsi que le poids ont été relevés (Tableau 4). En outre, pour les individus récoltés comme spécimens de référence, un échantillon de tissu du muscle pectoral a été prélevé pour les études moléculaires.

III- 2- 1. Morphologie externe

Tous les individus capturés ont été identifiés en premier lieu d'après leur morphologie et leur morphométrie. Les analyses morphologiques se sont basées principalement sur les caractéristiques externes de l'individu telle la couleur du pelage ainsi que la forme et la taille du tragus qui varient généralement d'une espèce à une autre. Les analyses morphométriques ont permis de discerner les espèces suivant leur taille (Tableau 4).

III- 2- 2. Variation géographique de *Miniopterus griveaudi* de Madagascar et de l'archipel des Comores

III- 2- 2- 1. Variation des mesures externes

Concernant les mesures externes, *Miniopterus griveaudi* provenant des trois îles voisines montre une différence statistiquement significative pour la longueur totale, le poids et la longueur du tragus. Pour la longueur totale, les individus d'Anjouan sont largement plus grands que les individus de Madagascar et de la Grande Comore (ANOVA : $F = 10,228$, $p < 0,001$; post hoc Tukey : Madagascar et Anjouan, $p = 0,042$; Madagascar et Grande Comore, $p = 0,022$ et Anjouan et Grande Comore, $p < 0,001$). Le poids des individus de Madagascar est significativement plus élevé que celui des individus de la Grande Comore et des individus d'Anjouan (ANOVA : $F = 7,356$, $p = 0,003$; post hoc Tukey : Madagascar et Anjouan, $p =$

0,194 ; Madagascar et Grande Comore, $p = 0,002$ et Anjouan et Grande Comore, $p = 0,130$). Aucune variation particulière n'a été observée, au niveau de la longueur de la queue, entre les individus de Madagascar, de la Grande Comore et d'Anjouan (ANOVA : $F = 0,783$, $p = 0,467$). Il en est de même pour la longueur de l'avant-bras (ANOVA : $F = 1,946$, $p = 0,162$) (Tableau 4).

Tableau 3. Liste des espèces de *Miniopterus* enregistrées selon la méthode utilisée.

Espèces	Nombre d'individus enregistrés	Méthode d'enregistrement	
		« zip line »	« Flight cage »
<i>M. aelleni</i>	7	5	2
<i>M. brachytragos</i>	8	4	4
<i>M. egeri</i>	2*	0	2*
<i>M. gleni</i>	6	3	3
<i>M. griffithsi</i>	2	0	2
<i>M. griveaudi</i> (Madagascar)	17	6	11
<i>M. griveaudi</i> (Anjouan)	8	2	6
<i>M. griveaudi</i> (Grande Comore)	6	0	6
<i>M. mahafaliensis</i>	9	0	9
<i>M. majori</i>	12	6	6
<i>M. manavi</i>	2	0	2
<i>M. petersoni</i>	1	0	1
<i>M. sororculus</i>	7	1	6
Total	87	27	60

* : individus enregistrés dans le « flight cage » de 1,8 m x 1,4 m x 5,4 m

Tableau 4. Mesures externes des espèces de *Miniopterus* spp. Pour les espèces ayant plus de trois individus analysés, les données sont exprimées en moyenne \pm écart-type, minimum - maximum ; **n** = nombre d'individus. **LT** : longueur totale exprimée en mm, **LQ** : longueur de la queue exprimée en mm, **LP** : longueur du pied exprimée en mm, **OR** : longueur de l'oreille exprimée en mm, **T** : longueur du tragus exprimée en mm, **AB** : longueur de l'avant-bras exprimée en mm et **P** : poids exprimé en g.

Espèces	LT (mm)	LQ (mm)	LP (mm)	OR (mm)	T (mm)	AB (mm)	P (g)
<i>M. aelleni</i>	88,6 \pm 1,27	41,4 \pm 2,44	5,1 \pm 0,38	10,7 \pm 0,49	5,4 \pm 0,53	36,5 \pm 1,11	4,4 \pm 0,58
	87,0 - 90,0	38,0 - 46,0	5,0 - 6,0	10,0 - 11,0	5,0 - 6,0	35,0 - 38,5	3,5 - 5,2
	n = 7	n = 7	n = 7	n = 7	n = 7	n = 7	n = 7
<i>M. brachytragos</i>	84,3 \pm 1,84	42,2 \pm 1,67	5,0 \pm 0,0	10,1 \pm 0,44	3,4 \pm 0,44	36,1 \pm 0,56	3,4 \pm 0,19
	82,0 - 88,0	40,0 - 45,0	5,0 - 5,0	9,5 - 11,0	3,0 - 4,0	35,0 - 37,0	3,2 - 3,8
	n = 8	n = 8	n = 8	n = 8	n = 8	n = 8	n = 8
<i>M. egeri</i>	91,5	42	7	10,5	6	38,5	6
	91,0, 92,0	41,0, 43,0	7,0, 7,0	10,0 - 11,0	6,0, 6,0	38,0, 39,0	6,0, 6,1
	n = 2	n = 2	n = 2	n = 2	n = 2	n = 2	n = 2
<i>M. gleni</i>	122,0 \pm 3,28	57,7 \pm 1,86	7,7 \pm 0,52	12,7 \pm 0,52	7,8 \pm 0,41	49,2 \pm 0,75	12,8 \pm 1,15
	117,0 - 126,0	56,0 - 60,0	7,0 - 8,0	12,0 - 13,0	7,0 - 8,0	48,0 - 50,0	11,0 - 14,0
	n = 6	n = 6	n = 6	n = 6	n = 6	n = 6	n = 6
<i>M. griffithsi</i>	121	56,5	8	13	7,5	48	13
	120, 122	55, 58	8, 8	13, 13	7, 8	47, 49	12,5, 13,5
	n = 2	n = 2	n = 2	n = 2	n = 2	n = 2	n = 2
<i>M. griveaudi</i> (Madagascar)	86,3 \pm 1,22	41,5 \pm 2,58	5,0 \pm 0,33	10,3 \pm 0,49	5,6 \pm 0,46	36,1 \pm 0,88	4,6 \pm 0,62
	84,0 - 88,0	36,0 - 48,0	4,5 - 6,0	10,0 - 11,0	5,0 - 6,0	35,0 - 38,0	3,3 - 6,3
	n = 17	n = 17	n = 17	n = 17	n = 17	n = 17	n = 17
<i>M. griveaudi</i>	88,1 \pm 2,29	42,1 \pm 1,72	5,0 \pm 0,0	10,2 \pm 0,46	5,1 \pm 0,35	36,9 \pm 0,83	4,2 \pm 0,40

Espèces	LT (mm)	LQ (mm)	LP (mm)	OR (mm)	T (mm)	AB (mm)	P (g)
(Anjouan)	85,0 - 91,0	40,0 - 44,0	5,0 - 5,0	10,0 - 11,0	5,0 - 6,0	36,0 - 38,0	3,6 - 4,7
	n = 8	n = 8	n = 8	n = 8	n = 8	n = 8	n = 8
<i>M. griveaudi</i>	84,2 ± 1,60	40,7 ± 0,82	5,0 ± 0,0	9,8 ± 0,41	5,0 ± 0,0	36,3 ± 1,03	3,6 ± 0,29
(Grande Comore)	82,0 - 86,0	40,0 - 42,0	5,0 - 5,0	9,0 - 10,0	5,0 - 5,0	35,0 - 38,0	3,2 - 3,9
	n = 6	n = 6	n = 6	n = 6	n = 6	n = 6	n = 5
<i>M. mahafaliensis</i>	87,6 ± 1,33	42,9 ± 1,54	6,2 ± 0,44	10,7 ± 0,50	5,8 ± 0,44	37,2 ± 0,83	4,2 ± 0,20
	85,0 - 89,0	40,0 - 45,0	6,0 - 7,0	10,0 - 11,0	5,0 - 6,0	36,0 - 39,0	3,9 - 4,5
	n = 9	n = 9	n = 9	n = 9	n = 9	n = 9	n = 9
<i>M. majori</i>	114,6 ± 1,73	55,0 ± 1,81	6,7 ± 0,87	11,8 ± 0,39	7,1 ± 0,29	45,4 ± 0,90	9,1 ± 0,84
	112,0 - 117,0	51,0 - 58,0	6,0 - 9,0	11,0 - 12,0	7,0 - 8,0	44,0 - 47,0	7,8 - 10,5
	n = 12	n = 12	n = 12	n = 12	n = 12	n = 12	n = 12
<i>M. manavi</i>	88,5	41,0	5,0	10,0	6,0	39,0	4,4
	88,0, 89,0	41,0, 41,0	5,0, 5,0	10,0, 10,0	6,0, 6,0	39,0, 30,0	4,3, 4,6
	n = 2	n = 2	n = 2	n = 2	n = 2	n = 2	n = 2
<i>M. petersoni</i>	95,0	44,0	6,0	10,0	6,0	41,0	5,8
	n = 1	n = 1	n = 1	n = 1	n = 1	n = 1	n = 1
<i>M. sororculus</i>	109,8 ± 1,57	54,6 ± 1,90	6,3 ± 0,49	10,3 ± 0,49	6,0 ± 0,0	43,1 ± 0,69	7,1 ± 0,36
	107,0 - 112,0	51,0 - 56,0	6,0 - 7,0	10,0 - 11,0	6,0 - 6,0	42,0 - 44,0	6,5 - 7,6
	n = 7	n = 7	n = 7	n = 7	n = 7	n = 7	n = 7

Il n'y a pas de différence significative entre les individus de chaque île pour la longueur du pied (Kruskal-Wallis : $H = 0$, $p = 1$), la longueur de l'oreille (Kruskal-Wallis : $H = 4,469$, $p = 0,107$). Cependant, la longueur du tragus des individus des trois îles montre une variation statistiquement significative. La longueur du tragus diminue respectivement pour les individus de Madagascar, d'Anjouan et de la Grande Comore (Kruskal-Wallis : $H = 11,738$, $p = 0,003$; Wilcoxon rank sum test (W) : Madagascar et Anjouan, $W = 65,5$, $p = 0,012$; Madagascar et Grande Comore, $W = 36$, $p = 0,005$ et enfin Anjouan et Grande Comore, $W = 42$, $p = 0,386$) (Tableau 4).

III- 2- 2- 2. Variation des paramètres bioacoustiques

Concernant les paramètres bioacoustiques de *Miniopterus griveaudi*, la fréquence d'énergie maximale ne montre pas une variation significative entre les individus des trois îles (ANOVA : $F = 2,866$, $p = 0,062$). Il en est de même pour la fréquence maximale (ANOVA : $F = 1,761$, $p = 0,177$) et l'inter-pulse intervalle (IPI) (ANOVA : $F = 0,166$, $p = 0,847$). Cependant, la durée de *M. griveaudi* des trois îles voisines varie significativement. En effet, la durée des cris des individus de Madagascar est plus longue que celle des individus de l'île d'Anjouan et de la Grande Comore (ANOVA : $F = 3,686$, $p = 0,029$; post hoc Tukey : Madagascar et Anjouan, $p = 0,143$; Madagascar et Grande Comore, $p = 0,041$; Anjouan et Grande Comore, $p = 0,817$). La fréquence minimale dénote également une variation significative. Elle diminue respectivement pour les individus de Madagascar, de la Grande Comore et d'Anjouan (Kruskal-Wallis $H = 20,275$, $p < 0,001$; post hoc Wilcoxon rank sum test : Madagascar et Anjouan $W = 681,5$, $p < 0,001$; Madagascar et Grande Comore $W = 553,0$, $p = 0,002$, Anjouan et Grande Comore $W = 596,5$, $p = 0,09$) (Tableau 5).

III- 2- 3. Etude moléculaire

L'arbre phylogénétique montre les différents clades de *Miniopterus* spp. décrits de Madagascar et de l'archipel des Comores d'après la méthode du maximum parcimonie, du minimum d'évolution, du maximum de vraisemblance et de l'approche bayésienne. Pour tous les clades représentés, des séquences provenant des analyses antérieures de l'holotype, des paratypes ou des topotypes ont été incluses afin de confirmer l'identité des individus représentés (Figure 12). Cet arbre permet également de distinguer les espèces sœurs et les espèces paraphylétiques convergentes.

Miniopterus gleni et *M. griffithsi* sont regroupés dans un même clade. Ces deux espèces sont des espèces sœurs allopatriques. Il en est de même pour *M. mahafaliensis* et *M.*

sororculus qui sont également des espèces sœurs allopatriques avec une différence morphologique notable. Le troisième groupe rassemble les espèces de *Miniopterus* de petite taille qui peuvent être sympatrique ou allopatrique. *Miniopterus* « non décrite » a été présumé comme étant *M. manavi sensu stricto* mais les analyses moléculaires ont révélé que les deux individus récoltés montrent une certaine divergence avec *M. manavi sensu stricto*. Enfin *M. griveaudi* de Madagascar et de l'archipel des Comores ne montrent pas une divergence intraspécifique notable (Figure 12, Tableau 6).

Tableau 5. Mesures des paramètres bioacoustiques de *Miniopterus* spp. Données exprimées en moyenne \pm écart-type, minimum - maximum ; **n** : nombre d'individus enregistrés, **N** : nombre de pulsations utilisées, **FmaxE** : fréquence d'énergie maximale exprimée en kilohertz (kHz), **Fmax** : fréquence maximale exprimée en kHz, **Fmin** : fréquence minimale exprimée en kHz, **Dur** : durée de chaque pulsation, exprimée en millisecondes (ms), **IPI** : intervalle entre deux pulsations exprimé en ms.

Espèces	n individus/N pulsations	FmaxE (kHz)	Fmax (kHz)	Fmin (kHz)	Dur (ms)	IPI (ms)
<i>M. aelleni</i>	7/19	51,9 \pm 1,57 49,5 - 54,8	99,8 \pm 8,48 75,0 - 119,0	48,0 \pm 1,43 46,0 - 50,0	4,1 \pm 0,65 3,0 - 5,0	87,3 \pm 16,75 61,0 - 118,5
<i>M. brachytragos</i>	8/30	59,0 \pm 1,06 57,3 - 61,7	105,8 \pm 11,20 85,0 - 128,0	55,7 \pm 0,84 54,0 - 57,0	3,4 \pm 0,49 2,6 - 4,3	84,6 \pm 18,99 56,1 - 122,5
<i>M. egeri</i>	2/16	54,7 \pm 1,02 53,2 - 56,3	113,8 \pm 3,62 107,0 - 123,0	49,0 \pm 0,52 48,0 - 50,0	2,9 \pm 0,26 2,5 - 3,4	62,6 \pm 12,57 43,2 - 81,1
<i>M. gleni</i>	6/16	42,3 \pm 1,29 40,1 - 44,6	82,6 \pm 8,22 70,0 - 93,2	37,4 \pm 0,94 36,0 - 38,9	3,7 \pm 0,49 3,0 - 4,4	88,9 \pm 17,75 66,7 - 124,1
<i>M. griffithsi</i>	2/8	44,1 \pm 0,67 43,5 - 45,3	80,4 \pm 15,66 61,0 - 99,0	40,0 \pm 0,0 40,0 - 40,0	3,2 \pm 0,29 2,9 - 3,6	89,2 \pm 27,42 56,4 - 128,5
<i>M. griveaudi</i> (Madagascar)	17/49	59,9 \pm 1,73 56,4 - 62,4	105,6 \pm 12,05 82,0 - 130,0	55,9 \pm 1,36 53,0 - 58,0	3,5 \pm 0,54 2,7 - 4,4	85,7 \pm 19,80 40,0 - 123,6
<i>M. griveaudi</i> (Anjouan)	8/27	59,2 \pm 0,73 58,2 - 60,8	104,3 \pm 8,86 86,0 - 123,0	54,5 \pm 1,22 53,0 - 57,0	3,2 \pm 0,53 2,7 - 4,6	83,8 \pm 15,60 57,6 - 128,1
<i>M. griveaudi</i> (Grande Comore)	6/22	59,4 \pm 0,78	110,0 \pm 11,10	55,0 \pm 0,76	3,1 \pm 0,34	83,5 \pm 13,18

Espèces	n individus/N pulsations	FmaxE (kHz)	Fmax (kHz)	Fmin (kHz)	Dur (ms)	IPI (ms)
<i>M. mahafaliensis</i>	9/24	58,2 - 60,9	74,0 - 124,0	53,0 - 56,0	2,6 - 3,6	66,1 - 123,9
		59,6 ± 1,46	113,7 ± 8,08	55,1 ± 1,47	3,3 ± 0,25	68,7 ± 14,04
<i>M. majori</i>	12/39	57,3 - 62,2	95,0 - 123,0	53,0 - 57,0	2,9 - 3,8	43,5 - 95,3
		48,5 ± 1,15	82,5 ± 11,78	44,4 ± 0,97	3,6 ± 0,42	85,0 ± 16,34
<i>M. manavi</i>	2/9	46,1 - 52,0	64,0 - 102,0	43,0 - 46,0	2,8 - 4,5	59,5 - 134,8
		57,2 ± 0,77	98,4 ± 7,60	53,0 ± 0,0	2,5 ± 0,32	66,0 ± 8,70
<i>M. petersoni</i>	1/6	55,5 - 58,2	89,0 - 110,0	53,0 - 53,0	2,1 - 3,0	54,1 - 84,7
		53,2 ± 0,75	106,5 ± 6,66	49,0 ± 0,63	2,9 ± 0,32	71,0 ± 4,63
<i>M. sororculus</i>	7/20	52,0 - 53,9	95,0 - 115,0	48,0 - 50,0	2,5 - 3,3	63,8 - 76,7
		55,3 ± 0,92	103,2 ± 9,04	51,7 ± 1,08	3,3 ± 0,29	79,3 ± 13,06
		53,9 - 56,6	83,0 - 121,0	50,0 - 53,0	2,7 - 3,9	50,8 - 99,8

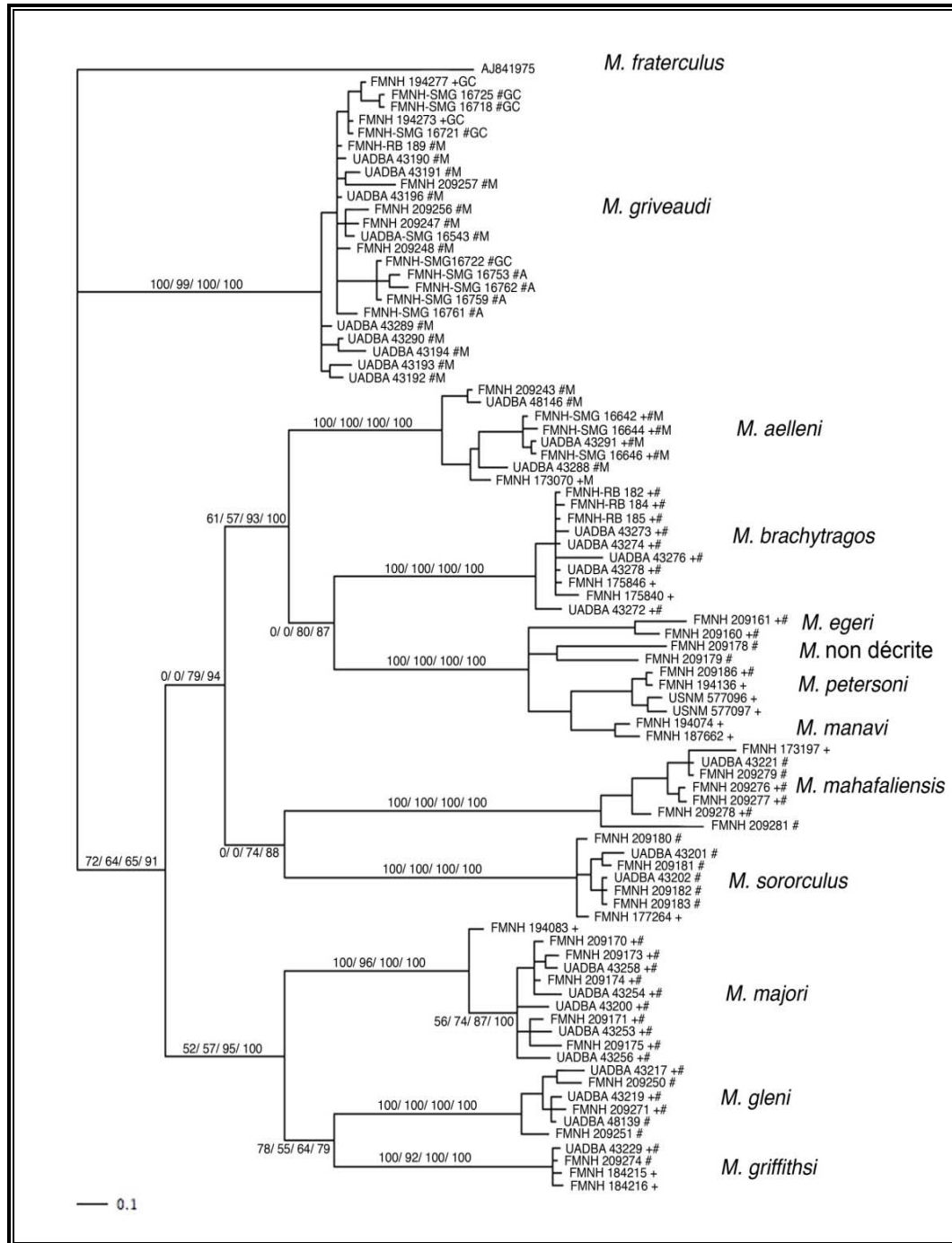


Figure 12. Arbre phylogénétique basé sur l'analyse du gène mitochondrial du cytochrome *b* des individus de *Miniapterus* spp. de Madagascar et de l'archipel des Comores. # : Individu utilisé dans le catalogue bioacoustique ; + : holotype ou topotype. Pour *M. griveaudi* et *M. aelleni*, le site de collection des spécimens a été spécifié : M = Madagascar, A = Anjouan et GC = Grande Comore). L'arbre a été produit en utilisant l'analyse bayésienne. Les probabilités du Minimum d'évolution, l'analyse de la parcimonie maximale, l'analyse du maximum de vraisemblance et la probabilité à postériori sont représentés sur les nœuds principaux. Les étiquettes représentent les numéros de références muséologiques des échantillons.

Tableau 6. Distance génétique à l'intérieur et entre les divers clades de *Miniopterus* spp. représentés dans l'arbre phylogénétique (Figure 12). Les valeurs en **gras** en diagonal représentent les distances HKY85 entre les individus d'une même espèce alors que les autres valeurs représentent la distance HKY85 moyenne entre les espèces. **Ma** : *M. aelleni*, **Mb** : *M. brachytragos*, **Mgl** : *M. gleni*, **Mgr** : *M. griffithsi*, **Mg** : *M. griveaudi* (Madagascar), **Mmh** : *M. mahafaliensis*, **Mmj** : *M. majori*, **non-décrite** : *M. non décrite*, **Mmn** : *M. manavi*, **Mp** : *M. petersoni*, **Ms** : *M. sororculus*, **Me** : *M. egeri*, **Mf** : *M. fraterculus*.

	Ma	Mb	Mgl	Mgr	Mg	Mmh	Mmj	non-décrite	Mmn	Mp	Ms	Me	Mf
Ma	0,0115	0,0694	0,1008	0,1125	0,0996	0,1033	0,1012	0,0912	0,0889	0,091	0,0908	0,0831	0,1138
Mb		0,0046	0,1005	0,1084	0,1026	0,1051	0,1065	0,0836	0,082	0,0826	0,1114	0,0888	0,1253
Mgl			0,0075	0,0749	0,1035	0,1146	0,0846	0,1001	0,0913	0,0892	0,1092	0,1083	0,1129
Mgr				0,009	0,1193	0,1179	0,089	0,1143	0,1046	0,1076	0,1077	0,1139	0,1156
Mg					0,0087	0,1155	0,1135	0,1128	0,1088	0,1078	0,1082	0,1149	0,1066
Mmh						0,0148	0,1213	0,1018	0,1055	0,1045	0,1089	0,1075	0,1447
Mmj							0,0105	0,0984	0,0939	0,101	0,1097	0,1008	0,116
non-décrite								0,0337	0,03799	0,04172	0,11562	0,04753	0,13203
Mmn									0,0054	0,023	0,1119	0,0432	0,1175
Mp										0,0046	0,1113	0,0413	0,1203
Ms											0,004	0,1152	0,1212
Me												0,0126	0,1317
Mf													0

III- 2- 4. Description de l'écholocation de *Miniopterus* spp. de Madagascar et de l'archipel des Comores

Miniopterus spp. émettent des pulsations ultrasoniques composées d'une partie principale à modulation de fréquence (FM) suivie d'une petite portion à fréquence quasi-constante (QCF) dont la fréquence maximale varie de 61 à 130 kHz (Figure 13, Tableau 5).

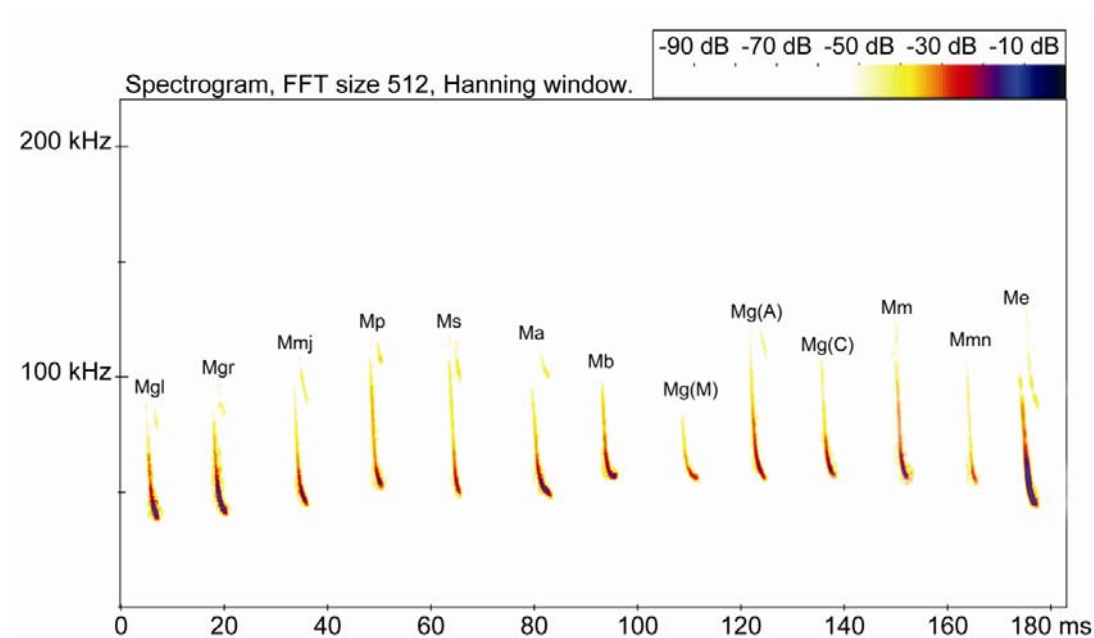


Figure 13. Résumé des vocalisations de *Miniopterus* spp. de Madagascar et de l'archipel des Comores. **Mgl** : *M. gleni*, **Mgr** : *M. griffithsi*, **Mmj** : *M. majori*, **Ms** : *M. sororculus*, **Mp** : *M. petersoni*, **Ma** : *M. aelleni*, **Mb** : *M. brachytragos*, **Mg(M)** : *M. griveaudi* de Madagascar, **Mg(A)** : *M. griveaudi* d'Anjouan, **Mg(G)** : *M. griveaudi* de Grande Comore, **Mm** : *M. mahafaliensis*, **Mmn** : *M. manavi*, **Me** : *M. egeri*.

Miniopterus de grande taille -- Cet ensemble regroupe les individus ayant un avant-bras supérieur à 46 mm incluant *Miniopterus gleni* et *M. griffithsi*.

Miniopterus gleni

Six individus de *Miniopterus gleni* ont été enregistrés en vol libre à l'intérieur de la cage ou attachés à un « zip line » dont trois individus provenant de la localité type (Grotte de Sarodrano) et trois autres de la forêt de Beanka. La fréquence d'énergie maximale moyenne est de 42,3 kHz avec une durée moyenne d'environ 3,7 ms.

Miniopterus griffithsi

Deux individus de cette espèce ont été capturés dans la même grotte où l'holotype a été capturé (Grotte d'Androimpano). Ces deux individus ont été enregistrés pendant leur vol libre à l'intérieur de la cage. *Miniopterus griffithsi* émet une écholocation dont la fréquence d'énergie maximale moyenne est 44,1 kHz avec une durée moyenne de 3,2 ms.

Miniopterus de taille moyenne -- Il regroupe les individus ayant un avant-bras supérieur ou égal à 41 mm. Il rassemble *Miniopterus majori*, *M. sororculus* et *M. petersoni*.

Miniopterus majori

Au total, 13 individus de *Miniopterus majori* provenant de la grotte de Fandanana (région de Fandriana) non loin de la localité type (Imasindrary) et de la station forestière d'Angavokely ont été enregistrés en vol libre à l'intérieur d'une cage ou attachés à un « zip line ». Cette espèce émet des ultrasons dont la fréquence d'énergie maximale moyenne est de 48,4 kHz avec une durée moyenne de 3,6 ms.

Miniopterus sororculus

Sept individus de *Miniopterus sororculus* ont été collectés dans la grotte de Fandanana (au nord-est de la localité type, Ambatofinandrahana) et dans la station forestière d'Angavokely. Ces individus ont été enregistrés pendant leur vol à l'intérieur de la cage ou attaché à un « zip line ». Cette espèce émet des pulsations ultrasoniques dont la fréquence d'énergie maximale moyenne est de 55,3 kHz avec une durée moyenne de 3,3 ms.

Miniopterus petersoni

Un seul représentant de *Miniopterus petersoni* a été capturé à l'aide d'un filet installé à Manantantely qui est la localité type de cette espèce. Cet individu a été enregistré dans la cage afin d'éviter la fuite de l'animal. *Miniopterus petersoni* émet des ultrasons dont la fréquence d'énergie maximale moyenne est de 53,2 kHz avec une durée moyenne de 2,9 ms.

Miniopterus de petite taille -- Il regroupe les chauves-souris dont la longueur de l'avant-bras ne dépasse pas 40 mm. Ce groupe rassemble les espèces anciennement connues sous la dénomination *M. manavi sensu lato* selon la longueur de leur avant-bras. Il regroupe *M. aelleni*, *M. brachytragos*, *M. egeri*, *M. griveaudi*, *M. mahafaliensis* et *M. manavi*.

Miniopterus aelleni

Sept individus de *Miniopterus aelleni* provenant du Parc National d'Ankarana (non loin de la localité où l'holotype de cette espèce a été capturé) et de la forêt de Beanka ont été enregistrés dans la cage ou attachés à un « zip line ». *Miniopterus aelleni* émet une écholocation dont la fréquence d'énergie maximale moyenne est de 51,9 kHz avec une durée moyenne de 4,1 ms.

Miniopterus brachytragos

Huit individus de *Miniopterus brachytragos* récoltés dans la région de Namoroka, à Ambovononby (localité type de l'espèce) et à Ampandra ont été enregistrés dans la cage ou attachés à un « zip line ». Cette espèce émet des séries d'ultrason dont la fréquence d'énergie maximale moyenne est de 59,0 kHz, d'une durée moyenne de 3,4 ms.

Miniopterus egeri

Deux individus de *Miniopterus egeri* ont été enregistrés dans une cage de dimension 1,8 m x 1,4 m x 5,4 m dans la forêt de Sahafina, Brickaville. Les deux individus sont constitués par l'holotype et un autre individu capturé au même endroit. *Miniopterus egeri* émet des écholocations dont la fréquence d'énergie maximale est de 54,7 kHz, d'une durée moyenne de 3,4 ms.

Miniopterus griveaudi

L'holotype de *Miniopterus griveaudi* a été récolté à l'île de la Grande Comore. Les individus de chaque île ont été analysés séparément afin de noter la variation du cri des individus de chaque île. *Miniopterus griveaudi* de Madagascar émet une écholocation dont la fréquence moyenne est de 59,9 kHz et d'une durée moyenne de 3,5 ms. Celui de l'île d'Anjouan émet à 59,2 kHz et dure en moyenne 3,2 ms. Enfin, *M. griveaudi* de la Grande Comore émet des ultrasons dont la fréquence d'énergie maximale moyenne est de 59,4 kHz et dure moyenne 3,1 ms.

Miniopterus mahafaliensis

Neuf individus de *Miniopterus mahafaliensis* provenant du Parc National de Tsimanampetsotsa, là où l'holotype a été capturé, et de la région d'Itampolo ont été enregistrés pendant leur vol à l'intérieur d'une cage. Cette espèce émet des ultrasons d'une fréquence moyenne de 59,6 kHz et d'une durée moyenne de 3,3 ms.

Miniopterus manavi

Les deux individus de *Miniopterus* cf. *manavi* ont été récoltés dans la grotte de Fandanana près de la localité type de *M. manavi sensu stricto*. Ces deux individus sont étiquetés comme *Miniopterus* « non décrite » (Figure 12), étant donné leur divergence de *M. manavi sensu stricto* mais traités ici comme *M. manavi* car ils font partie des espèces de *Miniopterus* de petite taille, de *M. manavi sensu lato*. L'analyse de leur ultrason a permis de connaître sa fréquence moyenne qui est de 57,2 kHz et d'une durée moyenne de 2,5 ms.

III- 2- 5. Identification des espèces de *Miniopterus* de Madagascar par analyse discriminante

L'analyse discriminante effectuée sur les espèces de *Miniopterus* de Madagascar montre que 75,8 % des cris ont été correctement classifiés. Les fonctions 1 et 2 expliquent respectivement 97,3 % et 98,8 % de la variance totale. La fréquence minimale, la fréquence d'énergie maximale ainsi que la durée des cris sont les principales variables explicatives qui permettent de séparer les différentes espèces de *Miniopterus* spp. malgaches (Tableau 7). Les résultats du χ^2 pour les fonctions 1, 2, 3, 4 montrent une différence significative entre les groupes (Tableau 7). Certaines espèces comme *M. griffithsi*, *M. majori*, *M. manavi* et *M. petersoni* ont été correctement identifiées (100 %) ; d'autres espèces comme *M. aelleni*, *M. egeri*, *M. gleni* et *M. sororculus* révèlent un certain niveau de chevauchement avec les autres espèces analysées et sont respectivement identifiées à 73,7 %, 93,8 %, 90,0 % et 81,3 %. Le dernier groupe rassemble les espèces qui présentent un chevauchement plus élevé et en sont dès lors plus difficile à identifier d'après l'analyse discriminante. Il regroupe *M. brachytragos*, *M. griveaudi* et *M. mahafaliensis* qui ont été respectivement identifiés à 63,3 %, 49,0 % et à 58,3 % (Tableau 8).

Tableau 7. Résultat de l'analyse discriminante effectuée sur *Miniopterus* spp. de Madagascar. **Fmin** : fréquence minimale, **FmaxE** : fréquence d'énergie maximale, **Fmax** : fréquence maximale, **Dur** : durée, **IPI** : intervalle entre deux pulsations. **d.d.l.** : degré de liberté.

Fonctions	Fmin	FmaxE	Dur	Fmax	IPI	Eigen values	Cumulative (%)	Wilks' lambda	χ^2	d. d. l.	Probabilité
1	0,821*	0,665*	-0,025	0,141	-0,017	43,764	97,3	0,008	1090,204	50	$p < 0,001$
2	-0,294	-0,652	0,765*	-0,602	0,540	0,678	98,8	0,367	227,287	36	$p < 0,001$
3	-0,427	-0,046	0,639	0,616*	0,064	0,331	99,5	0,616	109,824	24	$p < 0,001$
4	0,133	-0,322	0,017	0,483	0,127	0,164	99,9	0,820	44,983	14	$p < 0,001$
5	-0,200	0,165	-0,066	0,077	0,830*	0,048	100,0	0,954	10,603	6	$p = 0,101$

*. Corrélation plus élevée entre les variables et les fonctions discriminantes (en gras dans le tableau).

Tableau 8. Pourcentage des cris de *Miniopterus* spp. de Madagascar correctement classifiés en utilisant l'analyse discriminante. **Ma** : *M. aelleni*, **Mb** : *M. brachytragos*, **Me** : *M. egeri*, **Mgl** : *M. gleni*, **Mgr** : *M. griffithsi*, **Mg** : *M. griveaudi* de Madagascar, **Mmh** : *M. mahafaliensis*, **Mmj** : *M. majori*, **Mmn** : *M. manavi*, **Mp** : *M. petersoni*, **Ms** : *M. sororculus*.

Espèces		Groupe présumé											Total
		Ma	Mb	Mgl	Mgr	Mg	Mmh	Mmj	Mmn	Mp	Ms	Me	
Ma	n	14	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	19
	%	73,7 ¹	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	10,5	15,8	0,0	
Mb	n	0	19	0	0	8	3	0	0	0	0	0	30
	%	0,0	63,3 ²	0,0	0,0	26,7	10,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
Mgl	n	0	0	15	1	0	0	0	0	0	0	0	16
	%	0,0	0,0	93,8 ³	6,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
Mgr	n	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	8
	%	0,0	0,0	0,0	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	
Mg	n	0	17	0	0	24	7	0	1	0	0	0	49
	%	0,0	34,7	0,0	0,0	49,0 ⁴	14,3	0,0	2,0	0,0	0,0	0,0	
Mmh	n	0	4	0	0	4	14	0	0	0	2	0	24
	%	0,0	16,7	0,0	0,0	16,7	58,3 ⁵	0,0	0,0	0,0	8,3	0,0	
Mmj	n	0	0	0	0	0	0	39	0	0	0	0	39
	%	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	

Mmn	<i>n</i>	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	9
	%	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	0,0	0,0	0,0	
Mp	<i>n</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	6
	%	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	0,0	0,0	
Ms	<i>n</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	18	0	20
	%	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	5,0	5,0	90,0⁶	0,0	
Me	<i>n</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	13	16
	%	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	18,8	0,0	81,3⁷	

¹ *Miniopterus aelleni* ne vit pas en sympatrie avec *M. petersoni* ou *M. sororculus*.

² *Miniopterus brachytragos* vit en sympatrie avec *M. griveaudi* le long de son aire de distribution mais pas avec *M. mahafaliensis*.

³ *Miniopterus gleni* et *M. griffithsi* sont des espèces sœurs vivant en allopatrie.

⁴ *Miniopterus griveaudi* ne vit pas en sympatrie ni avec *M. manavi* ni avec *M. mahafaliensis*.

⁵ *Miniopterus mahafaliensis* vit en allopatrie avec *M. brachytragos*, *M. griveaudi* et *M. sororculus*.

⁶ *Miniopterus sororculus* est allopatriques de *M. petersoni* mais son aire de distribution présente un certain chevauchement avec celle de *M. manavi*.

⁷ *Miniopterus egeri* est une espèce sœur de *M. petersoni* vivant en allopatrie avec ce dernier.

III- 3. DISCUSSION

Les analyses morphologiques, morphométriques et moléculaires récemment entreprises ont démontré à quel point la diversité spécifique du genre *Miniopterus* de la région malgache (Madagascar et archipel des Comores) est plus élevée par rapport à ce qui a été résumé dans la monographie de Peterson *et al.* (1995). A Madagascar, le genre *Miniopterus* regroupe actuellement au moins 11 espèces (Goodman, 2011 ; Goodman *et al.*, 2011) et d'autres taxa restent encore à décrire. Dans certains cas, l'analyse minutieuse de la forme et de la taille du tragus a permis de distinguer une espèce d'une autre (Goodman *et al.*, 2009b). Le tragus est une projection cartilagineuse au niveau de l'oreille de certains groupes de chauves-souris (Vespertilionidae, Miniopteridae) et qui aide l'individu à acquérir plus de précision lors de son orientation dans le noir (Lawrence & Simmons, 1982 ; Chiu & Moss, 2007). *Miniopterus brachytragos*, par exemple, un membre du groupe de *M. manavi sensu lato*, se distingue des autres espèces de *Miniopterus* de petite taille par un tragus peu développé et poilu mais l'utilité de ces poils n'est pas encore connue (Goodman *et al.*, 2009b). Le genre *Miniopterus* est composé d'espèces sœurs (cas de *M. gleni*/*M. griffithsi*) et d'espèces paraphylétiques (cas de *M. manavi sensu lato*) et parfois, les ressemblances ne sont que des signes de convergence.

III- 3- 1. Variation intraspécifique de *Miniopterus griveaudi* des trois îles voisines

III- 3- 1- 1. Variation des mesures externes chez *Miniopterus griveaudi*

La description de *Miniopterus griveaudi* par Harrison (1959) a été basée sur trois spécimens capturés dans l'île de la Grande Comore lors d'une expédition effectuée par « The British Ornithologists' Union » et l'Institut de Recherche Scientifique de Madagascar (Harrison, 1959 ; Goodman *et al.*, 2009a). Cette espèce a été, dès lors, décrite et reconnue comme étant synonyme de *M. manavi* de Madagascar (Simmons, 2005). L'analyse des spécimens de *M. griveaudi* provenant des trois îles (Madagascar, Anjouan et Grande Comore) a montré qu'il y a une différence significative, entre les individus de chaque île, particulièrement pour la longueur totale, la longueur du tragus et le poids. Ces différences morphologiques pourraient refléter des différences écologiques entre les îles voisines, avec certaines ressemblances entre les deux îles de l'archipel des Comores (Grande Comore et Anjouan). La variation du poids des individus pourrait provenir de la variation de la disponibilité des proies mais comme il n'y a pas de données suffisantes sur cette hypothèse, il est encore difficile de vérifier cette dernière. Néanmoins, en terre malgache, les différentes saisons, la disponibilité de l'eau et les différents types de végétation font en sorte que les

insectes disponibles sont généralement plus abondants. Du point de vue géologique, l'archipel des Comores est constitué de roches volcaniques relativement jeunes, son sol est mince et rocailleux et ne peut retenir l'eau. Ainsi, les ressources hydriques de l'île sont principalement constituées par le stockage de l'eau dans des réservoirs, au cours des épisodes de fortes pluies (Louette, 1996). Cette situation, entre autres, pourrait fortement influencer la population d'insectes de la région.

III- 3- 1- 2. Variation des paramètres bioacoustiques chez *Miniopterus griveaudi*

Avant d'entreprendre des études interspécifiques entre les espèces de *Miniopterus* de Madagascar et celles de l'archipel des Comores, il est important de déterminer la présence potentielle d'une variation intraspécifique. *Miniopterus griveaudi* a été capturé dans le Parc National de Namoroka, dans la grotte de Belobaka et dans la forêt de Beanka. Tous les paramètres bioacoustiques standards ne montrent pas une différence importante pour les individus des trois localités sus-citées. Ce qui permettrait d'avancer que cette espèce ne montre pas une variation géographique notable à Madagascar. La fréquence d'énergie maximale (FmaxE), la fréquence maximale (Fmax) et l'intervalle entre deux pulsations consécutives (IPI) ne sont pas statistiquement différents entre les individus de *M. griveaudi* des trois îles voisines. Toutefois, il y a une différence significative au niveau de la fréquence minimale et la durée des pulsations entre les individus de Madagascar et ceux de l'archipel des Comores. Cette différence pourrait provenir des différentes méthodes d'enregistrement ou des différences écologiques entre les deux pays. En outre, d'une façon générale, la distinction des espèces cryptiques, de par leur vocalisation, se fait plus par observation de leur fréquence d'énergie maximale que par leur fréquence minimale ou la durée de leur cri (Heller & von Helversen, 1989 ; Russo & Jones, 2000 ; Kingston *et al.*, 2001 ; Jacobs *et al.*, 2006, 2007). La durée du cri montre une certaine plasticité de l'écholocation qui se traduit par un allongement ou une réduction de la durée d'émission selon l'habitat fréquenté ou la méthode d'enregistrement.

III- 3- 2. Variation interspécifique de l'écholocation de *Miniopterus* spp. de Madagascar et de l'archipel des Comores

La reconnaissance des vocalisations des espèces de chauves-souris capables d'émettre des pulsations ultrasoniques s'avère très importante étant donné que cette fonction leur permet non seulement de maîtriser leur habitat naturel pendant la nuit mais aussi d'assurer leur

fonction vitale (recherche de nourriture, vol, communication intraspécifique ou interspécifique, etc.). De plus, l'écholocation permet de déterminer les espèces en plein vol et peut révéler la présence d'espèces cryptiques (Russo & Jones, 2000 ; Jacobs *et al.*, 2006 ; Weller *et al.*, 2007). Généralement, cette identification est en premier lieu basée sur la fréquence d'énergie maximale (exemples : Russo & Jones 2002 ; Kofoky *et al.*, 2009 ; Monadjem *et al.* 2010). Toutefois, l'analyse des autres variables serait nécessaire s'il y a un chevauchement entre les fréquences d'énergies maximales des espèces sympatriques.

Ces dernières années, les chercheurs travaillant sur les chauves-souris de Madagascar ont essayé d'établir une clé d'identification des espèces de chauves-souris malgaches en fonction de la structure et des paramètres relatifs à leurs vocalisations (Göpfert & Wasserthal, 1995 ; Russ *et al.*, 2003 ; Kofoky *et al.*, 2009). Chez certaines espèces, comme celles appartenant à la famille des Hipposideridae, la différence au niveau de leur fréquence d'énergie maximale permet de distinguer chaque espèce (Kofoky *et al.*, 2009) et les données sur ces espèces restent encore valables. Cependant, les récentes descriptions de nouvelles espèces de la famille des Miniopteridae rendent indispensable une mise à jour, voire un renouvellement des données sur les membres de cette famille. En effet, Kofoky *et al.* (2009) ont décrit l'écholocation de trois taxa de *Miniopterus* malgaches, à savoir *M. gleni*, *M. majori*/*M. sororculus* et *M. manavi sensu lato* mais la plupart des individus ont été enregistrés pendant leur relâche et aucun échantillon de tissu ni de spécimens associés n'est disponible pour une vérification moléculaire ou morphologique de l'identité des individus étudiés. Il serait alors indispensable de créer une nouvelle base de donnée à partir des individus correctement identifiés afin non seulement d'obtenir des spécimens de référence mais aussi d'éviter tout changement ultérieur de la taxinomie de ces espèces. Pour initier l'établissement du dictionnaire bioacoustique de *Miniopterus* spp., Goodman *et al.* (2011) ont décrit l'écholocation de *M. egeri*, de *M. cf. manavi* (grotte de Fandanana, Fandriana) et de *M. petersoni* (Manantantely) basée sur des individus identifiés par les méthodes morphologique, bioacoustique et génétique. Ces données ont été résumées dans la présente étude afin de rassembler l'écholocation de toutes les espèces de *Miniopterus* spp. décrites à Madagascar.

Cette étude a permis de renouveler les informations sur l'écholocation des 11 espèces de *Miniopterus* de Madagascar et de l'archipel des Comores basée sur des spécimens correctement identifiés (par analyse morphométriques et moléculaire). *Miniopterus griveaudi* a été collecté à Madagascar, dans les îles de la Grande Comore et d'Anjouan. Etant donné que les individus de cette espèce vivent dans trois îles différentes, ils peuvent utiliser la fréquence qui leur soit convenable afin d'assurer leur survie. L'analyse de l'écholocation est

particulièrement délicate quand les espèces étudiées sont sympatriques et sont morphologiquement similaires. En outre, cette étape dans la description de l'écholocation des espèces devrait maintenant s'accompagner de l'étude de la variation intraspécifique de la vocalisation de toutes les espèces précédemment décrites. De plus, il est temps de déterminer les relations entre la bioacoustique et la niche écologique des chauves-souris (habitat, régime alimentaire, ...) et de reconstituer l'histoire de l'évolution de l'écholocation chez les espèces du genre *Miniopterus*. Tous ces efforts permettront de rassembler les données écologiques concernant chaque espèce en vue de comprendre l'évolution des différents groupes et de faciliter leur conservation (Arlettaz, 1999).

Certes, cette étude a permis d'ajouter plus d'informations sur les chauves-souris de l'archipel des Comores. Cependant, il y a encore des lacunes qui méritent d'être élucidées, étant donné que les études antérieures ont révélé, par exemple, la présence de *M. aelleni* (espèce de *Miniopterus* de petite taille) à Anjouan alors qu'elle n'y a pas été capturée lors de ce travail. Néanmoins, Goodman *et al.* (2009a) ont déjà avancé qu'à Anjouan, *M. aelleni* n'est pas aussi commun que *M. griveaudi*.

III- 3- 3. Analyse discriminante

Certaines espèces ont été identifiées à 100 %. Sur le terrain, la présence de ces espèces pendant une étude bioacoustique sur des transects prédéfinis serait donc possible. Toutefois, dans les recherches ultérieures, il serait important de connaître davantage les variations géographiques (Papadatou *et al.*, 2008) en utilisant un échantillonnage adéquat dans les divers endroits où chaque espèce a été répertoriée.

***Miniopterus* de grande taille** -- *Miniopterus gleni* et *M. griffithsi* ont été identifiées à 100 %. Ces deux espèces cryptiques sont des espèces sœurs et allopatriques (Goodman *et al.*, 2010b). La première, *M. gleni* existe au nord de la rivière Onilahy alors que *M. griffithsi* se limite au sud de cette rivière. Aucune zone de sympatrie n'a encore été révélée. Davantage d'échantillonnage serait donc nécessaire afin d'avoir la certitude sur cette séparation, étant donné la plasticité de l'écholocation.

***Miniopterus* de taille moyenne** -- *Miniopterus majori* et *M. sororculus* vivent en sympatrie et sont parfois difficiles à identifier sur le terrain en fonction de leur morphométrie. Cependant, leur écholocation montre une différence notable et ne montre aucun chevauchement. Parmi toutes les espèces étudiées, *M. sororculus* a été identifié à 90 %. Cette espèce a été identifiée à 5 % comme étant *M. manavi* et à 5 % comme étant *M. egeri*. *Miniopterus sororculus* et *M.*

manavi sont des espèces sympatriques dans la grotte de Fandanana et ce chevauchement n'est pas vraiment fréquent car la fréquence d'énergie maximale moyenne de *M. manavi sensu stricto* est de 57,2 kHz alors que celle de *M. sororculus* est de 55,3 kHz. Ce chevauchement ne peut être généralisé étant donné que *M. sororculus* a été identifié à 90 %. *Miniopterus petersoni* qui a été identifié à 100 % est phylogénétiquement éloigné des deux premières espèces. Cette espèce est plus proche de *M. manavi sensu stricto* que de *M. sororculus*.

Pour *M. petersoni*, davantage de recherche devrait être entreprise afin de récolter plus de données sur cette espèce. L'espèce étant récemment décrite, son statut de conservation, sa biologie et son écologie n'ont pas encore été élucidés. De plus, une visite de la localité type a permis de constater la présence d'une grotte qui aurait hébergé une colonie d'espèces de chauves-souris cavernicoles (incluant probablement *M. petersoni*). Seule la présence des crottes justifierait l'existence antérieure de cette colonie de chauves-souris désertante.

***Miniopterus* de petite taille** -- Le cas de *Miniopterus* de petite taille est plus complexe. Ce groupe rassemble des espèces convergentes, morphologiquement similaires mais qui sont dans la plupart des cas phylogénétiquement éloignées (Goodman *et al.*, 2009b) et des espèces sœurs.

D'après l'analyse de l'écholocation des différentes espèces de *Miniopterus* de petite taille, *M. aelleni* est le plus facile à identifier car il émet des ultrasons dont la fréquence est largement inférieure à celles de ses congénères. De plus, même si cette espèce n'a pas été identifiée à 100 %, le chevauchement se mesure plutôt avec d'autres espèces qui lui sont généralement allopatriques. Dans certains cas, *M. aelleni* vit en sympatrie avec d'autres taxa du même genre. A Madagascar, dans la région de Namoroka, au moins trois espèces de *Miniopterus* de petite taille, à savoir *M. aelleni*, *M. brachytragos* et *M. griveaudi* vivent en sympatrie (Goodman *et al.*, 2009b). *Miniopterus griveaudi* et *M. aelleni* présentent des différences considérables d'après l'analyse de leur paramètre bioacoustique. Il est alors possible qu'en vue de marquer leur niche et éviter le chevauchement de leur niche écologique, ces deux espèces se sont résolues à utiliser deux fréquences différentes. Mais cette différence peut probablement aider dans la communication intraspécifique et interspécifique. *Miniopterus griveaudi* et *M. brachytragos* vivent également en sympatrie ; leur écholocation montre un chevauchement important. Ceci peut traduire une ressource suffisante pour les deux espèces qui ont fini par utiliser les mêmes vocalisations. Toutefois, davantage de recherches seraient importantes afin de vérifier cette hypothèse.

Certes, les chauves-souris devraient être identifiées en analysant la fréquence d'énergie maximale. Toutefois si deux espèces différentes montrent encore un chevauchement pour ce paramètre, il est possible d'analyser d'autres paramètres comme la fréquence maximale, la fréquence minimale, la durée des pulsations voire la répétition des cris, étant donné que tous ces paramètres peuvent intervenir dans la séparation de la niche écologique de chaque espèce (Jones & Holderied, 2007). *Miniopterus manavi sensu stricto* a été identifié à 100 %, cette espèce émet donc à une fréquence qui lui est vraiment spécifique.

III- 3- 4. Analyse de la phylogénie de *Miniopterus griveaudi* des trois îles voisines

Miniopterus griveaudi de Madagascar, d'Anjouan et de la Grande Comore dénotent une distance génétique réduite (Figure 12) qui laisse supposer que les populations des trois îles seraient autrefois connectées. Ceci aurait permis un échange d'individus. D'après les descriptions de Harrison (1959), *M. griveaudi* vient de l'archipel des Comores. Selon Simmons (2005), les deux espèces *M. griveaudi* et *M. manavi* tombent en synonymie. Cependant, les analyses phylogénétiques entreprises par Juste *et al.* (2007) ont confirmé que *M. manavi sensu lato* de Madagascar et *M. griveaudi* de Comores sont deux espèces différentes et les études morphologiques, génétiques et biogéographiques récemment entreprises ont confirmé la présence de *M. griveaudi* et de *M. manavi* à Madagascar (Goodman *et al.*, 2009a ; Weyeneth *et al.*, 2008, 2011).

Weyeneth *et al.* (2011) avancent que la population originelle de *M. griveaudi* vient de Madagascar et a suivi le sens du vent pour migrer dans l'archipel des Comores. Les individus de la Grande Comore ont ensuite migré à l'île d'Anjouan et ceci, contre le sens du vent. Cette explication est plausible étant donné que l'île de Grande Comore et celle d'Anjouan ne sont distantes que de 80 km. En outre, les études génétiques montrent également qu'il n'y a plus de flux d'individus ni de gènes entre Madagascar et l'archipel des Comores. Cependant, ce flux continuerait à alimenter la migration des individus de la Grande Comore vers Anjouan.

III- 4. CONCLUSION

Une étape importante a été entreprise pendant la description de l'écholocation des 11 espèces de *Miniopterus* de Madagascar et des îles voisines. La plupart des espèces ont été correctement identifiées (identifiées à 100 % par analyse discriminante) alors que d'autres espèces du genre *Miniopterus* montrent encore un certain niveau de chevauchement avec les autres espèces qui sont généralement allopatriques. Ainsi, le cas de *M. manavi sensu lato* mérite encore notre attention car au sein de ce groupe, certaines espèces sympatriques

montrent encore un certain chevauchement tant dans les paramètres morphométriques que bioacoustiques. De ce fait, les études écologiques déjà entreprises pour toutes les espèces de la famille des *Miniopteridae* méritent d'être remises à jour afin d'expliquer les raisons possibles de ce chevauchement et de faciliter la conservation des espèces de *Miniopterus* spp.

CHAPITRE IV. ETUDE BIOACOUSTIQUE DES CHAUVES-SOURIS DU PARC NATIONAL DE TSIMANAMPETSOTSA : IDENTIFICATION ET HABITAT PREFERENTIEL

Les chauves-souris sont dotées d'un outil exceptionnel de précision qui leur permet de maîtriser leur habitat naturel pendant la nuit. Cet outil exploite leur capacité à utiliser le système d'écholocation afin de s'orienter, de capturer leur proie et même de communiquer entre elles (Taylor, 2000 ; Altringham, 2001). En effet, l'écholocation est généralement spécifique. Elle permet de discerner une espèce d'une autre (O'Farell *et al.*, 1999 ; mais voir Barclay, 1999 pour les limitations). Toutefois, il est important de signaler la plasticité de l'écholocation (Kalko & Schnitzler, 1993 ; Taylor, 2000). Sa structure et sa durée peuvent varier selon l'habitat fréquenté ou l'activité de l'individu. C'est en ce sens qu'il est primordial d'établir un catalogue de cris en utilisant un matériel adéquat avec des spécimens de référence associés (exemples : Parsons & Jones, 2000 ; Rydell *et al.*, 2002 ; Ramasindrazana *et al.*, 2011) afin de faciliter la reconnaissance des espèces en vol libre. A cet effet, de nombreuses études ont été entreprises afin de récolter les vocalisations de la plupart des espèces de chauves-souris de Madagascar (Russ *et al.*, 2003 ; Kofoky *et al.*, 2009 ; Goodman *et al.*, 2011 ; Ramasindrazana *et al.*, 2011) et d'établir des catalogues de cris des chiroptères malgaches, notamment celles appartenant à la famille des Miniopteridae et des Hipposideridae qui font l'objet de cette étude. Les vocalisations ne servent pas uniquement à identifier une espèce donnée. En effet, elles peuvent être exploitées afin de déterminer les préférences de chaque espèce en matière d'habitats. A cet effet, de nombreuses techniques ont été utilisées afin de quantifier l'importance de l'activité des chauves-souris dans une localité (Randrianandrianina *et al.*, 2006 ; Kofoky *et al.*, 2007). Cependant, afin de mieux connaître les préférences de chaque espèce occupant un milieu donné, il faut en premier lieu pouvoir recenser les espèces présentes avant de déterminer leur habitat préférentiel respectif. Avec ces catalogues en main, il serait possible d'effectuer des études bio-écologiques. Est-ce que les catalogues actuellement disponibles permettent d'identifier les espèces en plein vol ? Est-il possible de déterminer les habitats fréquentés par chaque espèce selon la méthode bioacoustique ?

IV- 1. METHODOLOGIE

IV- 1- 1. Description du Parc National de Tsimanampetsotsa

Le Parc National de Tsimanampetsotsa a été choisi pour cette étude afin d'identifier les espèces de chauves-souris présentes d'après la méthode bioacoustique et de déterminer leur habitat préférentiel respectif.

Situé entre 24°03'S - 24°12'S et 43°46'E - 43°50'E, dans la partie Sud-ouest de Madagascar, à 85 km au sud de Toliara, Région Atsimo Andrefana (ex-Province de Toliara), le Parc National de Tsimanampetsotsa s'étend sur environ 204 000 ha (REBIOMA, données non publiées) avec une altitude allant de 40 à 120 m. Ce parc est constitué d'une association d'habitats et de biotes différents dominées par une vaste zone de fourrés épineux sur le plateau Mahafaly (Goodman *et al.*, 2002).

Avec un climat sub-aride, la région de Toliara reçoit une précipitation annuelle inférieure à 500 mm (Mamokatra, 1999). Cette précipitation est plus abondante entre le mois de décembre et le mois de février avec une moyenne de 7 à 9 jours de pluie par an (Goodman *et al.*, 2002). La température moyenne annuelle est de 24°C. Les vents, fréquents, proviennent du Sud ou du Sud-ouest de la Grande Ile (Donque, 1975). Les espèces végétales fréquemment rencontrées dans le parc sont surtout *Didierea madagascariensis*, *Alluaudia procera* (Didiereaceae), *Pachypodium geayi* (Apocynaceae), *Euphorbia stenoclada*, *Jatropha mahafaliensis* (Euphorbiaceae), *Commiphora monstrosa*, *C. simplicifolia* (Burseraceae), *Cedrelopsis grevei* (Meliaceae), *Adansonia za* (Malvaceae) et *Salvadora angustifolia* (Salvadoraceae) (Nicoll & Langrand, 1989). D'après Smith (2007), la végétation y est caractéristique des forêts-fourrés sèches épineuses du Sud-ouest et/ou forêt sèche épineuse dégradée du Sud-ouest.

IV- 1- 2. Période et sites d'étude

Deux descentes sur terrain ont été entreprises afin de recenser les espèces de chauves-souris sympatriques du Parc National de Tsimanampetsotsa et de comprendre l'utilisation de l'habitat en fonction de la saison par les espèces sympatriques. La première descente (21 novembre - 06 décembre 2009) a été définie comme étant la saison sèche étant donné que lors de cette période, l'effet de la pluie n'est pas encore visible et la deuxième peut être qualifiée de saison humide vu que l'effet des dernières précipitations de l'année se font encore sentir lors de cette période (09 - 23 avril 2010). La zone limitrophe de la grotte de Mitoho (campement de Mitoho) a été choisie pendant cette étude où trois transects de 900 m chacun ont été établis au niveau des trois habitats différents (fourré sec, lisière et savane).

Au niveau de ce campement, les divers habitats montrent une structure linéaire formée d'une succession de fourré sec, d'un prolongement de la forêt rive (lisière) et de savane herbeuse à *Casuarina* (Casuarinaceae). Pour chaque transect, 10 points d'écoute distants de 100 m ont été établis. Les enregistrements ultrasoniques ont commencé environ 30 minutes après le coucher du soleil pendant les deux premières heures étant donné que l'activité des chauves-souris est maximale pendant cette période (Randrianandrianina *et al.*, 2006 ; Kofoky *et al.*, 2007) et chaque point d'écoute dure cinq minutes. Afin de réduire les erreurs liées aux facteurs abiotiques (température, vents, pluies, état de la lune, ...), dix points provenant de deux habitats différents par nuits ont été échantillonnés dont cinq du premier habitat et cinq autres du second. Au total, dix sessions d'enregistrements ont été entreprises dont cinq pendant le début de la saison sèche (novembre - décembre) et cinq autres pendant le début de la saison des pluies (avril). Une session consiste à la réalisation d'une rotation d'enregistrement au sein des trois sites pendant trois nuits successives afin de finir le suivi des dix points par habitat. Cette méthode de combinaison lors des enregistrements pourrait fournir des données aléatoires indépendantes permettant de comprendre l'utilisation de l'espace par les espèces de chauves-souris sympatriques du Parc National de Tsimanampetsotsa.

Lors de leur inventaire dans la région, Goodman *et al.* (2002) ont noté la présence de cinq espèces de chauves-souris, à savoir : *Triaenops furculus*, *T. menamena* (ex-*rufus*), *Hipposideros commersoni*, *Miniopterus mahafaliensis* (auparavant considéré comme *M. manavi sensu lato*) et *Mormopterus jugularis*.

IV- 1- 3. Enregistrement des ultrasons

Afin de recenser les espèces de chauves-souris au sein de chaque habitat, un détecteur ultrasonique (Pettersson D240X, Pettersson Elektronik, AB, Uppsala, Suède) a été utilisé. Cet appareil électronique permet de capter les ultrasons en temps réel et de les reconvertir en sons audibles à l'homme (Pettersson, 2001). Les cris qui ont été captés en temps réel ont été ralentis 10 fois manuellement et enregistrés à l'aide d'un matériel enregistreur (Portable Minidisc Recorder, type MZ-N505, Sony, Japon). Sur le terrain, chaque enregistrement dure en moyenne 20 secondes. Ces cris ralentis conservent les différents paramètres nécessaires à l'identification des espèces pour les analyses ultérieures.

IV- 1- 4. Analyse des ultrasons

Pour identifier chaque espèce de par leur écholocation, trois pulsations caractéristiques d'une espèce par enregistrement ont été généralement analysées. Cinq paramètres standards incluant la fréquence d'énergie maximale (FmaxE), la fréquence maximale (Fmax), la fréquence minimale (Fmin), la durée (Dur), l'intervalle entre deux pulsations successives (IPI) ont été mesurés en utilisant le logiciel BatSound (v 3.31, Pettersson Elektronik, Uppsala, Suède), avec un seuil allant de 14 - 16, un Fast Fourier Transform 512 (Obrist, 1995), et au mode « Hanning window » qui permet d'éliminer les bruits indésirables (Schoeman & Jacobs, 2003).

IV- 1- 5. Echantillonnage des proies disponibles

Afin d'avoir une estimation sur la distribution et l'abondance relatives des proies disponibles au sein de chaque habitat en fonction de la saison, un échantillonnage de trois nuits successifs de la population d'insectes a été entrepris lors de chaque descente sur terrain au sein de chaque habitat. Pour ce faire, cinq pièges malaises ont été ouvertes de 17h 00 à 05h 00 du matin dont deux au sein du fourré sec (un au niveau du sol et un autre au niveau de la canopée), deux au niveau de la lisière (un au niveau du sol et un autre au niveau de la canopée) et un piège au sein de la savane (Annexe 5). Cette disposition a été adoptée afin d'avoir une idée de la distribution horizontale et verticale des proies disponibles. Les pièges malaises ont été installés au niveau des trois transects de suivi bioacoustique afin de s'assurer que les échantillons collectés figurent dans le domaine vital des espèces étudiées.

IV- 1- 6. Méthode d'analyse des données

IV- 1- 6- 1. Identification bioacoustique des chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa par analyse discriminante linéaire

L'analyse discriminante linéaire a été utilisée afin de connaître si tous les enregistrements peuvent être attribués à leur groupe présumé, de savoir quel paramètre est le plus important pour discerner les groupes et de définir à quel groupe appartient une classe non identifiée (Dytham, 2003). La classification des groupes d'après leur vocalisation a été basée sur les travaux de Kofoky *et al.* (2009), de Ramasindrazana *et al.* (2011) et des enregistrements récoltés sur des individus capturés lors des diverses descentes sur le terrain (A. F. Kofoky, B. Ramasindrazana & S. M. Goodman, données non publiées). Le barycentre définit la valeur moyenne des groupes selon les deux premières fonctions considérées. S'il y

a une violation des hypothèses, il est plus adéquat d'utiliser l'analyse discriminante linéaire que l'analyse discriminante quadratique (Papadatou *et al.*, 2008).

IV- 1- 6- 2. Analyse de la variance

Une analyse de la variance à deux facteurs ou « Two-way ANOVA » suivie du « post hoc Tukey test » a été entreprise afin de connaître l'habitat préférentiel de chaque espèce de chauves-souris correctement identifiée provenant du Parc National de Tsimanampetsotsa en fonction de la saison. Les données d'occurrence en pourcentage (en %) ont été préalablement transformées en données angulaires avant les analyses statistiques (Dytham, 2003).

IV- 2. RESULTATS ET INTERPRETATIONS

IV- 2- 1. Identification des chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa

Les enregistrements ultrasoniques ont permis de reconnaître la présence de quatre espèces de chauves-souris dans le Parc National de Tsimanampetsotsa dont trois espèces de la famille des Hipposideridae à savoir *Hipposideros commersoni*, *Triaenops furculus* et *T. menamena* et une espèce de Miniopteridae -- *Miniopterus mahafaliensis* (Tableau 9, Figure 14). En outre, des cris à basse fréquence de Molossidae ont été fréquemment enregistrés pendant les séries de points d'écoute. Deux autres groupes ont été classés parmi les non identifiés. Le premier rassemble les cris de structure FM-QCF et le second de structure CF-FM (ou FM-CF-FM). Afin d'éviter toutes ambiguïtés dans les interprétations, les deux groupes non identifiés ont été exclus dans les analyses ultérieures des habitats préférentiels des chauves-souris du parc.

Au total, 80,3 % des cris ont été correctement classifiés lors de l'analyse discriminante linéaire. Cette analyse a permis de savoir que la fonction 1 explique 83,6 % de la variance en mettant en exergue l'importance de la fréquence d'énergie maximale et de la fréquence minimale dans la distinction de ces espèces sympatriques. La fonction 2 montre le rôle de la durée dans leur discernement. Cette dernière explique 14,9 % de la variance. Les deux premières fonctions, expliquant 98,5 % de la variance, mettent donc en évidence l'utilité des trois paramètres sus-cités (FmaxE, Fmin et Dur) (Tableau 10) dans la classification et la reconnaissance des espèces de chauves-souris de par leur écholocation.

Ces différents taxa montrent une nette séparation non seulement au niveau de la structure mais également en terme de fréquence et de durée (Figure 15). En effet, *M. mahafaliensis* et *H. commersoni* ont été identifiés à plus de 92 %. *Triaenops furculus* et *T. menamena* ont été identifiés respectivement à 69,2 % et à 66,9 % (Tableau 11). Les cris non

identifiés de structure FM-QCF ne montrent aucun chevauchement par rapport aux autres espèces et peuvent ainsi provenir d'une même espèce. Par contre, les cris de structure CF-FM classés parmi les non identifiés montrent un certain niveau de chevauchement avec *H. commersoni* et *T. menamena*. La qualité des enregistrements et les variations intraspécifiques pourraient être à l'origine de cette incertitude (Tableau 11, Figure 15).

Pour le cas des *Triaenops* spp., l'analyse discriminante montre une nette séparation en deux groupes (mâles et femelles) selon la fonction 1. Une représentation individuelle des deux espèces de *Triaenops* sympatriques du Parc National de Tsimanampetsotsa illustre de façon explicite ce résultat (Figure 16).

IV- 2- 2. Variation de l'habitat préférentiel des chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa

Comme *Hipposideros commersoni* a été rarement enregistré au niveau du fourré sec et de la lisière uniquement lors de la première descente (saison sèche), il n'est pas possible de tirer des conclusions sur l'habitat préférentiel de cette espèce au sein de la forêt limitrophe de Mitoho. De ce fait, seuls *Miniopterus mahafaliensis*, le groupe des Molossidae, *Triaenops furculus* et *T. menamena* ont été analysés d'après les enregistrements en expansion temporelle.

Tableau 9. Paramètres standards d'identification des chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa. Données exprimées en Moyenne \pm écart-type, minimum - maximum. **FmaxE** : fréquence d'énergie maximale, **Fmax** : fréquence maximale, **Fmin** : fréquence minimale, **Dur** : durée et **IPI** : intervalle entre deux pulsations.

Espèces	FmaxE (kHz)	Fmax (kHz)	Fmin (kHz)	Dur (ms)	IPI (ms)
<i>Miniopterus mahafaliensis</i>	58,1 \pm 1,48 55,3 - 61,8	91,6 \pm 17,09 55,0 - 124,0	54,8 \pm 1,76 52,0 - 68,0	3,7 \pm 0,75 2,1 - 5,4	61,9 \pm 16,63 35,3 - 142,3
Molossidae	30,3 \pm 3,40 21,2 - 38,2	34,2 \pm 6,50 22,0 - 50,0	27,3 \pm 3,37 18,0 - 34,0	13,8 \pm 3,17 7,1 - 22,0	222,6 \pm 80,22 85,9 - 491,0
FM-QCF non identifiés	40,7 \pm 1,91 36,6 - 43,5	53,1 \pm 8,19 45,0 - 74,0	37,7 \pm 2,34 33,0 - 40,0	8,18 \pm 2,17 5,7 - 12,3	156,9 \pm 54,24 90,4 - 252,0
<i>Hipposideros commersoni</i>	75,1 \pm 1,43 72,7 - 77,3	75,9 \pm 1,34 74,0 - 78,0	66,1 \pm 3,15 61,0 - 71,0	14,8 \pm 2,07 11,6 - 18,7	57,7 \pm 17,6 34,7 - 103,6
<i>Triaenops furculus</i>	102,2 \pm 7,02 95,2 - 112,5	103,1 \pm 6,39 95,0 - 114,0	84,0 \pm 6,12 76,0 - 99,0	14,9 \pm 5,24 6,5 - 28,7	35,1 \pm 10,61 18,1 - 73,7
<i>Triaenops menamena</i>	86,7 \pm 5,15 78,0 - 94,3	87,7 \pm 5,51 79,0 - 95,0	74,7 \pm 6,30 61,0 - 91,0	8,9 \pm 1,60 5,5 - 16,2	42,6 \pm 18,79 14,3 - 166,4
CF-FM non identifiés	79,2 \pm 3,28 78,0 - 88,5	79,9 \pm 23,18 78,0 - 89,0	69,6 \pm 5,25 63,0 - 82,0	8,4 \pm 1,93 6,3 - 11,9	53,1 \pm 18,01 31,5 - 86,0

Tableau 10. Résultat de l'analyse discriminante linéaire effectuée sur les espèces de chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa. **FmaxE** : fréquence d'énergie maximale ; **Fmax** : fréquence maximale ; **Fmin** : fréquence minimale ; **Dur** : durée ; **IPI** : intervalle entre deux pulsations. **d.d.l.** : degré de liberté. Les valeurs en gras désignent la corrélation plus élevée entre les variables et les fonctions discriminantes.

Fonctions	FmaxE	Fmax	Fmin	Dur	IPI	Eigen value	Cumulative (%)	Wilks' Lambda	χ^2	d.d.l.	Probabilité
1	0,947	0,304	0,686	0,057	-0,287	26,936	83,6	0,004	3759,5	30	p < 0,001
2	-0,174	-0,597	-0,301	0,683	0,458	4,785	98,5	0,113	1488,5	20	p < 0,001
3	0,154	0,689	0,006	0,676	-0,004	0,407	99,7	0,652	291,35	12	p < 0,001
4	0,123	0,269	-0,203	-0,263	0,515	0,089	100,0	0,918	58,592	6	p < 0,001
5	0,187	0,057	0,631	0,066	0,665	0,000	100,0	1	0,327	2	p < 0,001

Tableau 11. Pourcentage des cris de chauves-souris correctement classifiés en utilisant l'analyse discriminante.

		<i>Miniopterus</i>	Molossidae	<i>Hipposideros</i>	<i>Triaenops</i>	<i>Triaenops</i>	NI	NI	Total
Espèces		<i>mahafaliensis</i>		<i>commersoni</i>	<i>furculus</i>	<i>menamena</i>	FM-QCF	CF-FM	
<i>M. mahafaliensis</i>	n	170	0	0	0	0	0	0	170
	%	100	0	0	0	0	0	0	100
Molossidae	n	0	88	0	0	0	10	0	98
	%	0	89,8	0	0	0	10,2	0	100
<i>H. commersoni</i>	n	0	0	15	0	0	0	1	16
	%	0	0	93,8	0	0	0	6,3	100
<i>T. furculus</i>	n	0	0	0	54	24	0	0	78
	%	0	0	0	69,2	30,8	0	0	100
<i>T. menamena</i>	n	0	0	7	1	202	0	92	302
	%	0	0	2,3	0,3	66,9	0	30,5	100
NI FM-QCF	n	0	0	0	0	0	15	0	15
	%	0	0	0	0	0	100	0	100
NI CF-FM	n	0	0	0	0	1	0	9	10
	%	0	0	0	0	10	0	90	100

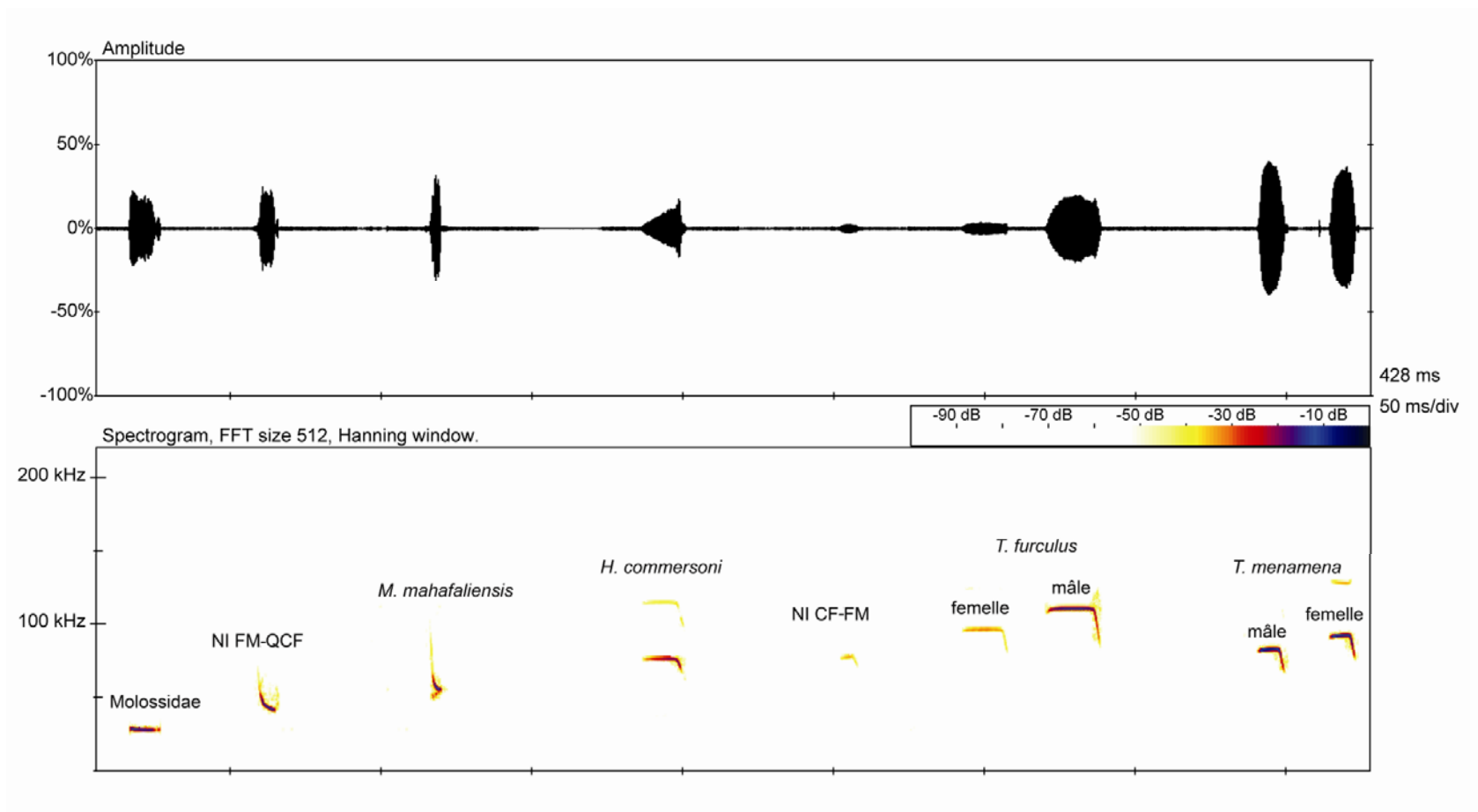


Figure 14. Vocalisations des sept taxa de chauves-souris recensées dans le Parc National de Tsimanampetsotsa. **NI FM-QCF** : cris non identifiés de structure FM-QCF, **NI CF-FM** : cris non identifiés de structure CF-FM.

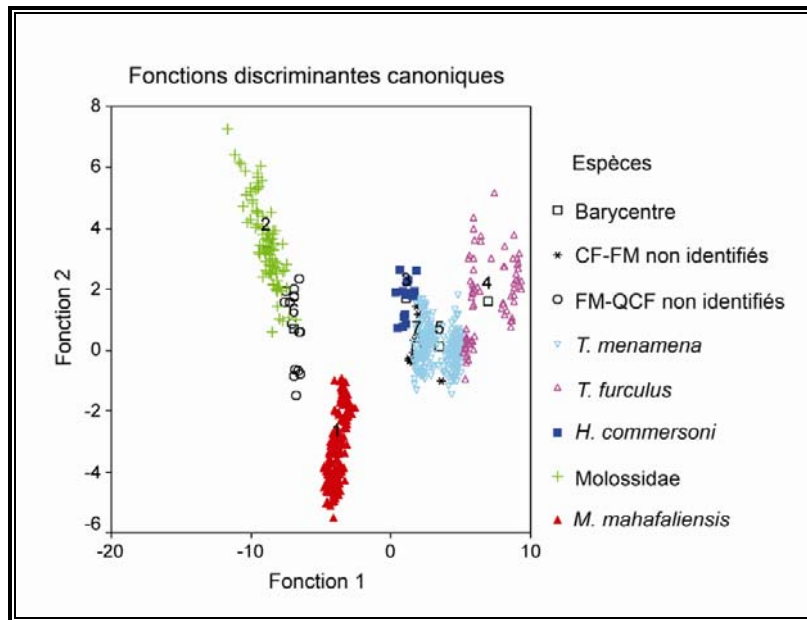


Figure 15. Projection globale dans le premier plan factoriel discriminant des cris de chauves-souris enregistrés au sein du Parc National de Tsimanampetsotsa et des barycentres des groupes de l'échantillon.

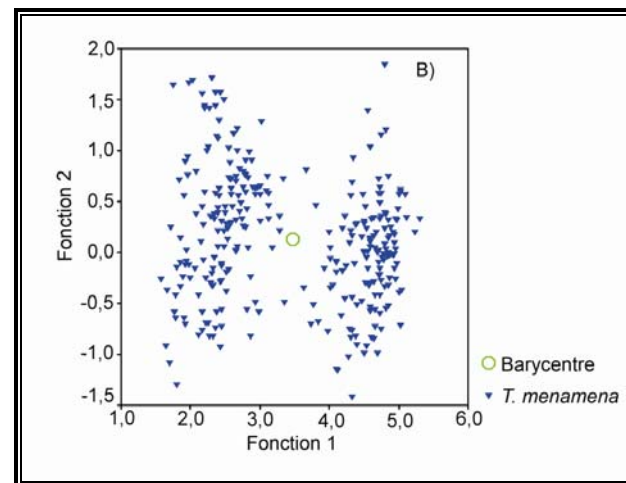
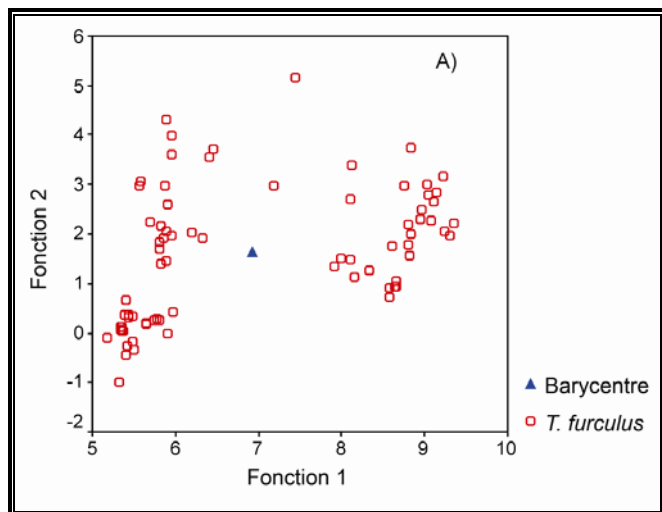


Figure 16. Projection individuelle dans le premier plan factoriel discriminant des cris et du barycentre de chaque espèce de *Triaenops* spp. A) *T. furculus* et B) *T. menamena*.

Miniopterus mahafaliensis utilise de façon inégale les trois habitats étudiés ($F = 6,638$, $p = 0,005$). Le « post hoc Tukey test » permet d'apprécier qu'il n'y a pas de différence significative de l'activité au niveau du fourré sec et de la lisière ($p = 0,846$). Par contre, l'activité de *M. mahafaliensis* varie significativement entre le fourré sec et la savane ($p = 0,006$) d'une part et entre la lisière de la forêt et la savane ($p = 0,024$) d'autre part. *Miniopterus mahafaliensis* est donc plus active au sein du fourré sec et de la lisière qu'au niveau de la savane (Tableau 12, Figure 17A). Cette activité ne varie pas en fonction de la saison ($F = 1,372$, $p = 0,253$) (Tableau 12, Figure 17A).

Les Molossidae, quant à eux, utilisent tous les milieux disponibles. Leur activité ne varie ni en fonction de l'habitat ($F = 1,157$, $p = 0,331$) ni en fonction de la saison ($F = 1,746$, $p = 0,199$). Cependant l'activité reste plus intense au niveau de la savane (Tableau 12, Figure 17B).

Triaenops furculus montre une certaine sélection dans l'utilisation des habitats disponibles. L'importance de l'activité au niveau des trois habitats étudiés varie de façon significative ($F = 11,110$, $p < 0,001$). Le « post hoc Tukey test » montre que cette différence est significative entre le fourré sec et la lisière d'une part ($p = 0,018$) et entre le fourré sec et la savane d'autre part ($p < 0,001$). Pourtant, elle ne l'est pas entre la lisière et la savane ($p = 0,228$). L'activité de cette espèce se concentre donc majoritairement au sein du fourré sec et de la lisière et rarement au niveau de la savane (Figure 17C). Il n'y a pas de variation notable de l'activité de cette espèce en fonction de la saison ($F = 11,559$, $p = 0,082$) (Tableau 12, Figure 17C).

Triaenops menamena montre également une sélection dans l'utilisation des habitats ($F = 27,360$, $p < 0,001$). Le « post hoc Tukey test » révèle que l'activité varie significativement entre le fourré sec et la lisière ($p = 0,027$), entre le fourré sec et la savane ($p < 0,001$) et enfin entre la lisière et la savane ($p < 0,001$). Même si *T. menamena* est plus active en milieu forestier (au sein du fourré sec), il est également possible de recenser cette espèce au niveau de la lisière forestière ou même au niveau de la savane. Aucune variation saisonnière n'a pu être constaté pour ce groupe ($F = 0,057$, $p = 0,852$) (Tableau 12, Figure 17D). L'activité de *T. menamena* diminue du fourré sec à la savane en passant par la lisière.

Tableau 12. Occurrence moyenne (en %) des espèces recensées dans le Parc National de Tsimanampetsotsa en fonction de la saison. Données exprimées en moyenne \pm erreur standard, minimum - maximum. **Saison 1** : saison sèche (novembre - décembre) ; **saison 2** : saison humide (avril).

	Fourré sec		Lisière		Savane	
	Saison 1	Saison 2	Saison 1	Saison 2	Saison 1	Saison 2
<i>Miniopterus</i>	38 \pm 14,63	18 \pm 5,83	22 \pm 3,74	16 \pm 4, 00	4 \pm 2,45	6 \pm 6,0
<i>mahafaliensis</i>	0 - 90	0 – 30	10 - 30	10 – 30	0 - 10	0 - 30
<i>Triaenops</i>	22 \pm 5,83	26 \pm 7,48	8 \pm 3,74	8 \pm 4,9	0 \pm 0,0	4 \pm 4,0
<i>furculus</i>	10 - 40	0 - 40	0 - 20	0 – 20	0 - 0	0 - 20
<i>Triaenops</i>	58 \pm 2,00	60 \pm 5,48	38 \pm 5,83	38 \pm 7,35	14 \pm 5,10	12 \pm 5,83
<i>menamena</i>	50 - 60	40 – 70	30 - 60	20 – 60	0 - 30	0 - 30
Molossidae	6 \pm 6,00	18 \pm 5,83	12 \pm 5,83	18 \pm 7,35	26 \pm 12,49	28 \pm 12,0
	0 - 30	0 – 30	0 - 30	0 – 40	0 - 60	0 - 70

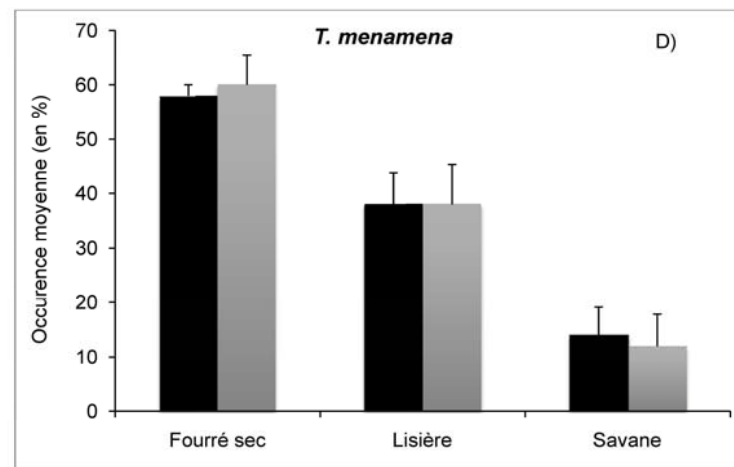
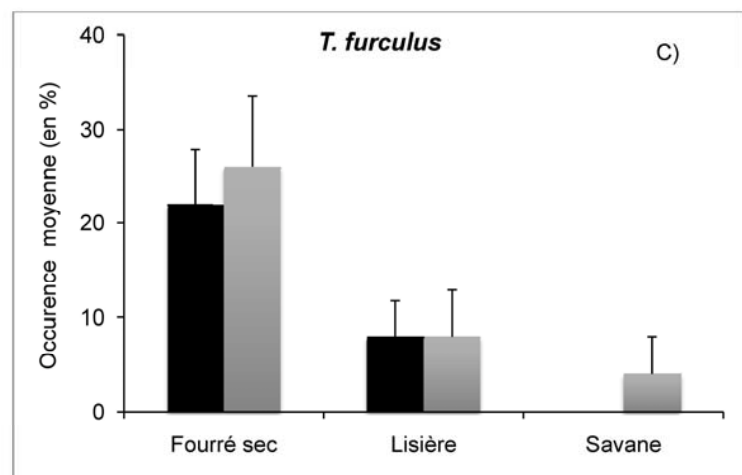
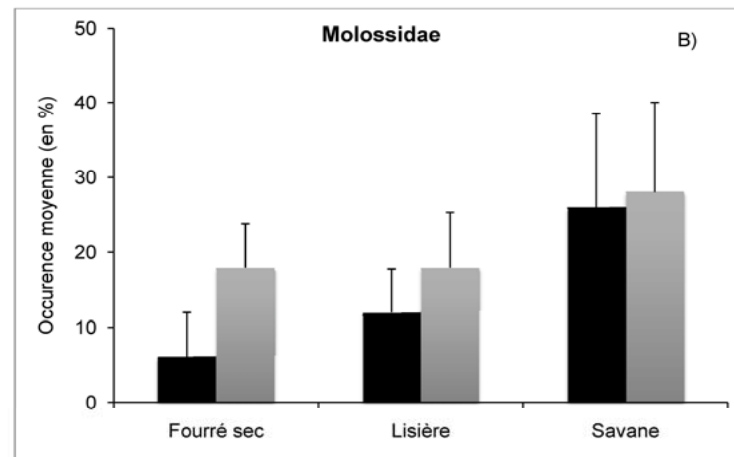
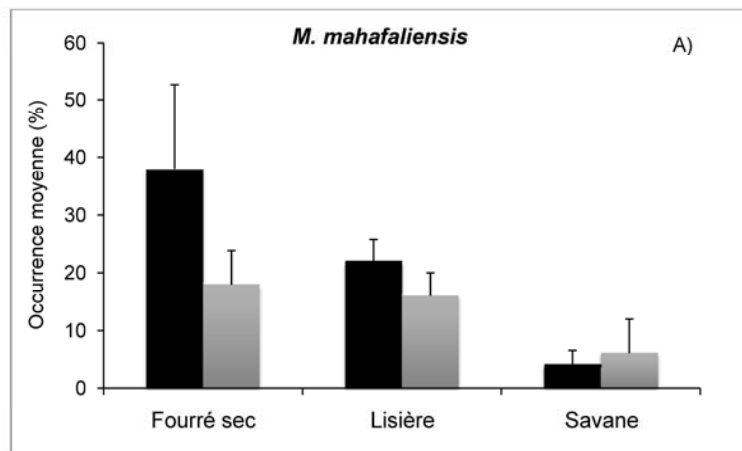


Figure 17. Occurrence moyenne + erreur standard de chaque taxon de chauves-souris analysé dans chaque habitat pendant la saison sèche (novembre – décembre, noir) et la saison humide (avril, gris).

IV- 2- 3. Variation des proies disponibles en fonction des habitats et de la saison

Comme l'effectif des insectes récoltés par les pièges malaises installés au niveau de la canopée est très faible, il n'a pas été possible d'obtenir des échantillons représentatifs concernant la stratification verticale de l'entomofaune et les deux échantillons provenant des deux emplacements ont été combinés. L'échantillonnage des insectes entrepris lors de cette étude révèle l'importance des Coleoptera, des Diptera et des Lepidoptera qui constituent respectivement 32,1%, 33,0% et 26,5% de l'échantillon total. Les autres ordres incluant les Hymenoptera, les Blattaria, les Psocoptera, les Homoptera, les Hemiptera, les Neuroptera et les Araneae constituent uniquement 8,3% des insectes capturés (Tableau 13). Si les Coleoptera et les Diptera dominent les échantillons d'arthropodes obtenus lors de la saison sèche (novembre - début décembre), les Lepidoptera constituent une grande partie des échantillons récoltés pendant la saison humide (avril) (Tableau 13, Figure 18).

Tableau 13. Effectif total des arthropodes capturés en fonction de la saison et des habitats au sein du Parc National de Tsimanampetsotsa.

Saisons	Saison 1			Saison 2		
Habitats	Fourré sec	Lisière	Savane	Fourré sec	Lisière	Savane
Coleoptera	45	9	109	6	5	4
Diptera	16	40	99	8	6	14
Lepidoptera	3	13	9	26	47	49
Autres	3	9	13	4	6	11
Total	67	71	230	44	64	78

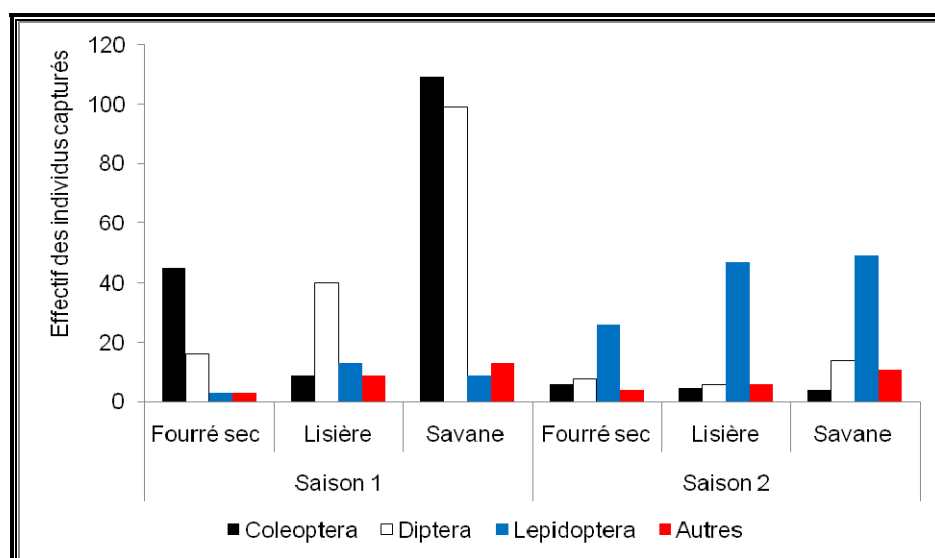


Figure 18. Effectif de chaque ordre d'arthropode capturé en fonction de l'habitat et de la saison. **Saison 1** : saison sèche et **Saison 2** : saison humide. Autres : Blattaria, Hymenoptera, Psocoptera, Homoptera, Hemiptera, Neuroptera et Araneae.

IV- 3. DISCUSSION

IV- 3- 1. Identification des espèces de chauves-souris du Parc National de

Tsimanampetsotsa basée sur la méthode bioacoustique

Parmi les sept taxa classés par la méthode bioacoustique, quatre espèces à savoir : *Hipposideros commersoni*, *Triaenops furculus*, *T. menamena* (famille des Hipposideridae) et *Miniopterus mahafaliensis* (famille des Miniopteridae) ont pu être identifiées d'après leur écholocation. Les trois espèces d'Hipposideridae, de par leurs cris à fréquence constante (CF) précédée ou suivie d'une portion à fréquence modulée (FM), émettent des cris à plein temps. Ces espèces ont des écholocations qui leur sont spécifiques et peuvent être identifiées en utilisant la méthode d'expansion temporelle ou hétérodyne (Kofoky *et al.*, 2009). Les chauves-souris de la famille des Hipposideridae peuvent émettre des séries de pulsations ultrasoniques et d'en recevoir les échos et peuvent en même temps jouer sur la fréquence (Taylor, 2000). Toutefois, même spécifique, le cri des espèces ne peuvent pas être identifiées à 100% (Barclay, 1999 ; Barclay & Brigham, 2004) à cause de plusieurs facteurs pour ne citer que la variation intraspécifique ou géographique (Barclay, 1999).

Triaenops menamena et *T. furculus* de Madagascar montrent un dimorphisme sexuel d'après les paramètres morphométriques (Ranivo & Goodman, 2006). Les enregistrements en expansion temporelle récoltés dans le Parc National de Tsimanampetsotsa montrent deux groupes distincts pour *T. menamena* et pour *T. furculus*. Ceci signifie qu'il y a un dimorphisme sexuel des paramètres bioacoustiques au moins pour ces deux espèces. Cette différence pourrait par exemple aider dans la communication intraspécifique ou interspécifique ou même dans la capture de proie (Jacobs *et al.*, 2007). Jones *et al.* (1993) et Taylor *et al.* (2005) ont noté la présence de ce dimorphisme sexuel des vocalisations pour certaines espèces d'Hipposideridae (*H. caffer* et *T. persicus*). Il est donc intéressant de rassembler des bases de données suffisantes avec un échantillonnage adéquat pour résoudre les problèmes liés au sexe, à la variation intraspécifique ou géographique de la vocalisation des espèces de chauves-souris (Barclay, 1999), y compris celle de la famille des Hipposideridae de Madagascar.

Goodman *et al.* (2002) ont noté la présence d'une colonie de *Mormopterus jugularis* dans la toiture d'une maison à Efoetse (village proche de notre site d'étude). En outre, le long du plateau Mahafaly et au sein du Parc National de Tsimanampetsotsa, cette espèce gîte au niveau des fissures de rochers (S. M. Goodman & B. Ramasindrazana, données non publiées). Il est donc possible que de telle structure existe près de la zone d'étude et les cris de Molossidae enregistrés pourraient appartenir à *M. jugularis*. La structure et l'intensité de

l'écholocation des Molossidae sont très distinctives. Ce qui facilite leur identification lors des enregistrements ultrasoniques. Toutefois, la famille des Molossidae à Madagascar comporte huit espèces et faute de catalogue adéquat, il serait impossible de distinguer les espèces de par leur cri surtout s'il y a plus d'une espèce dans la zone d'étude. Ce groupe a été inclus dans cette étude afin de montrer les différences majeures entre les espèces de la famille des Hipposideridae et celle des Miniopteridae.

Deux groupes ont été classés parmi les non identifiés. Le premier rassemble des cris provenant de chauves-souris émettant à temps partiel et de structure FM-QCF alors que le second regroupe les cris de chauves-souris émettant des cris à plein temps et de structure CF-FM.

Pour le cas des FM-QCF non identifiés, il s'est avéré qu'aucune des espèces auparavant recensées dans le site ne peut émettre des ultrasons à une fréquence allant de 36,6 à 43,5 kHz (Tableau 9) avec une structure FM-QCF. Ces cris pourraient probablement provenir de *Miniopterus griffithsi*. En effet, Goodman *et al.* (2010b) délimite la zone d'occurrence de cette espèce comme étant au sud de la rivière Onilahy, y compris la région de Tsimanampetsotsa. Les analyses bioacoustiques des cris de *M. griffithsi* révèle que cette espèce émet des pulsations ultrasoniques allant de 43,5 à 45,3 kHz (Ramasindrazana *et al.*, 2011). Toutefois, ce résultat vient de deux individus récoltés à Itampolo (Grotte d'Androimpano et Grotte de Vintany), approximativement 70 km au sud du Parc National de Tsimanampetsotsa. Il est alors possible que la limite inférieure de la fréquence d'énergie maximale (FmaxE) de *M. griffithsi* peut aller au-dessous de 43,5 kHz mais faute de spécimens de référence provenant du Parc National de Tsimanampetsotsa et d'un échantillonnage adéquat, il a été impossible de vérifier cette hypothèse. Davantage de recherche serait encore nécessaire afin de rassembler des données exhaustives sur certaines espèces de Madagascar avant de continuer les études bio-écologiques.

Le deuxième groupe qui rassemble des cris de structure CF-FM peut appartenir à *T. menamena* ou à *H. commersoni* mais étant donné la qualité des cris, il a été plus difficile de le reconnaître. Pendant les enregistrements au niveau des transects, la qualité des enregistrements change si l'individu enregistré est trop loin du microphone par exemple. D'autre part, chez les chauves-souris, la variation intraspécifique des cris peut être considérable et sans un échantillonnage approprié, il serait difficile de mesurer cette variation. Tout ceci confirme l'importance des catalogues de vocalisation correctement documenté provenant de la combinaison de plusieurs techniques pouvant simuler tous les habitats généralement fréquentés par chaque espèce.

L'analyse discriminante a été largement utilisée afin de montrer si la classification préalablement proposée est valide. L'analyse discriminante linéaire est plus flexible que la méthode quadratique (Papadatou *et al.*, 2008). De par sa capacité à discerner les différents groupes, elle permet aux biologistes de connaître les paramètres à considérer afin de distinguer les espèces de chauves-souris à l'aide des enregistrements ultrasoniques (Kofoky *et al.*, 2009 ; Ramasindrazana *et al.*, 2011). L'analyse discriminante révèle le rôle primordial de la fréquence d'énergie maximale et de la fréquence minimale dans la reconnaissance des espèces de chauves-souris d'après leur écholocation. Elle met également en relief la part de la durée dans ce discernement. En effet, la durée des pulsations pour les *Miniopteridae* varie de 2,1 à 5,4 ms, celle des *Molossidae* varie entre 7,1 et 22,0 ms, celle des *Hipposideridae* peut aller jusqu'à 28,7 ms (Tableau 9). Même si l'analyse discriminante ne met pas en exergue l'utilité de l'inter-pulse intervalle dans la reconnaissance de l'espèce, ce paramètre a un rôle biologique. En effet, l'inter-pulse intervalle va toujours de pair avec la durée des cris notamment pour les espèces de chauves-souris émettant des écholocations à temps partiel. Ces dernières, ne pouvant pas tolérer le chevauchement entre l'écho de leur cri et les autres pulsations consécutives, sont obligées de réduire la durée de leur cris au fur et à mesure qu'elle s'approche d'un obstacle ou d'une proie (Schnitzler & Kalko, 2001 ; Jones & Holderied, 2007). Les *Hipposideridae* émettant des ultrasons de haute fréquence à plein temps (« high duty cycle echolocators ») sont capables d'émettre des ultrasons successifs et d'en écouter en même temps les échos de leur cri.

IV- 3- 2. Efficacité des enregistrements en expansion temporelle dans l'analyse de l'habitat préférentiel des chauves-souris

Dans la littérature, l'importance de l'activité dans chaque habitat est évaluée d'après les enregistrements en mode hétérodyne ou en division de fréquence qui permet vaguement de discerner les groupes. En effet, les enregistrements ont été classés par intervalle de fréquence (< 33 kHz : *Molossidae* et *Taphozous mauritanus*, 33 - 60 kHz : *Vespertilionidae* et *Miniopteridae* et > 60 kHz : *Hipposideridae* et *Myotis goudoti*) (Kofoky *et al.*, 2007). L'activité des chauves-souris est donc estimée en analysant des enregistrements qui vont permettre de distinguer des phases de passage (« bat pass ») ou des phases de capture (« bat feeding ») (Randrianandrianina *et al.*, 2006 ; Kofoky *et al.*, 2007) sans pour autant montrer l'importance de chaque habitat pour chaque espèce et les espèces ne peuvent pas être identifiées séparément. C'est en ce sens qu'il fallait avoir recours à la méthode d'expansion temporelle pour déterminer l'habitat préférentiel des espèces présentes. En effet, cette

méthode permet de reconnaître avec une certaine précision l'identité des espèces recensées. D'autres matériels comme l'Avisoft UltraSound Gate 116 Bat detector (Avisoft Bioacoustics, Berlin, Allemagne) permettent d'enregistrer des cris en temps réel mais les cris restent analysables sur BatSound.

IV- 3- 3. Habitat préférentiel des espèces de chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa

Les données rassemblées pour *Hipposideros commersoni* sont insuffisantes lors de la présente étude. Cette espèce a été rarement détectée. Pendant six nuits d'échantillonnage au sein de la grotte d'Andranoilovy, seulement cinq individus ont été capturés à l'aide d'un piège harpe. Toutefois, il est important de signaler que bon nombre d'études et de suivis ont déjà été entrepris dans tout Madagascar concernant cette espèce. En effet, elle peut coloniser une large gamme d'habitats naturels aussi bien intacts que dégradés (Goodman, 2011). Dans toute l'île, *H. commersoni* est exploité surtout en période de soudure à cause de sa taille (Goodman, 2006, 2011). Davantage de sensibilisations seraient alors nécessaires afin de trouver une solution durable permettant de conserver cette espèce qui est déjà classée « quasi-menacée » dans la liste rouge de l'UICN (IUCN, 2011).

Miniopterus mahafaliensis est plus active au niveau du fourré sec et de la lisière qu'au niveau de la savane. De par son écholocation de structure FM-QCF, cette espèce montre une capacité à utiliser les écotones d'habitats ou les zones boisées. Elle peut se faufiler entre les arbres ou près de la végétation. Si la composante FM est importante pour la localisation, la composante QCF est plus utile dans la détection des proies ou d'obstacles (Schnitzler & Kalko, 2001). La structure FM-QCF des cris de *M. mahafaliensis* lui permet donc de maîtriser son habitat naturel.

Les Molossidae sont plutôt généralistes car ils semblent utiliser tous les habitats disponibles afin d'assurer leur survie. N'étant pas capable de survoler à l'intérieur des endroits fermés (entre la végétation, dans les pistes sinueuses, ...), ils préfèrent survoler au dessus de la canopée. Au niveau du campement de Mitoho, la hauteur de la canopée est généralement inférieure à 5 m. Ceci permet de recenser les Molossidae même au niveau du fourré sec ou de la lisière.

Triadenops furculus et *T. menamena* sont plus actifs au niveau du fourré sec et de la lisière qu'au niveau de la savane. Les deux premiers habitats leur fournissent des perchoirs pour localiser les proies et des abris contre les prédateurs. Si *T. furculus* reste généralement au sein des zones boisées (fourré sec, lisière), *T. menamena* quant à lui circule au sein de la

savane. Cette espèce est donc plutôt généraliste. Les études antérieures entreprises au sein du Parc National du Tsingy de Bemaraha illustre également le comportement de ces deux espèces. En effet, les séries de capture et de détection ultrasonique ont révélé que si *T. furculus* est particulièrement affiliées aux zones boisées ou forestières, *T. menamena* quant à lui peut fréquenter divers milieu comme les zones forestières, les zones d'agriculture et même la savane (A. F. Kofoky, données non publiées).

Ces diverses analyses mettent en exergue l'utilité de chaque habitat dans l'activité de chaque groupe de chauves-souris. En effet, même si les espèces de chauves-souris du parc ne sont pas strictement forestières, elles préfèrent les milieux boisés qui peuvent leur fournir abris et proies. La savane, même avec un taux élevé de proies disponibles, n'attire pas vraiment les espèces utilisant les hautes fréquences. Excepté les Molossidae qui semblent particulièrement liés à la savane, l'activité des autres espèces enregistrées dans le Parc National de Tsimanampetsotsa est plus intense au niveau du fourré sec et diminue progressivement au sein de la lisière forestière. Cette activité devient faible au niveau de la savane. Trois explications peuvent être à l'origine de ce choix :

- Premièrement, les chauves-souris pendant leur vol peuvent être attaquées par des prédateurs nocturnes car la zone ouverte ne leur offre ni assurance ni abri ;
- La seconde explication est basée sur les proies disponibles. C'est-à dire que les espèces de chauves-souris sont plus actives là où il y a une forte concentration de proies ;
- La dernière explication est plutôt liée à leur système d'écholocation respectif.

Dans la littérature, un certain nombre d'espèces animales a été révélé comme étant des prédateurs de chauves-souris. Andriatsimietry *et al.* (2009) ont révélé la présence de restes de *Hipposideros commersoni* dans les crottes de *Galidictis grandidieri*. Un Carnivora, excellent chasseur, cette espèce se nourrit d'invertébrés (Arachnides, Myriapodes et Hexapodes) et de vertébrés (mammifères, oiseaux et reptiles). En outre, l'analyse du régime alimentaire de *Tyto alba*, un rapace nocturne, a confirmé la présence de restes de Molossidae, plus particulièrement de *Mormopterus jugularis*, *Chaerephon leucogaster*, *Mops leucostigma*, *Otomops madagascariensis* et aussi de *Taphozous mauritanus* dans les pelotes fécales de cette espèce (Goodman *et al.*, 1993 ; Rasoma & Goodman, 2007). *Tyto alba* se nourrit également d'autres types de vertébrés comme les oiseaux, les amphibiens, les micromammifères terrestres et même des petits primates (*Microcebus rufus*) (Goodman *et al.*, 1993 ; Rasoma & Goodman, 2007). Ceci confirme la présence de prédateurs potentiels des chauves-souris dans la nature. Si *Galidictis grandidieri* pourrait s'attaquer à *H. commersoni*

qui se perche pendant leur période de chasse, il serait possible d'imaginer que *T. alba* capture les chauves souris pendant leur sortie d'un gîte qui peut être une construction humaine ou une grotte. Cependant, les chauves souris ne figurent pas parmi les proies les plus consommées des deux espèces. De ce fait, la prédation ne peut pas être considérée comme le principal facteur du choix de l'habitat préférentiel des espèces de chauves-souris. De plus, des comportements de prédateurs ont été révélés chez certaines espèces de chauves-souris. Par exemple, *Nyctalus lasiopterus*, une espèce européenne, est généralement insectivore pendant l'été et se nourrit des oiseaux en migration (des passereaux) pendant l'automne (Ibanez *et al.*, 2001 ; Popa-Lisseanu *et al.*, 2007). Cette capacité de prédation a été mise en évidence grâce à l'utilisation d'isotopes stables de Carbone et d'Azote dans le sang de ces chauves-souris (Popa-Lisseanu *et al.*, 2007).

En tenant compte de la deuxième hypothèse, l'échantillonnage des proies disponibles a montré l'importance de l'effectif total des insectes récoltés au sein de la savane par rapport aux deux autres habitats (fourré sec et lisière). La première saison (saison sèche) montre une prépondérance des Coleoptera et des Diptera alors que la deuxième saison (saison humide) marque une importance des Lepidoptera surtout au niveau de la savane. Cet échantillonnage des proies disponibles ne justifie pas la raison du choix de l'habitat par les espèces sympatriques du Parc National de Tsimanampetsotsa. Même si la disponibilité des proies est très importante pour les chauves-souris, cette dernière n'explique pas exclusivement le choix de l'habitat par les espèces de chauves-souris sympatriques du Parc National de Tsimanampetsotsa.

La dernière hypothèse est liée au système d'écholocation de chaque espèce. L'écholocation est constituée de plusieurs pulsations successives et non des pulsations indépendantes (Russ, 1999). Ces ultrasons permettent aux chauves-souris d'acquérir des informations fiables de l'environnement afin de se déplacer, de se nourrir et même de se protéger contre les prédateurs. Concernant l'alimentation, les chauves-souris devraient pouvoir discerner les proies des objets inertes (feuilles, brindille, ...) (Schnitzler & Kalko, 2001). C'est en ce sens que les chauves-souris ont développé des pulsations ultrasoniques dont la structure et la durée d'émission peuvent varier selon les espèces et selon les circonstances. Si la composante à fréquence constante (CF) est efficace pour détecter la présence d'objets aux environs de l'individu, la composante à fréquence modulée permet d'avoir une précision dans la localisation (Schnitzler & Kalko, 2001). Dans leur milieu

naturel, les chauves-souris doivent détecter, localiser et classifier leur objectif pendant un temps très limité qui peut être de quelques millisecondes. Il faut alors que cette écholocation soit adaptée. Mais la portée de l'écholocation est également limitée. En effet, elle diminue si la fréquence d'émission, l'humidité de l'air et la température ambiante augmentent.

Dans le cas des chauves-souris sympatriques du Parc National de Tsimanampetsotsa, *Miniopterus mahafaliensis* utilise des vocalisations à structure FM-QCF (équivalent de « low-duty cycle - frequency modulated bats », Monadjem *et al.*, 2010). Ce type d'ultrason leur permet de détecter avec précision les proies et de récolter des informations fiables de leur environnement. Le cri des Molossidae est généralement dominé par une partie à fréquence quasi-constante (équivalent de « low-duty cycle quasi-constant frequency bats », Monadjem *et al.*, 2010) dont la fréquence est plus basse (entre 20 et 33 kHz). Avec ces caractéristiques, le cri des Molossidae peuvent traverser de longues distances et sont généralement audibles à l'oreille humaine. Les Molossidae ont été enregistrés au niveau des trois habitats recensés étant donné leur capacité à voler au-dessus de la canopée et l'intensité de leur ultrason. En outre, dans cette forêt, la canopée est généralement ouverte et il est alors possible d'entendre le cri des individus qui produisent des cris de basse fréquence comme les Molossidae.

Les Hipposideridae émettent généralement des vocalisations de structure CF-FM ou FM-CF-FM (équivalent de « high duty cycle - constant frequency bats », Monadjem *et al.*, 2010). La durée de la partie à fréquence constante est généralement plus longue (6,5 à 28,7 ms, Tableau 9). Toutefois, cette écholocation à fréquence constante est plus importante dans la détection des échos mais ne l'est pas pour la localisation exacte des objets environnants comme les insectes qui volent. De ce fait, les Hipposideridae utilisent un autre système appelé « effet doppler » qui leur permet de recevoir les mouvements des ailes d'insectes pendant leur vol (Schnitzler & Kalko, 2001).

En somme, l'habitat préférentiel des chauves-souris dépend majoritairement des caractéristiques de leur ultrason plutôt que des influences externes comme la prédation ou la disponibilité des proies même si ces deux derniers facteurs sont toujours importants. En effet, Kusch *et al.* (2004) ont démontré que l'habitat préférentiel des chauves-souris dépend de leur écholocation et des proies disponibles dans un milieu donné.

Pour toutes les espèces analysées, les analyses statistiques entreprises montrent que la saison a peu d'influence sur l'activité et l'habitat préférentiel des chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa. Le domaine du Sud-ouest est caractérisé par l'importance de la sécheresse, l'extrême Sud-ouest (plaine côtière Mahafaly) étant la zone la plus sèche (Donque, 1975). La saison sèche est alors très étendue et au cours des deux descentes, le

paysage qui a peu changé témoigne la rareté de la pluie. Les chauves-souris sont donc obligées de mener une vie discrète.

IV- 4. CONCLUSION

La méthode d'expansion temporelle constitue un outil adéquat pour l'identification et le suivi à long terme des communautés de chauves-souris. Cette technique a été appliquée lors de cette étude des espèces de chauves-souris sympatriques du Parc National de Tsimanampetsotsa notamment celles appartenant à la famille des *Miniopteridae* et des *Hipposideridae* et à la rigueur celles de la famille des *Molossidae*. Ainsi, les quatre espèces, à savoir, *Miniopterus mahafaliensis*, *Triaenops menamena*, *T. furculus*, *Hipposideros commersoni* ont pu être identifiées. Des cris de *Molossidae* qui pourraient probablement appartenir à *Mormopterus jugularis* ont été également récoltés. En outre, l'analyse de l'habitat préférentiel des chauves-souris sympatriques a montré que les espèces choisissent généralement le milieu fermé constitué par le fourré sec et la lisière. Cette préférence est plus liée à leur capacité d'émettre des ultrasons adaptés qu'à la forte prédation ou à la disponibilité des proies.

CHAPITRE V. VARIATION INTERSPECIFIQUE, SAISONNIERE ET INTRASPECIFIQUE DU REGIME ALIMENTAIRE DES CHAUVES-SOURIS DU PARC NATIONAL DE TSIMANAMPETSOTSA

Beaucoup d'espèces de chauves-souris se nourrissent d'insectes et de petits arthropodes pour survivre (Jones & Rydell, 2003). Mais il n'est pas rare de voir des espèces qui mangent de petits poissons, des oiseaux, des amphibiens ou même du sang de mammifères. En effet, trois espèces de chauves-souris du Nouveau Monde (*Desmodus rotundus*, *Diaemus youngi* et *Diphylla ecaudata*) se nourrissent principalement de sang (Greenhall & Schmidt, 1988 ; Hutson *et al.*, 2001). En général, pour les espèces insectivores, cette habitude alimentaire a permis de réguler les populations d'insectes et de créer un équilibre dans les divers réseaux trophiques afin d'éviter toute surpopulation de l'entomofaune (Kalka *et al.*, 2008 ; William-Guillén *et al.*, 2008).

De nombreuses études ont été menées afin de connaître le régime alimentaire des chauves-souris aussi bien de l'Ancien Monde que du Nouveau Monde (exemples : Whitaker *et al.*, 1981, 1994 ; Kunz & Whitaker, 1983 ; Andrianaivoarivelo *et al.*, 2006). Ces divers travaux ont non seulement amélioré la connaissance de certains aspects écologiques de ces espèces mais aussi ont permis aux chercheurs de développer une analyse standardisée, comparable et efficace afin de connaître le régime alimentaire des chauves-souris insectivores (Whitaker *et al.*, 1996 ; Lee & McCracken, 2005). A Madagascar, ce domaine n'a pas encore été bien exploré et le régime alimentaire de la plupart des 41 espèces de chauves-souris insectivores décrites dans la Grande Ile reste encore à éclaircir. Néanmoins, des études ont été déjà entreprises et de récentes publications ont fourni des données intéressantes sur le régime alimentaire de certaines espèces de chauves-souris malgaches (exemples : Razakarivony *et al.*, 2005 ; Andrianaivoarivelo *et al.*, 2006 ; Rajemison & Goodman, 2007 ; Rakotoarivelo *et al.*, 2007 ; Ramasindrazana *et al.*, 2009 ; Ralisata *et al.*, 2010). Cependant, davantage de recherches devraient être entreprises afin de savoir si le régime alimentaire des espèces de chauves-souris diffère d'une espèce à une autre. Aussi, il est important de savoir s'il y a une variation interspécifique, saisonnière et intraspécifique du régime alimentaire des chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa en fonction de la disponibilité des proies.

V- 1. METHODOLOGIE

V- 1- 1. Période et site d'étude

Le Parc National de Tsimanampetsotsa est caractérisé par un climat semi-aride avec une précipitation annuelle allant de 300 à 500 mm (Donque, 1975 ; Chaperon *et al.*, 1993 ; Mamokatra, 1999). Cependant, les variations annuelles sont considérables (Ratovomanana *et al.*, 2011). La saison sèche s'étend de huit à neuf mois, entre le mois de mars et octobre/novembre. La température moyenne annuelle est de 24°C. Dans cette étude, la saison se définit comme le moment où l'effet de la pluie se fait sentir. Pendant la première descente au mois de novembre 2009, il n'y avait pas encore de pluie et cette descente est donc qualifiée de saison sèche. Par contre, pendant la deuxième descente au mois d'avril 2010, même s'il n'y avait pas de pluie, elle a été qualifiée de saison humide étant donné que l'effet de la pluie est encore visible lors de cette période.

V- 1- 2. Capture et identification des chauves-souris

Les chauves-souris ont été capturées à l'aide d'un filet papillon ou à l'aide d'un piège harpe installé à l'intérieur de la grotte d'Andranoilovy, près de la Grotte de Mitoho (24°02,737'S - 43°45,248'E) après leur phase de recherche de nourriture (après 21 h et vers 3 h du matin) afin de s'assurer que les individus collectés sont rassasiés. Les données morphologiques comme la couleur du pelage ou la forme du tragus ont été notées et les variables morphométriques incluant la longueur de l'avant-bras (AB), la longueur de l'oreille (OR) et la longueur du tragus (T) (chez *Miniopterus mahafaliensis*) ont été mesurées à l'aide d'une règle en plastique avec une précision de 0,5 mm. Le poids (P) a été pris en pratiquant la double pesée avec une précision de 0,5 g étant donné que tous les individus capturés seront relâchés après les diverses manipulations.

V- 1- 3. Méthode de marquage des individus capturés

De nombreux types de marquage peuvent être réalisés pour les études de population de chauves-souris. Ainsi, des bandes métalliques, des bandes plastiques ou des bandes réfléchissantes peuvent être insérées au niveau des ailes (Barclay & Bell, 1988). Cependant, d'après les études récemment entreprises, ces procédés peuvent nuire l'individu marqué qui développe des plaies graves (Baker *et al.*, 2001). Ainsi, un « biopunch » (Fray Product Corporation, New York) permettant de faire un petit trou de 3 mm de diamètre au niveau de la membrane alaire, entre deux métacarpes, a été utilisé afin d'étudier le mouvement des Chiroptera (Figure 19). Ce trou est complètement résorbé après deux à trois semaines

(Weaver *et al.*, 2009). L'animal marqué possède un numéro de terrain (RB) qui permet de vérifier si l'individu capturé est un cas de recapture ou non (Figure 20). En outre, l'échantillon de tissu prélevé de la membrane alaire a été préservé dans de l'EDTA pour de probables études moléculaires.

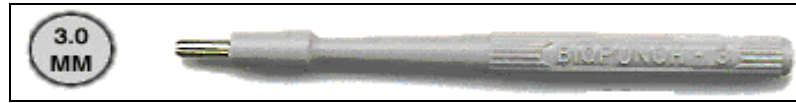


Figure 19. Schéma d'un « biopunch ».



Figure 20. Méthode de marquage des individus capturés. (Photo : Beza Ramasindrazana, 2010.)

V- 1- 4. Collecte des matières fécales

Le régime alimentaire des chauves-souris peut être déterminé en analysant les contenus stomacaux ou les matières fécales de chaque individu (Whitaker *et al.*, 1981 ; Whitaker, 1988). La première méthode nécessite le sacrifice de tous les individus capturés et l'extraction de leur tube digestif. Ceci n'est pas possible pour une étude à long terme. De ce fait, les crottes de chaque individu capturé ont été considérées comme matière d'analyse. En effet, Kunz & Whitaker (1983) ont démontré l'efficacité de cette méthode qui permet d'estimer le régime alimentaire des chauves-souris insectivores en analysant les différents fragments d'arthropodes contenus dans chaque échantillon de crotte.

Les matières fécales des chauves-souris peuvent être collectées au dessous de leur gîte ou directement à partir des individus capturés (Whitaker, 1988). Lors de la présente étude, chaque individu capturé a été laissé séparément au moins deux heures dans un pochon en tissu propre pour qu'il ait le temps de déféquer. Les matières fécales ont été ensuite mises dans des flacons de 1,5 ml préalablement remplis d'éthanol à 90° afin de conserver les restes de petits arthropodes présents. La conservation de l'échantillon dans de l'éthanol pure permet de conduire des analyses moléculaires ultérieurement sur les restes d'arthropodes contenus dans les fèces. Lors de cette étude, seules les analyses morphologiques sous loupe binoculaire ont

été entreprises. Tous les individus capturés ont été ensuite relâchés dans la grotte d'Andranoilovy.

V- 1- 5. Analyse des matières fécales au laboratoire

Les analyses consistent à identifier les parties non digérées des invertébrés (fragments identifiables) comme les mandibules, les fragments d'antennes, de pattes, d'élytres ou des fragments d'ailes contenus dans les crottes (Whitaker, 1988 ; Shiel *et al.*, 1997) afin de déterminer les groupes consommés.

Dans les études antérieures du régime alimentaire entreprises à Madagascar (Andrianainivonirivelo *et al.*, 2006 ; Rakotoarivelo *et al.*, 2007), 5 à 10 pelotes fécales ont été prises et utilisées comme échantillon d'analyse pour chaque individu. Mais lors de ce travail, une analyse préliminaire a été entreprise afin de connaître le nombre de pelotes adéquat à analyser pour déterminer le régime alimentaire de chaque individu. Il en résulte que les cinq pelotes proposées par Whitaker *et al.* (1996) et par Lee & McCracken (2005) restent valables pour l'analyse du régime alimentaire des chauves-souris insectivores de Madagascar étant donné que le plateau de la courbe de cumulation des taxa a été généralement atteint pour les trois espèces analysées à savoir *M. mahafaliensis*, *T. furculus* et *T. menamena* (Annexe 6).

Dans une boîte de pétri, cinq pelotes fécales du même individu ont été ramollies individuellement dans de l'éthanol pure sous une loupe binoculaire de grossissement 10 - 40x (LEICA S6E, Allemagne) en utilisant des aiguilles fines afin de ne pas détruire les parties qui sont encore caractéristiques d'un groupe donné. L'identification des fragments d'insectes s'est faite à partir des observations sous loupe binoculaire en comparant les fragments à des échantillons de référence provenant du site ou en se référant aux différentes clés d'identification proposées (Borror & White, 1970 ; Whitaker, 1988 ; Borror *et al.*, 1989 ; Shiel *et al.*, 1997; Whitaker *et al.*, 2009).

V- 1- 6. Collecte des insectes

Afin d'avoir une idée sur les proies disponibles pour les chauves-souris dans la zone immédiate aux alentours de la grotte d'Andranoilovy, les insectes volant vivant au sein de chaque habitat ont été échantillonnés. Pour ce faire, des pièges malaises ont été déployés en tenant compte de la structure linéaire des habitats. Parallèlement à la capture des chauves-souris dans leur gîte diurne, cinq pièges malaises ont été installés simultanément pendant trois nuits successives au niveau de chaque habitat dont :

- Deux pièges installés au niveau du fourré sec dont un au sol et un au niveau de la canopée (à environ 200 m de l'ouverture de la grotte d'Andranoilovy) (Annexe 5) ;
- Deux en bordure de la forêt dont un au sol et un deuxième au niveau de la canopée (à environ 390 m de l'ouverture de la grotte d'Andranoilovy) et
- Un dernier dans la savane (à environ 490 m de l'ouverture de la grotte d'Andranoilovy) (Annexe 5).

Le piège installé au niveau de la canopée a été suspendu à un arbre émergent afin de mettre le piège à hauteur convenable (environ à 3 m du sol). La première collecte a été faite du 28 novembre au 01 décembre 2009 et la deuxième du 15 au 17 avril 2010.

V- 1- 7. Détermination du volume moyen d'arthropodes dans chaque échantillon

Afin d'estimer le pourcentage volume (ou simplement le volume) de chaque catégorie de proies (Ordres d'arthropodes) dans chaque échantillon, une estimation visuelle a été entreprise en rassemblant les fragments identifiables d'un groupe donné. Le volume permet d'obtenir une meilleure estimation de l'abondance relative d'une catégorie donnée (Whitaker *et al.*, 2009). Elle se traduit par la somme des volumes individuels avec une précision de 5 % divisés par le volume total, le tout multiplié par 100. Il est parfois possible d'estimer le nombre minimum d'individus consommés par chaque individu de chaque espèce mais étant donné que les restes d'arthropodes ont été trop broyés pour la plupart des individus analysés, cette estimation n'a pas été faite.

V- 1- 8. Analyse statistique

V- 1- 8- 1. Analyse de la variation interspécifique du régime alimentaire

Afin de déterminer la variation interspécifique du régime alimentaire, l'analyse de Kruskal-Wallis H suivi du test U de Mann-Whitney a été utilisée sur les données préalablement transformées en données angulaires.

V- 1- 8- 2. Analyse de la variation saisonnière du régime alimentaire de chaque espèce

Le test U de Mann Whitney a été utilisé afin de déterminer s'il y a une variation significative des proies consommées par chaque espèce en fonction de la saison notamment pour les Lepidoptera, les Coleoptera et les Hymenoptera.

V- 1- 8- 3. Analyse de la variation intraspécifique du régime alimentaire

Cette analyse a été surtout entreprise afin de savoir s'il y a une variation significative entre le régime alimentaire du mâle et de la femelle chez *Triaenops menamena* qui possède un dimorphisme sexuel de par les mensurations externes (Ranivo & Goodman, 2006). Le test U de Mann-Whitney a été utilisé afin d'apprécier cette variation (Dytham, 2003).

V- 2. RESULTATS ET INTERPRETATIONS

Au total, 141 individus de chauves-souris ont été capturés lors des deux descentes dans le Parc National de Tsimanampetsotsa, spécifiquement à l'entrée de la grotte d'Andranoilovy, dont 46 individus de *Miniopterus mahafaliensis* (Famille des Miniopteridae), 19 individus de *Triaenops furculus*, 71 individus de *T. menamena* et cinq individus de *Hipposideros commersoni* (Famille des Hipposideridae).

L'analyse sous loupe binoculaire des fèces provenant des ces 141 individus a permis de recenser neuf ordres d'arthropodes dont huit ordres d'insectes et des Araneae (Tableau 14). Afin de faciliter les analyses, les Homoptera et les Hemiptera ont été rassemblés dans la catégorie « Homoptera/Hemiptera » étant donné que ces deux groupes ont été rarement recensés. Les Lepidoptera, les Coleoptera et les Hymenoptera sont les principales proies des chauves-souris sympatriques étudiées dans le Parc National de Tsimanampetsotsa.

V- 2- 1. Variation interspécifique du régime alimentaire

Le volume de Lepidoptera consommé par les différentes espèces sympatriques varie significativement d'une espèce à une autre ($H = 24,332$, d.d.l. = 3, $p < 0,001$). Le volume de Lepidoptera ne montre pas de différence significative entre *Miniopterus mahafaliensis* et *Triaenops furculus* ($U = 354,0$, $p = 0,231$). Il en est de même pour *T. furculus* et *T. menamena* ($U = 497,5$, $p = 0,08$). Le test U de Mann-Whitney révèle une différence significative entre le volume de Lepidoptera consommé par *M. mahafaliensis* et *T. menamena* d'une part ($U = 1064,0$, $p = 0,001$) et entre *M. mahafaliensis* et *Hipposideros commersoni* d'autre part ($U = 5$, $p < 0,001$). En outre, l'analyse des pelotes fécales des cinq individus de *H. commersoni* n'a révélé aucune trace de Lepidoptera (Tableau 14). En un mot, *T. furculus* et *T. menamena* consomment plus de Lepidoptera que *M. mahafaliensis*.

Le volume moyen de Coleoptera montre également une différence significative d'une espèce à une autre ($H = 9,944$, d.d.l. = 3, $p = 0,019$). Le volume moyen de Coleoptera ne montre pas de différence significative entre *M. mahafaliensis* et *T. furculus* ($U = 419,0$, $p = 0,795$). Il en est de même pour *T. menamena* et *T. furculus* ($U = 482,0$, $p = 0,057$). L'analyse

du volume moyen de Coleoptera dénote une différence significative entre *M. mahafaliensis* et *T. menamena* d'une part ($U = 1258,0$, $p = 0,036$), *M. mahafaliensis* et *H. commersoni* d'autre part ($U = 52,5$, $p = 0,045$) ainsi qu'entre *T. menamena* et *H. commersoni* ($U = 19,0$, $p = 0,044$). *Hipposideros commersoni* se nourrit principalement de Coleoptera qui constitue plus de 76 % de son régime alimentaire. Le volume moyen de Coleoptera dans le régime alimentaire des trois autres espèces diminue respectivement de *M. mahafaliensis* (39,9 %), *T. furculus* (27,6 %) à *T. menamena* (26,9 %) (Tableau 14, Figure 21). Le volume moyen d'Hymenoptera entre les quatre espèces ne montre pas de variation significative ($H = 3,194$, d.d.l. = 3, $p = 0,363$).

Tableau 14. Volume moyen (en %) de chaque ordre d'arthropodes (insectes et araignées) contenu dans les pelotes fécales des quatre espèces de chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa. Données exprimées en moyenne \pm erreur standard ; **n** : nombre d'individus récoltés.

	<i>Miniopterus mahafaliensis</i>	<i>Triaenops furculus</i>	<i>Triaenops menamena</i>	<i>Hipposideros commersoni</i>
	n = 46	n = 19	n = 71	n = 5
Lepidoptera	47,5 \pm 5,55	65,7 \pm 4,81	67,2 \pm 4,46	--
Coleoptera	39,9 \pm 5,53	27,6 \pm 4,65	26,9 \pm 4,09	76,2 \pm 19,09
Homoptera/Hemiptera	0,1 \pm 0,00	1,0 \pm 0,66	0,4 \pm 1,89	2,4 \pm 1,02
Psocoptera	3,4 \pm 0,59	1,9 \pm 0,53	0,9 \pm 0,23	--
Hymenoptera	6,9 \pm 2,92	1,5 \pm 0,73	3,3 \pm 1,05	1,4 \pm 0,87
Diptera	1,1 \pm 0,38	1,9 \pm 0,75	0,4 \pm 0,18	--
Neuroptera	--	0,4 \pm 0,28	0,6 \pm 0,20	--
Blattaria	--	--	0,1 \pm 0,0	20,0 \pm 20,0
Araneae	1,0 \pm 0,21	--	0,1 \pm 0,0	--

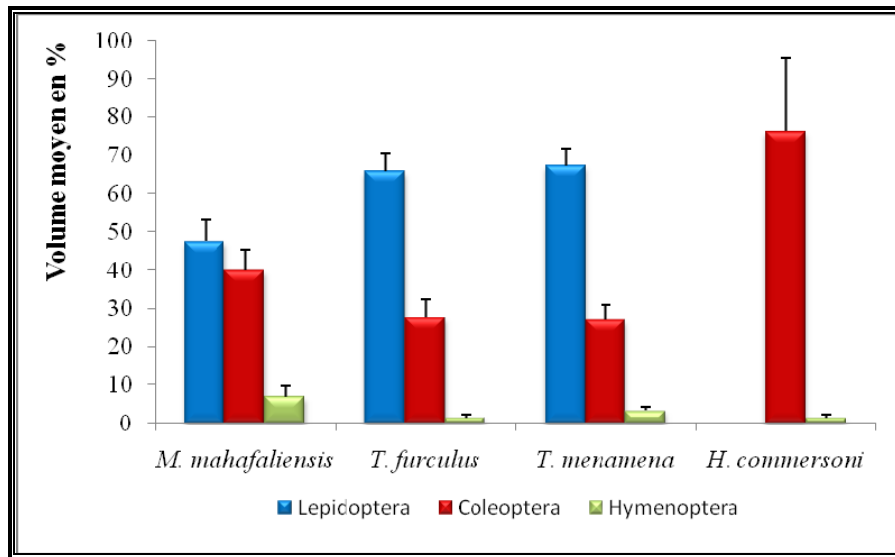


Figure 21. Volume moyen des proies principales consommées par les quatre espèces du genre *Miniopterus*, *Triaenops* et *Hipposideros* sympatriques du Parc National de Tsimanampetsotsa. Données exprimées en volume moyen + erreur standard.

V- 2- 2. Variation saisonnière du régime alimentaire des espèces de chauves-souris sympatriques du Parc National de Tsimanampetsotsa

Comme il n'y avait que cinq individus de *Hipposideros commersoni*, il n'a pas été possible de déterminer la variation saisonnière du régime alimentaire de cette espèce. De ce fait, cette analyse a été faite uniquement pour *Miniopterus mahafaliensis*, *Triaenops furculus* et *T. menamena*.

Le volume de Lepidoptera dans les pelotes fécales de *M. mahafaliensis* est statistiquement plus élevé pendant la saison des pluies que pendant la saison sèche ($U = 63,5$, $p < 0,001$). Celui des Coleoptera est plus élevé pendant la saison sèche que pendant la saison des pluies ($U = 16,0$, $p < 0,001$). Le volume des Hymenoptera ne montre pas de variation significative en fonction de la saison ($U = 152,5$, $p = 0,164$). *Miniopterus mahafaliensis* exploite donc majoritairement des Coleoptera pendant la saison sèche et consomme plus de Lepidoptera pendant la saison des pluies (Tableau 15).

Le volume de Lepidoptera dans le régime alimentaire de *T. furculus* varie de façon significative en fonction de la saison ($U = 10,0$, $p = 0,009$). Il est plus élevé pendant la saison des pluies que pendant la saison sèche (Tableau 15). Le volume de Coleoptera est plus élevé pendant la saison sèche que pendant la saison des pluies ($U = 9,0$, $p = 0,007$). Le volume d'Hymenoptera dans le régime alimentaire de *T. furculus* ne montre pas de variation statistiquement significative en fonction de la saison ($U = 18,0$, $p = 0,07$). *Triaenops furculus* exploitent particulièrement les Coleoptera pendant la saison sèche et préfère plutôt les

Lepidoptera pendant la saison des pluies (Tableau 16). Pour *T. menamena*, le volume de Lepidoptera dans les pelotes fécales des individus analysés varie également de façon significative en fonction de la saison ($U = 20,0$, $p < 0,001$). Il est largement plus élevé pendant la saison humide que pendant la saison sèche. Il en est de même pour le volume des Hymenoptera ($U = 146,5$, $p < 0,001$). Par contre, le volume de Coleoptera dans le régime alimentaire de *T. menamena* est plus élevé pendant la saison sèche que pendant la saison humide ($U = 26,5$, $p < 0,001$) (Tableau 15, Figure 22).

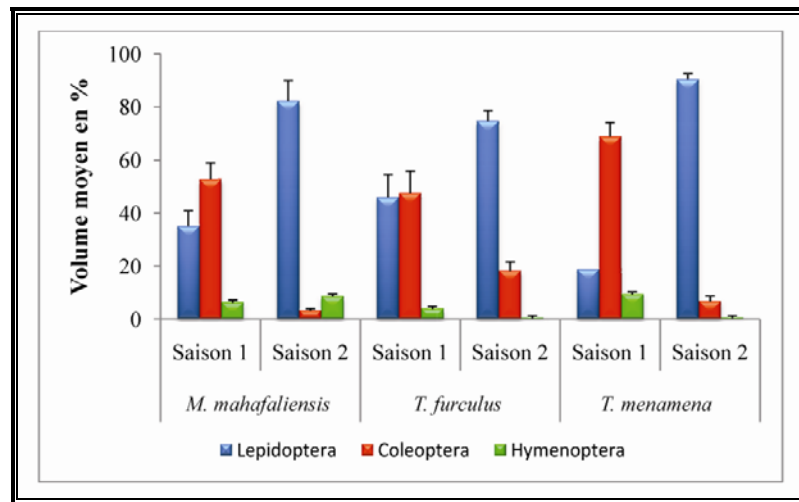


Figure 22. Variation saisonnière du régime alimentaire des trois espèces de chauves-souris du genre *Miniopterus* et *Triaenops* en fonction de la saison. Saison 1 : saison sèche et saison 2 : saison des pluies. Données exprimées en volume moyen + erreur standard.

Tableau 15. Volume moyen de chaque ordre d'arthropodes (insectes et araignées) (en %) contenu dans les pelotes fécales des quatre espèces de chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa en fonction de la saison. Données exprimées en moyenne \pm erreur standard. Homo/Hemi : Homoptera/Hemiptera

	<i>M. mahafaliensis</i>		<i>T. furculus</i>		<i>T. menamena</i>		<i>H. commersoni</i>	
	Saison sèche n = 34	Saison des pluies n = 12	Saison sèche n = 6	Saison des pluies n = 13	Saison sèche n = 23	Saison des pluies n = 48	Saison sèche n = 4	Saison des pluies n = 1
Lepidoptera	35,2 \pm 5,69	82,3 \pm 7,66	46,0 \pm 8,54	74,7 \pm 3,89	18,7 \pm 4,15	90,5 \pm 2,14	--	--
Coleoptera	52,9 \pm 6,07	3,2 \pm 0,85	47,7 \pm 8,34	18,3 \pm 3,36	69,0 \pm 5,13	6,7 \pm 2,05	72,0 \pm 24,04	93,0
Homo/Hemi	0,2 \pm 0,13	--	0,5 \pm 0,22	1,3 \pm 0,96	0,1 \pm 0,00	0,6 \pm 0,27	2,0 \pm 1,22	4,0
Psocoptera	3,3 \pm 0,74	3,8 \pm 0,86	0,7 \pm 0,67	2,5 \pm 0,67	0,3 \pm 0,18	1,1 \pm 0,32	--	--
Hymenoptera	6,3 \pm 3,00	8,6 \pm 7,53	3,9 \pm 2,05	0,4 \pm 0,24	9,4 \pm 2,80	0,4 \pm 0,32	1,0 \pm 1,00	3,0
Diptera	1,5 \pm 0,50	--	1,2 \pm 0,65	2,2 \pm 1,05	0,9 \pm 0,53	0,1 \pm 0,00	--	--
Neuroptera	--	--	--	0,5 \pm 0,40	1,3 \pm 0,52	0,3 \pm 0,13	--	--
Blattaria	--	--	--	--	--	0,2 \pm 0,12	25,0 \pm 25,00	--
Aranae	0,6 \pm 0,16	2,0 \pm 0,61	--	--	0,2 \pm 0,10	0,1 \pm 0,00	--	--

V- 2- 3. Variation intraspécifique du régime alimentaire de *Triaenops menamena* (mâle et femelle)

L'analyse du régime alimentaire de *Triaenops menamena* révèle une différence significative entre les proies consommées par les mâles et les femelles principalement pour le volume de Lepidoptera ($U = 443,5$, $p = 0,039$). La différence n'est pas statistiquement significative pour le volume de Coleoptera ($U = 459,0$, $p = 0,061$) et d'Hymenoptera ($U = 598,0$, $p = 0,752$) (Tableau 16, Figure 23).

Tableau 16. Variation intraspécifique du régime alimentaire de *Triaenops menamena*. Données exprimées en moyenne \pm écart-type pour la longueur de l'avant-bras et exprimées en moyenne \pm erreur standard pour le volume d'arthropodes dans les fèces.

	<i>T. menamena</i>	<i>T. menamena</i>
	Mâle	Femelle
	n = 31	n = 40
Avant-bras (mm)	49,5 \pm 1,25	47,0 \pm 1,32
Arthropodes (%)		
Lepidoptera	73,5 \pm 6,56	62,4 \pm 6,03
Coleoptera	19,1 \pm 5,14	32,9 \pm 5,95
Homoptera/Hemiptera	0,4 \pm 0,22	0,4 \pm 0,29
Psocoptera	0,4 \pm 0,15	1,2 \pm 0,38
Hymenoptera	4,0 \pm 2,10	2,0 \pm 0,88
Diptera	0,5 \pm 0,39	0,3 \pm 0,11
Neuroptera	0,8 \pm 0,37	0,4 \pm 0,21
Blattaria	--	0,2 \pm 0,13

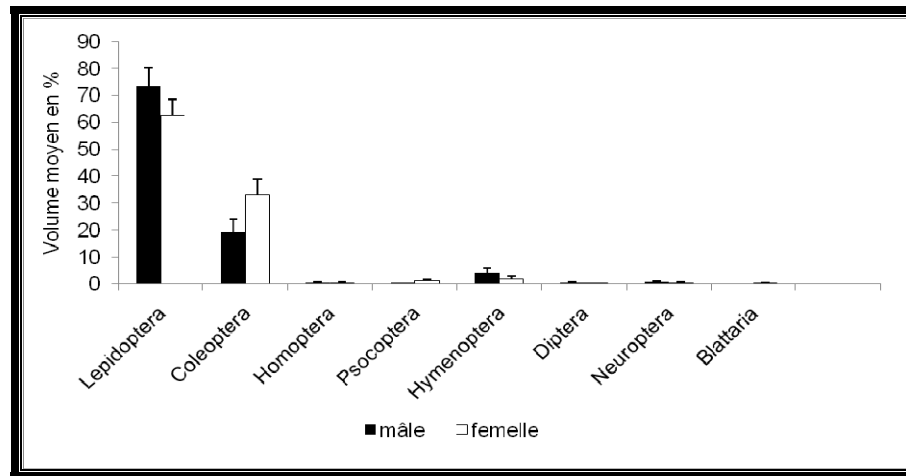


Figure 23. Variation intraspécifique du régime alimentaire de *Triaenops menamena*. Données exprimées en volume moyen de chaque ordre + erreur standard.

V- 2- 4. Variation saisonnière des proies disponibles

L'échantillonnage de la population d'insectes à l'aide des pièges malaises entrepris lors de cette étude révèle l'importance des Diptera, des Coleoptera et des Lepidoptera qui constituent respectivement 33,0 %, 32,1 % et 26,5 % de l'échantillonnage total. Les autres ordres incluant les Hymenoptera, les Blattaria, les Psocoptera, les Homoptera/Hemiptera, les Neuroptera et les Araneae constituent uniquement 8,3% des insectes capturés (Tableau 17, Figure 24).

Tableau 17. Variation de l'effectif total des arthropodes (insectes et araignées) capturés dans les pièges malaises lors des deux descentes dans le Parc National de Tsimanampetsotsa. **Saison 1** : saison sèche ; **saison 2** : saison des pluies.

Ordres	Saison 1	Saison 2	Total	Pourcentage
Blattaria	2	2	4	0,7
Coleoptera	163	15	178	32,1
Diptera	155	28	183	33,0
Homoptera/Hemiptera	13	10	23	4,2
Hymenoptera	5	6	11	2,0
Lepidoptera	25	122	147	26,5
Psocoptera	3	2	5	0,9
Neuroptera	1	1	2	0,4
Araneae	1	0	1	0,2
Total	368	186	554	100,0

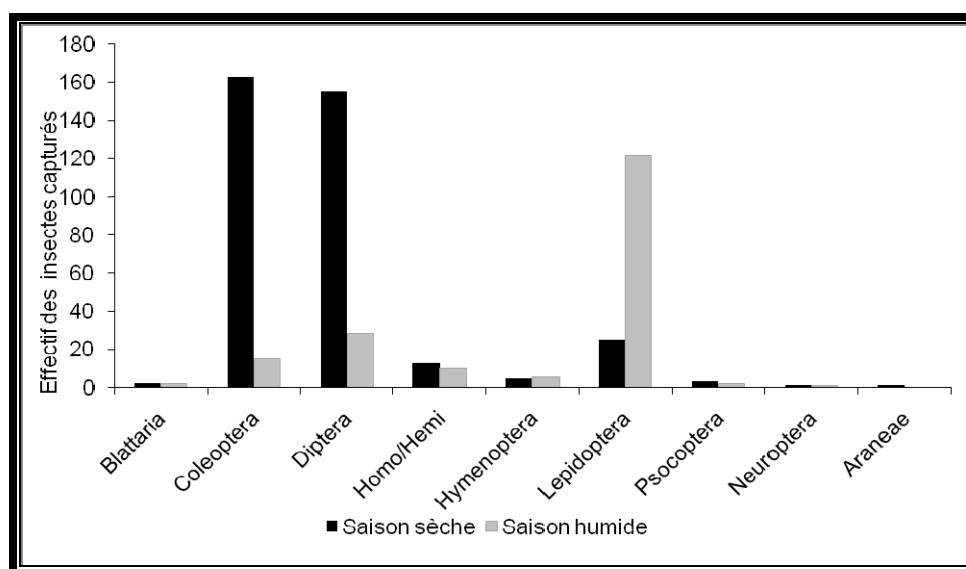


Figure 24. Pourcentage d'arthropodes échantillonnés à l'aide de pièges malaises. Homo/Hemi : Homoptera/Hemiptera

V- 3. DISCUSSION

De récentes publications basées sur des analyses des contenus stomacaux ou des pelotes fécales ont permis d'avoir une idée sur le régime alimentaire des chauves-souris insectivores de Madagascar notamment celles appartenant à la famille des Miniopteridae et des Hipposideridae dans les régions sèches caducifoliées de l'Ouest (Razakarivony *et al.*, 2005 ; Rakotoarivelo *et al.*, 2007, 2009). Cependant, les études menées dans l'extrême sud-ouest malgache se limitent à celles publiées par Bambini *et al.* (2011) qui ont travaillé sur l'écologie de *Triaenops menamena* et de *T. furculus* à Saint Augustin. C'est en ce sens que ce travail améliore la connaissance du régime alimentaire des chauves-souris de la partie occidentale de Madagascar et ceci le long d'une variation latitudinale. En outre, cette étude permet de déterminer la variation du régime alimentaire des chauves-souris sympatriques dans la région semi-aride de Madagascar, caractérisée par une faible précipitation (Donque, 1975 ; Chaperon *et al.*, 1993 ; Mamokatra, 1999). D'après cette étude et les analyses antérieures du régime alimentaire de *Triaenops* spp., il se trouve que les Lepidoptera et les Coleoptera constituent une importante source de nourriture pour ces deux espèces. La présente étude traite pour la première fois le régime alimentaire de *Miniopterus mahafaliensis*, une espèce de petite taille récemment décrite (Goodman *et al.*, 2009b). L'analyse des crottes montrent l'importance des Lepidoptera et des Coleoptera dans le régime alimentaire de cette espèce (Tableau 14). La présence des Araneae dans les

crottes de *M. mahafaliensis* même à faible quantité montre que cette espèce est capable d'extraire des proies sur la végétation car les Araneae sont des arthropodes qui ne volent pas mais qui restent accrochés aux feuilles ou entre les petites branches. Cette faculté de saisir des proies sur la végétation a été également signalée chez la famille des Myzopodidae (Rajemison & Goodman, 2007 ; Ramasindrazana *et al.*, 2009 ; Ralisata *et al.*, 2010).

V- 3- 1. Variation interspécifique du régime alimentaire des chauves-souris sympatriques du Parc National de Tsimanampetsotsa

L'analyse des pelotes fécales des chauves-souris sympatriques du Parc National de Tsimanampetsotsa révèle l'importance des Lepidoptera, des Coleoptera et des Hymenoptera dans leur régime alimentaire. Cependant, les échantillons provenant des cinq individus de *Hipposideros commersoni* montrent que cette espèce ne se nourrit pas de Lepidoptera mais plutôt par ordre de préférence de Coleoptera, de Blattaria, des Homoptera/Hemiptera et rarement des Hymenoptera (Tableau 14). Les analyses entreprises par Rakotoarivelo *et al.* (2007) dans le Parc National de Bemaraha, environ 600 km au nord de Tsimanampetsotsa confirment l'importance des Coleoptera dans le régime alimentaire de *H. commersoni* qui constituent plus de 75 % du régime alimentaire de cette espèce.

Miniopterus mahafaliensis, *Triaenops menamena* et *T. furculus* quant à eux se nourrissent majoritairement de Lepidoptera mais le volume de cet ordre varie d'une espèce à une autre. En effet, les Lepidoptera constituent plus de 60 % du régime alimentaire de *T. menamena* et de *T. furculus* et contribuent à raison de 47,5 % dans le régime alimentaire de *M. mahafaliensis*. Les analyses des habitats préférentiels des chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa en utilisant la méthode bioacoustique (voir Chapitre IV) montrent que *T. furculus* est plus actif dans le fourré sec qu'au sein de la lisière ou de la savane. *Triaenops menamena* quant à lui est plus généraliste et peut fréquenter le fourré sec, la lisière et la savane. Comme, l'écholocation et la forme des ailes de *T. furculus* est typique d'une espèce qui s'est adaptée à voler et à chercher leur nourriture près ou à l'intérieur de la végétation (Bambini *et al.*, 2011), cette espèce montre une forte association au milieu fermé. En effet, *T. furculus* émet des écholocations de haute fréquence qui ne peuvent pas traverser de longues distances. Le milieu fermé leur permet ainsi de vivre. Par contre, *M. mahafaliensis* se nourrit principalement de Lepidoptera et de Coleoptera mais exploite également les autres ordres d'invertébrés disponibles dans la nature.

L'échantillonnage des proies disponibles en fonction de la saison montre une importance des Coleoptera et des Diptera pendant la saison sèche. Cependant, durant la saison humide, les Lepidoptera étaient plus importants (Tableau 17, Figure 24). Comme *Trienops* spp., *M. mahafaliensis* est également plus actif au sein du fourré sec qu'au niveau de la lisière et de la savane (Voir chapitre IV). Cette capacité à exploiter des proies diversifiées leur permet de vivre toute l'année selon leur disponibilité. De plus, Altridge & Rautenbach (1987) ont démontré que les espèces vivant au sein des mêmes habitats exploitent généralement les mêmes types de proies.

Les Coleoptera constituent une source de nourriture importante pour les chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa pendant la saison sèche. Les quatre espèces sympatriques mangent généralement plus de Coleoptera qui se trouve en abondance lors de cette saison. Par contre, après la pluie les espèces semblent se nourrir majoritairement de Lepidoptera.

Hipposideros commersoni, quant à lui, se nourrit principalement de Coleoptera. De par sa grande taille, cette espèce doit arriver à satisfaire ses besoins. Altridge & Rautenbach (1987) ont démontré que la taille des proies consommées dépend de la taille chauves-souris. Les espèces de chauves-souris de grande taille consomment généralement des proies de grande taille. En effet, les observations entreprises par Rakotoarivelo *et al.* (2009) ont permis de constater que *H. commersoni* chasse des insectes d'environ 20 mm (Cicadidae) sur les troncs d'arbres de leur perchoir. Cette observation permet de connaître l'habitude alimentaire de *H. commersoni* notamment sa capacité à extraire des proies sur la végétation. Les blattes contenues dans les crottes de *H. commersoni* proviennent probablement des blattes vivant dans la grotte ou des individus qui se reposent sur les troncs d'arbres.

V- 3- 2. Variation saisonnière du régime alimentaire des espèces sympatriques en fonction de la disponibilité des proies

Le régime alimentaire des trois espèces à savoir *Miniopterus mahafaliensis*, *Trienops furculus* et *T. menamena* montre une variation notable en fonction de la saison. En effet, les trois espèces se nourrissent principalement de Coleoptera pendant la saison sèche et modifient leur régime pendant la saison des pluies en exploitant principalement les Lepidoptera. Dans le cas de Madagascar, Razakarivony *et al.* (2005) ont déjà noté que les chauves-souris insectivores adaptent leur régime alimentaire en fonction de la disponibilité des proies. Ce changement leur permet de vivre et d'être actif pendant toute l'année

(Rakotoarivelo *et al.*, 2009). En effet, les chauves-souris réagissent différemment selon les saisons étant donné que les proies disponibles montrent une variation saisonnière. Pour *Hipposideros commersoni* de Zimbabwe, par exemple, les mâles réduisent leur déplacement ou entrent en torpeur pour faire face à la diminution des proies disponibles pendant la saison sèche alors que les femelles migrent dans d'autres endroits (Cotterill & Fergusson, 1999). Même si les Diptera constituent la majeure partie de l'échantillon d'insectes récoltés (33%), la quantité de Diptera identifiée dans l'analyse des crottes a été très faible. Les espèces sympatriques semblent donc se focaliser sur l'exploitation des autres ordres d'insectes et évitent de consommer les Diptera en abondance (Rakotoarivelo *et al.*, 2007).

L'échantillonnage de la population d'insectes du Parc National de Tsimanampetsotsa montre clairement une variation de la population d'insectes en fonction de la saison. Les Coleoptera sont plus abondants pendant la saison sèche et les Lepidoptera pendant la saison des pluies. Dans l'extrême sud-ouest de Madagascar, la précipitation annuelle est moins de 500 mm et la saison des pluies ne dure réellement que quelques semaines (Goodman *et al.*, 2002). En outre, lors de notre passage pendant la première descente, il n'y avait pas encore de pluies pendant plusieurs mois avant l'échantillonnage des insectes et des chauves-souris. La pluie a commencé à tomber un peu plus tard (02 au 04 décembre 2009) vers la fin de la première descente et au total, 21,5 mm de pluie ont tombé pendant cette première sortie. Pendant la deuxième visite, il n'y avait pas de pluie mais il est encore possible d'apprécier l'effet de la pluie qui se manifeste par la présence de cocons de Lepidoptera qui commencent à se vider des papillons après leur métamorphose. Ce qui a entraîné une forte croissance de la population de Lepidoptera pendant la saison humide et explique ainsi l'abondance de cet ordre lors de notre deuxième visite au sein du Parc National de Tsimanampetsotsa.

La quantité de Diptera identifiée dans l'analyse des crottes a été très faible. Cependant, des restes intacts d'ailes ou de pattes ont été identifiés lors de l'analyse des crottes. Il est alors possible que les Diptera passent peu de temps dans le tractus digestif des chauves-souris et sont déféqués plus vite que les autres ordres.

V- 3- 3. Variation intarspécifique du régime alimentaire de *Triaenops menamena* (mâle et femelle)

Triaenops menamena montre un dimorphisme sexuel de par leurs mesures externes (Ranivo & Goodman, 2006). En effet, pour *T. menamena*, les mâles sont plus grands que

les femelles. Pendant cette étude, les crottes ont été collectées et les mesures externes ainsi que le poids des individus ont été pris. Ceci a montré que la longueur moyenne de l'avant-bras de *T. menamena* mâle est supérieure à celle de la femelle (Tableau 17). Il est donc intéressant de savoir si le régime alimentaire de cette espèce varie en fonction du sexe. Les Lepidoptera constituent plus de 60 % du régime alimentaire de *T. menamena* et ce volume montre une différence statistiquement significative étant donné que les mâles mangent beaucoup plus de Lepidoptera que les femelles. Il est alors important de comprendre en premier lieu la raison de cette préférence. Du point de vue biologique, les papillons nocturnes ont la capacité d'entendre l'écholocation des chauves-souris entre 20 et 50 kHz (Fenton & Fullard, 1979). A l'écoute de l'approchement d'un prédateur, ils répondent différemment selon sa distance par rapport à l'individu en volant dans la direction opposée si l'individu de chauves-souris est encore loin et ou en faisant des manœuvres complexes (zig zag, chute). Ces réactions réduisent ainsi leur chance d'être capturée par les prédateurs (Roeder & Treat, 1960 ; Miller, 1978 ; Miller & Surlykke, 2001). Les chauves-souris en retour réduisent le temps disponible à l'insecte pour s'enfuir 1) en augmentant leur vitesse, 2) en modifiant la fréquence d'émission ou 3) en modifiant l'intensité de leur cri (Fenton & Fullard, 1979). En outre, les chauves-souris émettant des ultrasons au-delà de la sensibilité des papillons ont plus de chance de les capturer (Fenton & Fullard, 1979 ; Schoeman & Jacobs, 2003). *Triaenops menamena* peut ainsi capturer des Lepidoptera sans que ces derniers ne puissent réagir à temps. D'après les analyses, les mâles consomment plus de Lepidoptera que les femelles. Cette différence qui est de l'ordre de 10 % dans le volume de Lepidoptera consommé par les deux sexes peut relater une forte activité des mâles par rapport aux femelles plutôt qu'une forte sélection des mâles par rapport aux femelles. En effet, les femelles devraient probablement passer plus de temps dans le gîte pour s'occuper de leur petit.

V- 4. CONCLUSION

A l'exception de *Hipposideros commersoni* qui a été peu représenté lors de cette étude, les trois espèces de chauves-souris sympatriques du Parc National de Tsimanampetsotsa à savoir *Miniopterus mahafaliensis*, *Triaenops menamena* et *T. furculus* adaptent leur régime alimentaire selon la disponibilité des Coleoptera et des Lepidoptera en fonction de la saison. Si *Hipposideros commersoni* mange surtout les Coleoptera, les trois autres espèces semblent modifier leur régime alimentaire selon les proies disponibles. Ces espèces consomment plutôt les Lepidoptera pendant la saison humide et préfèrent les

Coleoptera pendant la saison sèche. Cette capacité à exploiter les ressources disponibles permettent à ces espèces sympatriques d'être actives toute l'année.

CHAPITRE VI. ETUDE DE LA RELATION ENTRE LA TAILLE ET L'ECHOLOCATION CHEZ LES MINIOPTERIDAE ET LES HIPPOSIDERIDAE DE MADAGASCAR

Chez les chauves-souris dotées de la faculté d'émettre des ultrasons, la fréquence d'énergie maximale d'une espèce est généralement fonction de la taille. Les espèces de petite taille tendent à émettre des écholocations de hautes fréquences alors que ceux de grandes tailles produisent généralement des écholocations à fréquences plus basses (Heller & von Helversen, 1989 ; Jacobs *et al.*, 2007). La longueur de l'avant-bras a été fréquemment utilisée pour estimer la taille relative des chauves-souris (Heller & von Helversen, 1989 ; Jacobs *et al.*, 2007 ; Ramasindrazana *et al.*, 2011). De ce fait, associé à l'écholocation, la morphologie d'une espèce (caractéristiques externes y compris les ailes) peut prédire les préférences écologiques d'une espèce donnée tel son habitat ou son régime alimentaire (Altridge & Rautenbach, 1987 ; Saunders & Barclay, 1992). Cependant, les différentes espèces, sympatriques ou allopatriques, qui sont souvent du même genre peuvent présenter des similarités de par leur morphologie externe (longueur de l'avant-bras, structure des ailes). Ceci est possible, par exemple, chez les Miniopteridae de Madagascar. En effet, le genre *Miniopterus* est complexe. Il est composé d'au moins 11 espèces parmi lesquelles, certaines sont des espèces sœurs allopatriques (cas de *M. gleni* et *M. griffithsi*) et d'autres forment des complexes paraphylétiques qui sont dans plusieurs cas sympatriques (cas de *M. manavi sensu lato* ; cf. Goodman *et al.*, 2007, 2008c, 2009a, 2009b, 2010b, 2011). Pour ces derniers, les différences morphologiques ou morphométriques entre les espèces sont parfois si subtiles qu'il est difficile de les distinguer.

C'est en ce sens qu'il a été important de développer un autre outil qui permet de distinguer les différentes espèces. Russ *et al.* (2003) ont commencé les travaux relatifs à l'écholocation de plusieurs familles de chauves-souris de Madagascar. Leur catalogue a été ensuite mise à jour par Kofoky *et al.* (2009). Toutes ces informations sur la bioacoustique des espèces de chauves-souris de Madagascar ont permis de constater que les espèces de chauves-souris capables d'émettre des ultrasons émettent des cris qui leur sont généralement spécifique de par leur structure (cas des Hipposideridae ou des

Miniopteridae) et leur fréquence (variation de la fréquence chez les Hipposideridae, par exemple) (Russ *et al.*, 2003 ; Kofoky *et al.*, 2009). Toutefois, dans les études antérieures, la plupart des individus enregistrés ont été relâchés et après les récentes découvertes de nouvelles espèces dans la famille des Miniopteridae, il était nécessaire de mettre à jour les données bioacoustiques du genre *Miniopterus* de la région malgache (Madagascar et archipel des Comores) (Goodman *et al.*, 2011 ; Ramasindrazana *et al.*, 2011). Actuellement, l'écholocation des 11 espèces de la famille des Miniopteridae et des quatre espèces d'Hipposideridae de Madagascar peut être exploitée afin de mener des études bio-écologiques. Ces deux familles de chauves-souris sont composées de plusieurs espèces à avant-bras de longueur variable. De ce fait, il faut connaître si la fréquence d'énergie maximale est toujours proportionnelle à la taille des espèces. Cette relation est définie par le terme « allométrie ». Ce nouveau concept de relation allométrique serait donc une initiation à une étude multidimensionnelle analysant les causes probables de toute déviation par rapport à cette allométrie. Il faut alors déterminer si toutes les espèces de la famille des Miniopteridae et des Hipposideridae suivent cette relation allométrique.

VI- 1. METHODOLOGIE

VI- 1- 1. Paramètres morphométriques et bioacoustiques des espèces considérées

La famille des Miniopteridae et des Hipposideridae ont été prises en compte lors de cette étude.

Pour les Miniopteridae, les données morphométriques relatives à la longueur de l'avant-bras de chaque espèce sont basées sur les travaux de Goodman (2011) et la fréquence d'énergie maximale d'après les travaux de Ramasindrazana *et al.* (2011). En outre, afin de mieux interpréter les résultats, la distribution de chaque espèce a été résumée tout en précisant si une espèce donnée vit en sympatrie ou en allopatrie avec une autre (Tableau 18).

Tableau 18. Distribution des Miniopteridae de la région malgache (Madagascar et archipel des Comores).

	Ma	Mb	Mgl	Mgr	MgM	MgA	MgG	Mmh	Mmj	Mmn	Mp	Ms	Me
Ma	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
Mb	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Mgl	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Mgr	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-
MgM	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
MgA	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
MgG	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Mmh	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Mmj	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-
Mmn	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-
Mp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Ms	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-
Me	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+

+ : cas de sympatrie ; - cas d'allopatrie

Ma : *M. aelleni*, **Mb** : *M. brachytragos*, **Me** : *M. egeri*, **Mgl** : *M. gleni*, **Mgr** : *M. griffithsi*, **MgM** : *M. griveaudi* de Madagascar, **MgA** : *M. griveaudi* d'Anjouan, **MgG** : *M. griveaudi* de Grande Comore, **Mmh** : *M. mahafaliensis*, **Mmj** : *M. majori*, **Mmn** : *M. manavi*, **Mp** : *M. petersoni*, **Ms** : *M. sororculus*.

Chez les Hipposideridae, la longueur de l'avant-bras de chaque espèce a été basée sur les données des individus récoltés dans le Parc National de Tsimanampetsotsa. *Triaenops auritus* a été inclus dans l'analyse afin d'obtenir des informations complètes sur toutes les espèces de la famille des Hipposideridae de Madagascar. En effet, *T. auritus* est une espèce dont la distribution est limitée dans la partie Nord de Madagascar (Daraina, Analamerana, Ankarana, Andavakoera et Montagne des Français) (Ranivo & Goodman, 2006, 2007b ; Goodman, 2011). La limite Sud de l'espèce se trouve entre Ambilobe ou Antsohihy où elle est remplacée par *T. furculus*. Pour *T. auritus*, les données morphométriques et les données bioacoustiques proviennent des travaux de Kofoky *et al.* (2009) (Tableau 21). Pour le cas de *T. menamena* et *T. furculus*, l'écholocation des deux sexes a été combinée étant donné qu'il n'y a pas encore de données fiables quant à la séparation de l'écholocation des deux sexes. Les valeurs de la fréquence d'énergie

maximale des deux espèces respectives ont été basées sur les espèces récoltées dans la présente étude étant donné que les trois espèces de la famille des Hipposideridae sont sympatriques dans le Parc National de Tsimanampetsotsa. Le cas de sympatrie ou d'allopatricie des espèces appartenant à la famille des Hipposideridae ont été reportés dans le Tableau 19.

Tableau 19. Distribution des Hipposideridae de Madagascar.

	Hco	Tme	Tfu	Tau
Hco	+	+	+	+
Tme	+	+	+	+
Tfu	+	+	+	-
Tau	+	+	-	+

+ : cas de sympatrie ; - cas d'allopatricie

Hco : *Hipposideros commersoni*, **Tme** : *Triaenops menamena*,

Tfu : *T. furculus*, **Tau** : *T. auritus*.

VI- 1- 2. Statistique

En utilisant le logiciel SPSS 10. 0. 1 (SPSS Inc, 1999), une régression linéaire de la fréquence d'énergie maximale en fonction de la longueur de l'avant-bras a été produite. La pente peut être positive ou négative selon le fait que les deux variables sont proportionnelles ou inversement proportionnelles. La valeur de la probabilité montre si la valeur de la pente est nulle ou non. Si $p < 0,05$, la pente est différente de zéro et permet de dire qu'il y a peu de doute qu'il existe une relation entre les deux variables étudiées.

L'intervalle de confiance à 95 % est un intervalle de valeurs qui a 95 % de chance de contenir la vraie valeur du paramètre estimé. Les valeurs situées à l'extérieur de l'intervalle sont statistiquement différentes du résultat observé. Ainsi, une espèce dévie de la relation allométrique si elle figure au-delà de cet intervalle de confiance à 95 % (Jacobs *et al.*, 2007 ; Ramasindrazana *et al.*, 2011).

VI- 2. RESULTATS ET INTERPRETATIONS

VI- 2- 1. Cas des Miniopteridae

Les espèces de *Miniopterus* de Madagascar et de l'archipel des Comores émettent des écholocations à temps partiels dont la fréquence d'énergie maximale varie de 42,3 à 56,9 kHz (Tableau 20). Il y a une corrélation négative entre la taille estimée par la longueur

de l'avant-bras et la fréquence d'énergie maximale ($r = 0,921$, $F = 61,87$, $p < 0,001$; Figure 25). Seuls *M. aelleni* et *M. sororculus* dévient de l'intervalle de confiance réglé à 95% (Figure 25).

Tableau 20. Variation interspécifique de la longueur de l'avant-bras et de la fréquence d'énergie maximale des 11 espèces des *Miniopterus* de la région malgache. **AB** : longueur de l'avant-bras en mm, **FmaxE** : fréquence d'énergie maximale en kHz.

Espèces	AB (mm)	FmaxE (kHz)
<i>M. aelleni</i>	36,5	51,9
<i>M. brachytragos</i>	36,1	59,0
<i>M. egeri</i>	38,5	54,7
<i>M. gleni</i>	49,2	42,3
<i>M. griffithsi</i>	48,0	44,1
<i>M. griveaudi</i> Madagascar	36,1	59,9
<i>M. griveaudi</i> Anjouan	36,9	59,2
<i>M. griveaudi</i> Grande Comore	36,3	59,4
<i>M. mahafaliensis</i>	37,2	59,6
<i>M. majori</i>	45,4	48,5
<i>M. manavi sensu stricto</i>	39,0	57,2
<i>M. petersoni</i>	41,0	53,2
<i>M. sororculus</i>	43,1	55,3

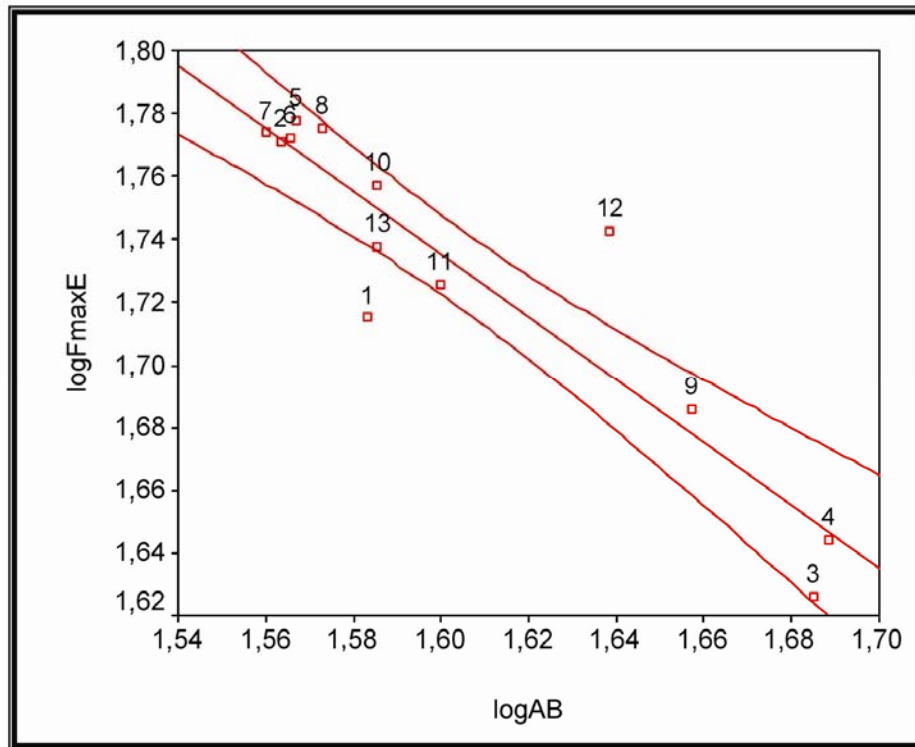


Figure 25. Variation de la fréquence d'énergie maximale de chaque espèce de *Miniopertus* spp. de la région malgache en fonction de la longueur de leur avant-bras respectif. Avec une droite de régression d'équation $\log F_{\max E} = 3,337 - 1,001 \log AB$.

1 : *M. aelleni* ; 2 : *M. brachytragos* ; 3 : *M. gleni* ; 4 : *M. griffithsi* ; 5 : *M. griveaudi* de Madagascar ; 6 : *M. griveaudi* d'Anjouan ; 7 : *M. griveaudi* de Grande Comore ; 8 : *M. mahafaliensis* ; 9 : *M. majori* ; 10 : *M. manavi sensu stricto* ; 11 : *M. petersoni* ; 12 : *M. sororculus* ; 13 : *M. egeri*. L'intervalle de confiance à 95 % est défini par les deux lignes en dehors de la droite de régression.

VI- 2- 2. Cas des Hipposideridae

Les espèces de la famille des Hipposideridae émettent des écholocations à plein temps caractérisées par une partie à fréquence constante dominante et à fréquence d'énergie maximale supérieure à 75,1 à 102,2 kHz (Tableau 21). Il y a une corrélation négative entre la taille exprimée par la longueur de l'avant-bras et la fréquence d'énergie maximale ($r = 0,936$, $F = 14,102$, $p = 0,064$; Figure 26). Chez les Hipposideridae, aucune espèce ne figure en dehors de l'intervalle de confiance qui a été fixé à 95%.

Tableau 21. Variation interspécifique de la longueur de l'avant-bras et de la fréquence d'énergie maximale chez les Hipposideridae de Madagascar. **AB** : longueur de l'avant-bras en mm, **FmaxE** : fréquence d'énergie maximale en kHz.

Espèces	AB (mm)	FmaxE (kHz)
<i>Hipposideros commersoni</i>	80,6	75,1
<i>Triaenops menamena</i>	50,3	86,7
<i>Triaenops furculus</i>	44,3	102,2
<i>Triaenops auritus</i>	46,7	100,3

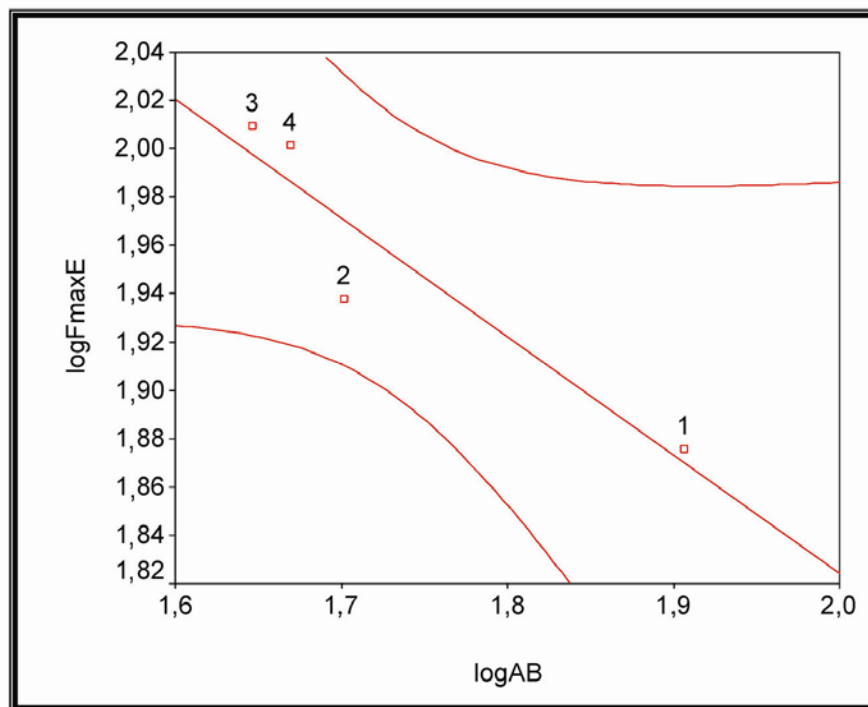


Figure 26. Variation de la fréquence d'énergie maximale de chaque espèce de la famille des Hipposideridae de Madagascar en fonction de la longueur de leur avant-bras respectif. Avec une droite de régression d'équation $\log F_{\max E} = 2,805 - 0,490 \log AB$.

1 : *Hipposideros commersoni*, 2 : *Triaenops menamena*, 3 : *T. furculus*, 4 : *T. auritus*. L'intervalle de confiance à 95 % est défini par les deux lignes en dehors de la droite de régression.

VI- 3. DISCUSSION

La corrélation négative entre la fréquence d'énergie maximale et la taille des chauves-souris est souvent observée chez les espèces se nourrissant de petits invertébrés (Jones, 1996 ; Fenton & Bogdanowicz, 2002 ; Jacobs *et al.*, 2007). Les deux analyses ci-

dessus (membres de la famille des *Miniopteridae* et de la famille des *Hipposideridae*) montrent que la taille, représentée par la longueur de l'avant-bras, est généralement inversement proportionnelle à la fréquence d'énergie maximale des espèces (Jacobs *et al.*, 2007 ; Ramasindrazana *et al.*, 2011). Ces dernières suivent une relation allométrique qui est définie par la limite de l'intervalle de confiance à 95 %. Cependant, quelque fois les espèces dévient de cette relation allométrique.

VI- 3- 1. Cas des *Miniopteridae*

Dans le cas des *Miniopteridae*, *Miniopterus aelleni* et *M. sororculus* sont les deux espèces qui dévient de cette relation allométrique. *Miniopterus aelleni* émet des ultrasons à fréquence plus basse que ceux prédits par sa taille. Par contre, *M. sororculus* émet des ultrasons dont la fréquence d'énergie maximale moyenne est plus élevée que la fréquence prédite par sa taille (Figure 25). Cette déviation peut probablement être attribuée au physique du son d'une part (les espèces de grande taille comme *Miniopterus gleni* ou *M. griffithsi* produisent des écholocations dont la fréquence est plus basse que celles émises par les chauves-souris de petite taille, cas du complexe *M. manavi*) ou à la communication interspécifique ou intraspécifique d'autre part (Jacobs *et al.*, 2007). En effet, l'écholocation n'est pas uniquement un outil pour la quête de nourriture, elle influence également la communication aussi bien intraspécifique (reconnaissance de leur congénère) qu'interspécifique.

Du point de vue écologique, *Miniopterus sororculus* vit en syntopie avec *M. majori* (B. Ramasindrazana & S. M. Goodman, données non publiées). De ce fait, l'utilisation d'une fréquence plus élevée permet probablement à *Miniopterus sororculus* de reconnaître ses congénères. En outre, comme les différences morphologiques entre *M. sororculus* et *M. majori* sont très subtiles, ces deux espèces devraient utiliser des fréquences différentes pour pouvoir exploiter au mieux les ressources disponibles afin d'éviter un chevauchement de leur niche écologique respective. En effet, *M. sororculus*, avec son écholocation à fréquence plus élevée pourrait détecter des proies de plus petite taille que celles détecter par *M. majori* qui émet des vocalisations à fréquence plus basse. De ce fait *M. sororculus* est plus avantageux dans la recherche de nourriture car il peut exploiter les proies de taille différente. Cependant, si les ressources alimentaires disponibles sont abondantes, il n'y aurait pas de compétition. De plus, les espèces qui fréquentent les mêmes habitats tendent à exploiter les mêmes ressources (Altridge & Rautenbach, 1987) et ceci même si leur écholocation montre une différence de plus de 10 kHz (Jones & Barlow, 2004). Davantage

de recherches sur l'habitat préférentiel des espèces vivant en sympatrie avec *M. sororculus* seraient donc nécessaires afin de résoudre ce problème.

Pour le cas des *Miniopterus* de petite taille, en comparant le régime alimentaire de *M. manavi sensu lato* récolté dans le Parc National de Bemaraha (Rakotoarivelo *et al.*, 2007) avec le régime alimentaire de *M. mahafaliensis*, une espèce du plateau Mahafaly (voir Chapitre V), il s'est avéré que la composition du régime alimentaire des deux espèces ne présentent pas des différences considérables, du moins en tenant en compte les ordres d'insectes consommés. En effet, d'après Rakotoarivelo *et al.* (2007), *M. manavi sensu lato* se nourrit par ordre de préférence des Coleoptera, des Hemiptera, des Lepidoptera, des Dictyoptera (Blattaria), des Diptera et des Hymenoptera. Mais dans le Parc National de Bemaraha, *M. manavi* peut regrouper au moins trois espèces de *Miniopterus* de petite taille (*M. aelleni*, *M. griveaudi* et *M. brachytragos*) (Goodman *et al.*, 2009a, 2009b). *Miniopterus mahafaliensis* quant à lui se nourrit principalement de Lepidoptera, de Coleoptera, des Hymenoptera, des Psocoptera, des Homoptera et des Diptera (voir Chapitre V). Ceci dit, les *Miniopterus* de petite taille consomment majoritairement des Lepidoptera et des Coleoptera et l'importance des autres taxa résultent de leur disponibilité respective. L'échantillonnage des insectes du Parc National de Bemaraha révèle un taux de capture notable des Coleoptera, des Hemiptera et des Lepidoptera (Rakotoarivelo *et al.*, 2007) alors que dans le Parc National de Tsimanampetsotsa, le taux de Lepidoptera et de Coleoptera dans l'échantillonnage d'insectes est plus abondant et varie selon la saison de récolte (voir Chapitres IV et V). En conséquence, il est possible que le régime alimentaire des espèces de *Miniopterus* de petite taille (*M. aelleni*, *M. griveaudi* et *M. brachytragos*) vivant en sympatrie ne montre pas trop de différence considérable et l'hypothèse de l'influence de la ressource alimentaire n'est pas concluante. Par contre, celle stipulant l'importance de l'écholocation dans la reconnaissance spécifique facilitant la reconnaissance interspécifique et intraspécifique est plus probable.

Il est également possible que *M. aelleni* et *M. sororculus* dévient de cette allométrie à cause d'une raison autre que la communication. De ce fait, de plus ample études écologiques devraient être entreprises afin de comprendre l'utilisation de l'habitat par les espèces sympatriques, de déterminer le régime alimentaire de ces espèces et de rassembler d'autres informations liées à la morphologie de chaque espèce afin d'avancer des explications concluantes.

VI- 3- 2. Cas des Hipposideridae

Toutes les espèces de la famille des Hipposideridae de Madagascar analysées suivent une relation allométrique.

VI- 4. CONCLUSION

La fréquence d'énergie maximale des chauves-souris insectivores est généralement fonction de leur taille. Il y a une corrélation négative entre la fréquence d'énergie maximale et la taille d'une espèce. Les différentes espèces suivent généralement une relation allométrique. Celles qui dévient de cette relation seraient des cas particuliers qui méritent d'être expliqués en proposant des hypothèses notamment celles liées à leur habitat de recherche de nourriture, à leur régime alimentaire et à leur communication aussi bien interspécifique que intraspécifique. Dans notre cas, *M. aelleni* et *M. sororculus* dévient de l'allométrie probablement à cause de la physique du son et de la communication. D'autres hypothèses pourraient expliquer cette déviation et davantage de recherche seraient donc nécessaires afin de résoudre cette énigme.

CONCLUSION GENERALE

La connaissance de la taxinomie des chauves-souris de Madagascar a connu un essor considérable grâce aux études moléculaires et morphologiques entreprises ces dernières années. Ces différentes études ont permis de réviser la richesse spécifique de la Grande Ile qui est passée de 29 à 44 espèces depuis la monographie sur les chauves-souris malgache (Peterson *et al.*, 1995) et d'autres taxa restent encore à décrire. Le genre *Miniopterus* constitue ainsi un bon exemple de cette amélioration des études systématiques. En effet, ce genre qui a été connu par Peterson *et al.* (1995) avec quatre espèces à Madagascar (dont une endémique) est actuellement composé de 11 espèces endémiques à la région malgache qui peuvent vivre en sympatrie ou en allopatrie. Cette amélioration de la connaissance de la richesse chiroptérologique malgache a permis en même temps de rassembler des informations sur leur distribution respective et d'ouvrir la porte à de nouvelles études basées sur leur biologie et leur écologie.

Afin de rassembler des informations sur les espèces de chauves-souris insectivores de Madagascar, cette étude s'est focalisée sur les familles des *Miniopteridae* et des *Hipposideridae*. Le genre *Miniopterus* émet des pulsations ultrasoniques dont la fréquence maximale varie de 61 à 130 kHz. Ces ultrasons présentent une partie à fréquence modulée qui est particulièrement utile dans la localisation des objets environnant afin d'obtenir les échos avec précision et une partie à fréquence quasi-constante qui permet de détecter les échos des insectes qui volent aux alentours. *Miniopterus griveaudi*, une espèce connue à Madagascar, au Grande Comore et à Anjouan, montre peu de variation entre ces trois îles voisines. En effet, seules la fréquence minimale et la durée des pulsations diffèrent les populations des trois îles. L'analyse discriminante linéaire sur les paramètres bioacoustiques provenant des enregistrements en expansion temporelle a permis de distinguer les 11 espèces de *Miniopterus* en spécifiant le rôle important de la fréquence minimale et de la fréquence d'énergie maximale dans la reconnaissance des espèces de par leur vocalisation. Certaines espèces, comme *M. majori*, *M. petersoni*, *M. manavi sensu stricto* et *M. griffithsi* ont été identifiées à 100 % alors que les autres taxa montrent un certain niveau de chevauchement entre eux. Il est important de déterminer si les espèces qui montrent un chevauchement sont des espèces sympatriques ou allopatriques pour mieux comprendre l'histoire de leur évolution. Les dictionnaires de vocalisations chauves-souris proposés par Kofoky *et al.* (2009) et Ramasindrazana *et al.* (2011) vont permettre de conduire des études biologiques et écologiques en utilisant la méthode bioacoustique.

Cependant, il a fallu d'abord faire un test à petite échelle afin de montrer l'efficacité des études bioacoustiques. Le Parc National de Tsimanampetsotsa a été ainsi choisi étant donné sa richesse spécifique chiroptérologique réduite. Le Parc National de Tsimanampetsotsa a été visité pendant la saison sèche et la saison humide. Les enregistrements ultrasoniques entrepris au niveau des trois transects ont permis de spécifier l'habitat préférentiel des espèces sympatriques qui semblent concentrer leur activité, par ordre de préférence, au sein du fourré sec, de la lisière et de la savane, à l'exception du groupe des Molossidae qui est plutôt généraliste. Cette préférence est surtout liée aux caractéristiques des ultrasons que ces groupes de chauves-souris utilisent. En outre, leur habitat préférentiel ne montre aucune variation en fonction de la saison. L'étude de l'habitat préférentiel n'a pas été possible pour *Hipposideros commersoni* étant donné que cette espèce a été rarement enregistrée.

Concernant leur régime alimentaire, à l'exception de *H. commersoni* qui se nourrit principalement des Coleoptera, les trois autres espèces analysées à savoir, *M. mahafaliensis*, *Triaenops furculus* et *T. menamena* utilisent les ressources alimentaires selon leur disponibilité en fonction de la saison. Ces espèces consomment principalement des Coleoptera pendant la saison sèche et exploite les Lepidoptera pendant la saison des pluies. Ce choix a été expliqué en effectuant un échantillonnage des proies disponibles. Pour *T. menamena* qui montre un dimorphisme sexuel morphologique et bioacoustique, les mâles consomment plus de Lepidoptera que les femelles.

Comme la fréquence d'énergie maximale des chauves-souris est généralement inversement proportionnelle à leur taille, une étude descriptive a été entreprise séparément afin de montrer si toutes les espèces de la famille des Miniopteridae et des Hipposideridae suivent la relation allométrique. Chez les Miniopteridae, seuls *M. aelleni* et *M. sororculus* dévient de l'allométrie. Ceci peut être dû à la communication entre les différentes espèces afin de faciliter la reconnaissance de leur congénère. Cependant, il serait possible que d'autres raisons soient à l'origine de cette déviation. Davantage de recherche seraient donc nécessaires afin de résoudre ce problème. Les Hipposideridae ne montrent aucune déviation par rapport à l'allométrie.

La présente étude a donc permis d'élucider la taxinomie et la bio-écologie des espèces appartenant à la famille des Miniopteridae et des Hipposideridae. Toutefois, de nombreux problèmes restent encore à résoudre afin de mieux connaître la biologie et l'écologie des chauves-souris de Madagascar. En effet, le dictionnaire de vocalisation des Emballonuridae, des Molossidae, des Vespertilionidae restent encore à éclaircir. En plus, le

régime alimentaire des 41 espèces de chauves-souris insectivores de Madagascar est encore peu étudié et mérite des études plus approfondies. Enfin, la biologie de reproduction des espèces sont également à considérer en vue de conduire les recherches en fonction du cycle biologique des chauves-souris. Toutes ces informations sont importantes afin de faciliter la conservation de la faune chiroptérologique de Madagascar.

BIBLIOGRAPHIE

- Aldridge, H. D. J. N. & Rautenbach, I. L. 1987.** Morphology, echolocation and resource partitioning in insectivorous bats. *Journal of Animal Ecology*, 56: 763-778.
- Altringham, J. D. 2001.** *Bats - biology and behaviour*. Oxford University Press, Oxford.
- Andriafidison, D., Andrianaivoarivelo, R. A., Ramilijaona, O. R., Razanahoera, M. R., MacKinnon, J., Jenkins, R. K. B. & Racey, P. A. 2006.** Nectarivory by endemic Malagasy fruit bat during the dry season. *Biotropica*, 38: 85-90.
- Andrianaivoarivelo, A. R., Ranaivoson, N., Racey, P. A. & Jenkins, R. K. B. 2006.** The diet of three synanthropic bats (Chiroptera: Molossidae) from eastern Madagascar. *Acta Chiropterologica*, 8: 439-444.
- Andriatsimietry, R., Goodman, S. M., Razafimahatratra, E., Jeglinski, J. W. E., Marquard, M. & Ganzhorn, J. U. 2009.** Seasonal variation in the diet of *Galidictis grandidieri* Wozencraft, 1986 (Carnivora: Eupleridae) in a sub-arid zone of extreme south-western Madagascar. *Journal of Zoology*, 279: 410-415.
- Arlettaz, R. 1999.** Habitat selection as a major resource partitioning mechanism between the two siblings bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Journal of Animal Ecology*, 68: 460-471.
- Baker, G. B., Lumsden, L. F., Dettmann, E. B., Schedvin, N. K., Schulz, M., Watkins, D. & Jansen, L. 2001.** The effect of forearm bands on insectivorous bats (Microchiroptera) in Australia. *Wildlife Research*, 28: 229-237.
- Bambini, L., Kofoky, A. F., Mbohoahy, T., Ralisata, M., Manjoazy, T., Hosken, D. J. & Jenkins, R. K. B. 2011.** Do bats need trees? Habitat use of two Malagasy hipposiderid bats *Triaenops furculus* and *T. menamena* in the dry southwest. *Hystrix*, 22: 81-92.
- Barclay, R. M. R. 1999.** Bats are not birds: A cautionary note on using echolocation calls to identify bats: A Comment. *Journal of Mammalogy*, 80: 290-296.
- 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. 59-76. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Barclay, R. M. R. & Brigham, R. M. 2004.** Geographical variation in the echolocation calls of bats: A complication for identifying species by their calls. In *Bat echolocation research: Tools, techniques and analysis*, eds. R. M. Brigham, E. K. V.

- Kalko, G. Jones, S. Parsons & H. J. G. A. Limpens, pp. 144-129. Bat Conservation International, Austin.
- Baron, R. 1889-1890.** The flora of Madagascar. *Journal of the Linnean Society*, 25: 246-294.
- Bates, P. J. J., Ratrimomanarivo, F., Harrison, D. L. & Goodman, S. M. 2006.** A review of pipistrelles and serotines (Chiroptera: Vespertilionidae) from Madagascar, including the description of a new species of *Pipistrellus*. *Acta Chiropterologica*, 8: 299-324.
- Besairie, H. 1964.** Carte géologique de Madagascar, au 1 : 1 000 000^e, trois feuilles en couleur. Service Géologique, Antananarivo.
- Bickford, D., Lohman, D. J., Sodhi, N. S., Ng, P. K. L., Meier, R., Winker, K., Ingram, K. K. & Das, I. 2006.** Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 148-155.
- Blanquer, A. & Uriz, M. J. 2008.** 'A posteriori' searching for phenotypic characters to describe new cryptic species of sponges revealed by molecular markers (Dictyonellidae: Scopalina). *Invertebrate Systematics*, 22: 489-502.
- Bollen, A. & van Elsacker, E. 2002.** Feeding ecology of *Pteropus rufus* (Pteropodidae) in the littoral forest of Sainte Luce, SE Madagascar. *Acta Chiropterologica*, 4: 33-47.
- Borror, D. J. & White, R. E. 1970.** *A field guide to insects: America north of Mexico*. Houghton Mifflin, Boston.
- Borror, D. J., Triplehorn, C. A. & Johnson, N. F. 1989.** *An introduction to the study of insects*, 6th edition. Hartcourt Brace College, Orlando.
- Burgess, N., D'Amico Hales, J., Underwood, E., Dinerstein, E., Olson, D. M., Itoua, I., Shipper, J., Ricketts, T. H. & Newman, K. 2004.** *Terrestrial ecoregions of Africa and Madagascar: A conservation assessment*. Island Press, Washington, D. C.
- Cardiff, S. G., Ratrimomanarivo, F. H., Rembert, 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.
- Cardinal, B. R. & Christidis, L. 2000.** Mitochondrial DNA and morphology reveal three geographically distinct lineages of the large bentwing bat (*Miniopterus schreibersii*) in Australia. *Australian Journal of Zoology*, 48: 1-19.
- Carleton, M. D. & Goodman, S. M. 1998.** New taxa of Nesomyinae rodents (Muridae: Muridae) from Madagascar's northern highlands, with taxonomic comments on previously described forms. In A floral and faunal inventory of the Réserve Spéciale

- d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar: With reference to elevational variation, ed. S. M. Goodman. *Fieldiana: Zoology*, new series, 90: 163-200.
- Chaperon, P., Danloux, J. & Ferry, L. 1993.** *Fleuves et rivières de Madagascar*. ORSTOM, Paris.
- Chiu, C. & Moss, C. F. 2007.** The role of the external ear in vertical sound localization in the free flying bat, *Eptesicus fuscus*. *Journal of the Acoustical Society of America*, 121: 2227-2235.
- Cornet, A. 1974.** *Essai de cartographie bioclimatique à Madagascar*. ORSTOM, Paris.
- Cotterill, F. P. D. & Fergusson, R. A. 1999.** Reproductive ecology of Commerson's leaf-nosed bats *Hipposideros commersoni* (Chiroptera: Hipposideridae) in South-Central Africa: Interactions between seasonality and large body size; and implications for conservation. *South African Journal of Zoology*, 34: 53-63.
- Desroche, K., Fenton, M. B. & Lancaster, W. C. 2007.** Echolocation and the thoracic skeletons of bats: A comparative morphological study. *Acta Chiropterologica*, 9: 483-494.
- Digby, P. G. N. & Kempton, R. A. 1987.** *Multivariate analysis of ecological communities*. Chapman & Hall, London.
- Dobson, G. E. 1875.** Conspectus of the suborders, families and genera of Chiroptera arranged according to their natural affinities. *Annals and Magazine of Natural History*, 16: 345-357.
- Donque, G. 1972.** The climatology of Madagascar. In *Biogeography and ecology in Madagascar*, eds. R. Battistini & G. Richard-Vindard, pp. 87-144. W. Junk, The Hague.
- Donque, G. 1975.** *Contribution géographique à l'étude du climat de Madagascar*. Nouvelles imprimerie des Arts Graphiques, Tananarive.
- Dorst, J. 1947.** Les chauves-souris de la faune malgache. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 19: 306-313.
- Du Puy, D. J. & Moat, J. 1996.** A refined classification of the primary vegetation of Madagascar based on the underlying geology: Using GIS to map its distribution and to assess its conservation status. In *Biogeography of Madagascar*, ed. W. R. Lourenço, pp. 205-218. ORSTOM, Paris.
- Du Puy, D. J., Cribb, P., Bosser, J., Hermans, J. & Hermans, C. 1999.** *The orchids of Madagascar*. Royal Botanic Garden, Kew.

- Dufils, J.-M. 2008.** Couvert forestier restant. Dans *Paysages naturels et biodiversité de Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 67-79. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Dytham, C. 2003.** *Choosing and using statistics. A biologist's guide.* 2nd edition. Blackwell Publishing, Malden.
- Eger, J. L. & Mitchell, L. 1996.** Biogeography of the bats of Madagascar. In *Biogeography of Madagascar*, ed. W. R. Lourenço, pp. 321-328. ORSTOM, Paris.
- Eger, J. L. & Mitchell, L. 2003.** Chiroptera, bats. In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1287-1298. The University of Chicago Press, Chicago.
- Eisenberg, J. F. & Gould, E. 1984.** The insectivores. In *Madagascar (Key environments)*, eds. A. Jolly, P. Oberlé & R. Albignac, pp. 155-165. Pergamon Press, Oxford.
- Faramalala, M. H. 1995.** *Formations végétales et domaine forestier de Madagascar.* Carte 1 : 1000000. Conservation International, Washington, D. C.
- Fenton, M. B. 2002.** Sound wars: How bats and bugs evolve new weapons and defenses. *Bats*, 20: 1-4.
- Fenton, M. B. & Fullard, J. H. 1979.** The influence of moth hearing on bat echolocation strategies. *Journal of Comparative Physiology*, 132: 77-86.
- Fenton, M. B. & Bogdanowicz, W. 2002.** Relationships between external morphology and foraging behaviour: Bats in the genus *Myotis*. *Canadian Journal of Zoology*, 80: 1004-1013.
- Fenton, M. B., Jacobs, D. S., Richardson, E. J., Taylor, P. J. & White, W. 2004.** Individual signatures in the frequency-modulated sweep calls of African large-eared, free-tailed bats *Otomops martiensseni* (Chiroptera: Molossidae). *Journal of Zoology*, 262: 11-19.
- Furman, A., Öztunç, T. & Çoraman, E. 2010.** On the phylogeny of *Miniopterus schreibersii schreibersii* and *Miniopterus schreibersii pallidus* from Asia Minor in reference to other *Miniopterus* taxa (Chiroptera: Vespertilionidae). *Acta Chiropterologica*, 12: 61-72.
- Gautier, L. & Goodman, S. M. 2008.** Introduction à la flore. Dans *Paysages naturels et biodiversité de Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 103-140. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Gemmel, N. J. & Akiyama, S. 1996.** An efficient method for the extraction of DNA from vertebrate tissues. *Trends in Genetics*, 12: 338-339.

- Goodman, S. M. 2006.** Hunting of Microchiroptera in south-western Madagascar. *Oryx*, 40: 225-228.
- Goodman, S. M. 2011.** *Les chauves-souris de Madagascar*. Association Vahatra, Antananarivo.
- Goodman, S. M. & Cardiff, S. G. 2004.** A new species of *Chaerephon* (Molossidae) from Madagascar with notes on other members of the family. *Acta Chiropterologica*, 6: 227-248.
- Goodman, S. M. & Ranivo, J. 2009.** The geographical origin of the type specimens of *Triaenops rufus* and *T. humbloti* (Chiroptera: Hipposideridae) reputed to be from Madagascar and the description of a replacement species name. *Mammalia*, 73: 47-55.
- Goodman, S. M. & Soarimalala, V. S. 2004.** A new species of *Microgale* (Lipotyphla: Tenrecidae: Oryzorictinae) from the Forêt de Mikea of south-western Madagascar. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 117: 251-265.
- Goodman, S. M., Langrand, O., Raxworthy, C. J. 1993.** The food habits of the Barn Owl *Tyto alba* at three sites on Madagascar. *Ostrich*, 64: 160-171.
- Goodman, S. M., Raherilalao, M. J., Rakotomalala, D., Rakotondravony, D., Raselimanana, A. P., Razakarivony, H. V. & Soarimalala, V. 2002.** Inventaire des vertébrés du Parc national de Tsimanampetsotsa (Toliara). *Akon'ny Ala*, 28 : 1-36.
- Goodman, S. M., Andriafidison, D., Andrianaivoarivelo, R., Cardiff, S. G., Ifticene, E., Jenkins, R. K. B., Kofoky, A. F., Mbohoahy, T., Rakotondravony, D., Ranivo, J., Ratrimomanarivo, F., Razafimanahaka, J., Razakarivony, V. & Racey, P. A. 2005a.** The distribution and conservation of bats in the dry regions of Madagascar. *Animal Conservation*, 8: 153-165.
- Goodman, S. M., Jenkins, R. K. B. & Ratrimomanarivo, F. H. 2005b.** A review of the genus *Scotophilus* (Chiroptera: Vespertilionidae) on Madagascar, with description of a new species. *Zoosystema*, 27: 867-882.
- Goodman, S. M., Ratrimomanarivo, F. H. & Randrianandrianina, F. 2006.** A new species of *Scotophilus* (Chiroptera: Vespertilionidae) from western Madagascar. *Acta Chiropterologica*, 8: 21-37.
- Goodman, S. M., Rakotondraparany, F. & Kofoky, A. F. 2007a.** The description of a new species of *Myzopoda* (Myzopodidae: Chiroptera) from western Madagascar. *Mammalian Biology*, 72: 65-81.

- Goodman, S. M., Ryan, K. E., Maminirina, C. P., Fahr, J., Christidis, L. & Appleton, B. 2007b.** Specific status of populations on Madagascar referred to *Miniopterus fraterculus* (Chiroptera: Vespertilionidae), with description of a new species. *Journal of Mammalogy*, 88: 1216-1229.
- Goodman, S. M., Jansen van Vuuren, B., Ratrimomanarivo, F., Probst, J.-M. & Bowie, R. C. K. 2008a.** Specific status of populations in the Mascarene Islands referred to *Mormopterus acetabulosus* (Chiroptera: Molossidae), with description of a new species. *Journal of Mammalogy*, 89: 1316-1327.
- Goodman, S. M., Ratrimomanarivo, F. H., Ranivo, J. & Cardiff, S. G. 2008b.** The hunting of microchiropteran bats in different portions of Madagascar. *African Bat Conservation News*, 16: 4-7.
- Goodman, S. M., Bradman, H. M., Maminirina, C. P., Ryan, K. E., Christidis, L. L. & Appleton, B. 2008c.** A new species of *Miniopterus* (Chiroptera: Miniopteridae) from lowland southeastern Madagascar. *Mammalian Biology*, 73: 199-213.
- Goodman, S. M., Maminirina, C. P., Weyeneth, N., Bradman, H. M., Christidis, L., Ruedi, M. & Appleton, B. 2009a.** The use of molecular and morphological characters to resolve the taxonomic identity of cryptic species: The case of *Miniopterus manavi* (Chiroptera, Miniopteridae). *Zoologica Scripta*, 38: 339-363.
- Goodman, S. M., Maminirina, C. P., Bradman, H. M., Christidis, L. & Appleton, B. 2009b.** The use of molecular phylogenetic and morphological tools to identify cryptic and paraphyletic species: examples from the diminutive long-fingered bats (Chiroptera: Miniopteridae: *Miniopterus*) on Madagascar. *American Museum Novitates*, 3669: 1-34.
- Goodman, S. M., Buccas, W., Naidoo, T., Ratrimomanarivo, F., Taylor, P. J. & Lamb, J. 2010a.** Patterns of morphological and genetic variation in western Indian Ocean members of the *Chaerephon 'pumilus'* complex (Chiroptera: Molossidae), with the description of a new species from Madagascar. *Zootaxa*, 2551: 1-36.
- Goodman, S. M., Maminirina, C. P., Bradman, H. M., Christidis, L. & Appleton, B. R. 2010b.** Patterns of morphological and genetic variation in the endemic Malagasy bat *Miniopterus gleni* (Chiroptera: Miniopteridae), with the description of a new species, *M. griffithsi*. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 48: 75-86.
- Goodman, S. M., Ramasindrazana, B., Maminirina, C. P., Schoeman, M. C. & Appleton, B. 2011.** Morphological, bioacoustical, and genetic variation in

- Miniopterus* bats from eastern Madagascar, with the description of a new species. *Zootaxa*, 2880: 1-19.
- Göpfert, M. C. & Wasserthal, L. T. 1995.** Notes on echolocation calls, food and roosting behaviour of the Old World sucker-footed bat *Myzopoda aurita* (Chiroptera, Myzopodidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 60: 1-8.
- Greenhall, A. M. & Schmidt, U. 1988.** *Natural history of vampire bats*. CRC Press, Boca Raton.
- Griffin, D. R. 1958.** *Listening in the dark*. Yale University Press, New Haven.
- Guindon, S. & Gascuel, O. 2003.** A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Systematic Biology*, 52: 696-704.
- Harper, G. J., Steininger, M. K., Tucker, C. J., Juhn, D. & Hawkins, F. 2007.** Fifty years of deforestation and forest fragmentation in Madagascar. *Environmental Conservation*, 34: 1-9.
- Harrison, D. L. 1959.** A new subspecies of lesser long-winged bat *Miniopterus minor* Peters, 1867, from the Comoro Islands. *Durban Museum Novitates*, 5: 191-196.
- Heller K.-G. & von Helversen, O. 1989.** Resource partitioning of sonar frequency bands in rhinolophoid bats. *Oecologia*, 80: 178-186.
- Hoofer, S. R. & Van Den Bussche, R. A. 2003.** Molecular phylogenetics of the chiropteran family Vespertilionidae. *Acta Chiropterologica*, 5 (supplement): 1-63.
- Humbert, H. 1955.** Les territoires phytogéographiques de Madagascar. Dans Les divisions écologiques du monde, moyen d'expression, nomenclature, cartographie. *Année biologique*, série 3, 31: 439-448.
- Humbert, H. 1965.** Description des types de végétation. Dans Notice de la carte Madagascar, pp. 46-84. *Travaux de la section scientifique et technique de l'institut français de Pondichéry*, hors séries n°6.
- Hurlbert, S. H. 1984.** Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, 54: 187-211.
- Hutcheon, J. M. 2003.** Frugivory by Malagasy bats. In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1205-1207. The University of Chicago Press, Chicago.
- Hutcheon, J. M. & Kirsch, J. A. W. 2006.** A moveable face: Deconstructing the Microchiroptera and a new classification of extant bats. *Acta Chiropterologica*, 8: 1-10.

- Hutson, A. M., Mickleburg, S. P. & Racey, P. A. 2001.** *Global status survey and conservation action plan - microchiropteran bats*. IUCN/SSC, Chiroptera Specialist Group, Gland and Cambridge.
- Ibáñez, C., Juste, J., García-Mudarra, J. L. & Agirre-Mendi, P. T. 2001.** Bat predation on nocturnally migrating birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 98: 9700-9702.
- Irwin, M. T., Wright, P. C., Birkinshaw, C., Fisher, B. L., Gardner, C. J., Glos, J., Goodman, S. M., Loiselle, P., Rabeson, P., Raharison, J.-L., Raherilalao, M. J., Rakotondravony, D., Raselimanana, A., Ratsimbazafy, J., Sparks, J. S., Wilmé, L. & Ganzhorn, J. U. 2010.** Patterns of species change in anthropogenically disturbed forests of Madagascar. *Biological Conservation*, 143: 2351-2362.
- Jacobs, D. S., Eick, G. N., Schoeman, M. C. & Matthee, C. A. 2006.** Cryptic species in an insectivorous bat, *Scotophilus dinganii*. *Journal of Mammalogy*, 87: 161-170.
- Jacobs, D. S., Barclay, R. M. R. & Walker, M. H. 2007.** The allometry of echolocation call frequencies of insectivorous bats: Why do some species deviate from the pattern? *Oecologia*, 152: 583-594.
- Jones, G. 1996.** Does echolocation constrain the evolution of body size in bats? In *Miniature vertebrates: The implications of small vertebrates*, ed. P. J. Miller. *Symposia of the Zoological Society of London*, 69: 111-128.
- Jones, G., Barlow, K. E. 2004.** Cryptic species of echolocating bats. In *Echolocation in bats and dolphins*, eds. J. A. Thomas, C. F. Moss & M. Vater, pp. 345-349. The University of Chicago Press, Chicago.
- Jones, G. & Holderied, M. W. 2007.** Bat echolocation calls: Adaptation and convergent evolution. *Proceedings of the Royal Society*, 274: 905-912.
- Jones, G. & Rydell, J. 2003.** Attack and defense interaction between echolocating bats and their prey. In *Bat ecology*, eds. T. H. Kunz & M. B. Fenton, pp. 301-345. The University of Chicago Press, Chicago.
- Jones, G. & Teeling, E. C. 2006.** The evolution of echolocation in bats. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 149-156.
- Jones, G., Morton, M., Hughes, P. M. & Budden, R. M. 1993.** Echolocation, flight morphology and foraging strategies of some West African hipposiderid bats. *Journal of Zoology*, 230: 385-400.
- Juste, J., Ferrández, A., Fa, J. E., Masefield, W. & Ibáñez, C. 2007.** Taxonomy of little bent-winged bats (*Miniopterus*, Miniopteridae) from the African islands of Sao

- Tomé, Grand Comoro and Madagascar, based on mtDNA. *Acta Chiropterologica*, 9: 27-37.
- Kalka, M. B., Smith, A. R. & Kalko, E. K. V. 2008.** Bats limit arthropods and herbivory in a tropical forest. *Science*, 320: 71.
- Kalko, E. K. V. & Schnitzler, H.-U. 1993.** Plasticity in echolocation signals of European pipistrelle bats in search flight: Implications for habitat use and prey detection. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33: 415-428.
- Kingston, T. & Rossiter, S. J. 2004.** Harmonic-hopping in Wallacea's bats. *Nature*, 429: 654-657.
- Kingston, T., Lara, M. C., Jones, G., Akbar, Z., Kunz, T. H. & Schneider, C. J. 2001.** Acoustic divergence in two cryptic *Hipposideros* species: A role for social selection? *Proceedings of the Royal Society B*, 268: 1381-1386.
- Klimov, P. B., Lekveishvili, M., Dowling, A. P. G. & O'Connor, B. M. 2004.** Multivariate analysis of morphological variation in two cryptic species of *Sancassania* (Acari: Acaridae) from Costa Rica. *Annals of the Entomological Society of America*, 97: 322-345.
- Kofoky, A. F., Andriafidison, D., Ratrimomanarivo, F., Razafimanahaka, H. J., Rakotondravony, D. & Racey, P. A. 2007.** Habitat use, roost selection and conservation of bats in Tsingy de Bemaraha National Park, Madagascar. *Biodiversity and Conservation*, 16: 1039-1053.
- Kofoky, A. F., Randrianandrianina, F., Russ, J., Raharinantenaina, I., Cardiff, S. G., Jenkins, R. K. B. & Racey, P. A. 2009.** Forest bats of Madagascar: Results of acoustic surveys. *Acta Chiropterologica*, 11: 375-392.
- Kruskop, S. V. & Eger, J. L. 2008.** A new species of tube-nosed bat *Murina* (Vespertilionidae, Chiroptera) from Vietnam. *Acta Chiropterologica*, 10: 213-220.
- Kunz, T. H. & Whitaker Jr., J. O. 1983.** An evaluation of fecal analysis for determining food habits of insectivorous bats. *Canadian Journal of Zoology*, 61: 1317-1321.
- 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.
- Kusch, J., Weber, C., Idelberger, S. & Koob, T. 2004.** Foraging habitat preferences of bats in relation to food supply and spatial vegetation structures in a western European low mountain range forest. *Folia Zoologica*, 53: 113-128.

- Law, B. & Chidel, M. 2002.** Tracks and riparian zones facilitate the use of Australian regrowth forest by insectivorous bats. *Journal of Applied Ecology*, 39: 605-617.
- Lawrence, B. D. & Simmons, J. A. 1982.** Echolocation in bats: The external ear and perception of the vertical positions of targets. *Science*, 218: 481-483.
- Lee, Y.-F. & McCracken, G. F. 2005.** Dietary variation of Brazilian free-tailed bats links to migratory populations of pest insects. *Journal of Mammalogy*, 86: 67-76.
- Louette, M. 1996.** Biogéographie, origine et évolution des oiseaux aux Comores. Dans *Biogéographie de Madagascar*, ed. W. R. Lourenço, pp. 337-348. ORSTOM, Paris.
- Mamokatra. 1999.** Etude pour l'élaboration d'un plan d'aménagement et de gestion au niveau de la Réserve Naturelle Intégrale de Tsimanampetsotsa. Diagnostic physico-bio-écologique. Deutsche Forstservice GmbH, Feldkirchen et Entreprise d'Etude de Développement Rural « Mamokatra », Antananarivo.
- Mayer, F., Dietz, C. & Kiefer, A. 2007.** Molecular species identification boosts bat diversity. *Frontiers in Zoology*, 4: 4. doi: 10.1186/1742-9994-4-4.
- Milhomem, S. S. R., Pieczarka, J. C., Crampton, W. G. R., Silva, D. S., De Souza, A. C. P., Carvalho Jr, J. R. & Nagamachi, C. Y. 2008.** Chromosomal evidence for a putative cryptic species in the *Gymnotus carapo* species-complex (Gymnotiformes, Gymnotidae). *BMC Genetics*, 9: 75. doi: 10.1186/1486/1471-2156-9-75.
- Miller, L. A. 1978.** Interactions between bats and green lacewings (*Chrysopa*, Insecta) in free flight. Paper presented at the Fifth International Bat Research Conference in Albuquerque, New Mexico.
- Miller, L. A. & Surlykke, A. 2001.** How some insects detect and avoid being eaten by bats: Tactics and countertactics of prey and predator. *BioScience*, 51: 570-581.
- Miller-Butterworth, C. M., Eick, G., Jacobs, D. S., Schoeman, M. C. & Harley, E. H. 2005.** Genetic and phenotypic differences between South African long-fingered bats, with a global miniopterine phylogeny. *Journal of Mammalogy*, 86: 1121-1135.
- Miller-Butterworth, C. M., Murphy, W. J., O'Brien, S. J., Jacobs, D. S., Springer, M. S. & Teeling, E. C. 2007.** A family matter: Conclusive resolution of the taxonomic position of the long-fingered bats, *Miniopterus*. *Molecular Biology and Evolution*, 24: 1553-1561.
- Moat, J. & Smith. P. 2007.** *Atlas de la végétation de Madagascar*. Royal Botanic Garden, Kew.

- Monadjem, A. P., Taylor, P. J., Cotterill, F. P. D. & Schoeman, M. C. 2010.** *Bats of central and southern Africa: A biogeographic and taxonomic synthesis*. Wits University Press, Johannesburg.
- Müller, B., Goodman, S. M. & Peichl, L. 2007.** Cone photoreceptor diversity in the retinas of fruit bats (Megachiroptera). *Brain Behavior and Evolution*, 70: 90-104.
- Nakayama, C., Jégu, M., Porto, J. I. R. & Feldberg, E. 2001.** Karyological evidence for a cryptic species of piranha within *Serrasalmus rhombeus* (Characidae, Serrasalminae) in the Amazon. *Copeia*, 2001: 866-869.
- Narins, P. M. 1993.** Divergence of acoustic communication systems of two sibling species of eleutherodactylid frogs. *Copeia*, 4: 1089-1090.
- Nicoll, M. E. & Langrand, O. 1989.** *Madagascar : Revue de la conservation et des Aires protégées*. WWF, Gland.
- Novacek, M. J. 1985.** Evidence for echolocation in the oldest known bats. *Nature*, 315: 140-141.
- O'Farell, M. J., Miller, B. W. & Gannon, W. L. 1999.** Qualitative identification of free-flying bats using the Anabat detector. *Journal of Mammalogy*, 80: 11-23.
- Obrist, M. K. 1995.** Flexible bat echolocation: The influence of individual, habitat and conspecifics on sonar signal design. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36: 207-219.
- Pagès, N., Muñoz-Muñoz, F., Talavera, S., Sarto, S., Lorca, C. & Núñez, J. I. 2009.** Identification of cryptic species of *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) in the subgenus *Culicoides* and development of species-specific PCR assays based on barcode regions. *Veterinary Parasitology*, 165: 298-310.
- Papadatou, E., Butlin, R. K. & Altringham, J. D. 2008.** Identification of bat species in Greece from their echolocation calls. *Acta Chiropterologica*, 10: 127-143.
- Parsons, S. & Jones, G. 2000.** Acoustic identification of twelve species of echolocating bat by discriminant function analysis and artificial neural networks. *The Journal of Experimental Biology*, 203: 2641-2656.
- Perrier de la Bâthie, H. 1921.** La végétation malgache. *Annales de l'institut botanico-géologique colonial de Marseille*, série 3, 9: 1-268.
- Peterson, R. L., Eger, J. L. & Mitchell, L. 1995.** Chiroptères. Vol. 24. *Faune de Madagascar*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Pettersson, L. 2001.** Batsound. *Bats*, 19: 10-12.

- Phillipson, P. B. 1996.** Endemism and non-endemism in the flora of south-west Madagascar. Dans *Biogéographie de Madagascar*, ed. W. R. Lourenço, pp. 125-136. ORSTOM, Paris.
- Popa-Lisseanu, A. G., Delgado-Huertas, A., Forero, M. G., Rodríguez, A., Arlettaz, R. & Ibáñez, C. 2007.** Bats' conquest of a formidable foraging niche: The myriads of nocturnally migrating songbirds. *PLoS ONE* 2(2): e205. doi:10.1371/journal.pone.0000205.
- Posada, D. 2008.** jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Molecular Biology and Evolution*, 25: 1253-1256.
- Raharinantenaina, I. M. O., Kofoky, A. F., Mbohoahy, T., Andriafidison, D., Randrianandrianina, F., Ramilijaona, O. R. & Jenkins, R. K. B. 2008.** *Hipposideros commersoni* (E. Geoffroy, 1813, Hipposideridae) roosting in trees in littoral forest, south-eastern Madagascar. *African Bat Conservation News*, 15: 2-3.
- Raheriarisena, M. 2005.** Régime alimentaire de *Pteropus rufus* (Chiroptera : Pteropodidae) dans la région sub-aride du sud de Madagascar. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 60: 255-264.
- Rajemison, B. & Goodman, S. M. 2007.** The diet of *Myzopoda schliemanni*, a recently described Malagasy endemic, based on scat analysis. *Acta Chiropterologica*, 9: 311-313.
- Rakotoarivelo, A. A., Ranaivoson, N., Ramilijaona, O. R., Kofoky, A. F., Racey, P. A. & Jenkins, R. K. B. 2007.** Seasonal food habits of five sympatric forest microchiropterans in western Madagascar. *Journal of Mammalogy*, 88: 959-966.
- Rakotoarivelo, A. A., Ralisata, M., Ramilijaona R. O., Rakotomalala, M. R., Racey, P. A. & Jenkins, R. K. B. 2009.** The food habits of a Malagasy giant: *Hipposideros commersoni* (E. Geoffroy, 1813). *African Journal of Ecology*, 47: 283-288.
- Rakotondramanana, C. F. 2011.** Des Molossidæ dans un arbre gîte de la région de Menabe central : description et biologie. *Malagasy Nature*, 5: 132-135.
- Rakotondramanana, C. F. & Goodman, S. M. 2011.** Inventaire de chauves-souris dans la concession forestière de Kirindy CNFEREF, Morondava, Madagascar. *Malagasy Nature*, 5: 109-120.
- Ralisata, M. 2005.** Contribution à l'étude du comportement alimentaire de la chauve-souris à nez feuillu : *Hipposideros commersoni commersoni* (CHIROPTERES ; HIPPOSIDERIDAE) dans le Parc National Ankarafantsika. Mémoire de D.E.A, Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo.

- Ralisata, M., Andriamboavonjy, F., R., Rakotondravony, D., Ravoahangimalala, O. R., Randrianandrianina, F. H. & Racey, P. A. 2010.** Monastic *Myzopoda*: The foraging and roosting ecology of a sexually segregated Malagasy endemic bat. *Journal of Zoology*, 282: 130-139.
- Ramasindrazana, B. 2008.** Aperçu de la biologie de reproduction, du régime alimentaire et de l'écologie des populations de chauves-souris (Microchiroptera) dans la station forestière d'Ivoloina, Région Atsinanana. Mémoire de D.E.A, Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo.
- Ramasindrazana, B. & Goodman, S. M. 2011.** Bats of the Beanka Forest, a limestone karstic zone near Maintirano, central western Madagascar. *Malagasy Nature*, 5: 121-128.
- Ramasindrazana, B., Rajemison, B. & Goodman, S. M. 2009.** The diet of the endemic bat *Myzopoda aurita* (Myzopodidae) based on fecal analysis. *Malagasy Nature*, 2: 159-163.
- Ramasindrazana, B., Goodman, S. M., Schoeman, M. C. & Appleton, B. 2011.** Identification of cryptic species of *Miniopterus* bats (Chiroptera: Miniopteridae) from Madagascar and the Comoros using bioacoustics overlaid on molecular genetic and morphological characters. *Biological Journal of the Linnean Society*, 104: 284-302.
- Randrianandrianina, F., Andriafidison, D., Kofoky, A. F., Ramilijaona, O., Ratrimomanarivo, F., Racey, P. A. & Jenkins, R. K. B. 2006.** Habitat use and conservation of bats in rainforest and adjacent human modified habitats in eastern Madagascar. *Acta Chiropterologica*, 8: 429-437.
- Ranivo, J. & Goodman, S. M. 2006.** Révision taxinomique des *Triaenops* malgaches (Mammalia, Chiroptera, Hipposideridae). *Zoosystema*, 28: 963-985.
- Ranivo, J. & Goodman, S. M. 2007a.** Variation géographique de *Hipposideros commersoni* de la zone sèche de Madagascar (Mammalia : Chiroptera : Hipposideridae). *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*, nouvelle série, 43: 5-21.
- Ranivo, J. & Goodman, S. M. 2007b.** Patterns of ecomorphological variation in the bats of western Madagascar: Comparisons among and between communities along a latitudinal gradient. *Mammalian Biology*, 72: 1-13.

- Rasoma, J. & Goodman, S. M. 2007.** Food habits of the Barn Owl (*Tyto alba*) in spiny bush habitat of arid southwestern Madagascar. *Journal of Arid Environments*, 69: 537-543.
- Ratovonamana, R.Y., Rajeriarison, C., Roger, E. & Ganzhorn, J. U. 2011.** Phenology of different vegetation types in Tsimanampetsotsa National Park, southwestern Madagascar. *Malagasy Nature*, 5: 14-38.
- Razakarivony, V., Rajemison, B. & Goodman, S. M. 2005.** The diet of Malagasy Microchiroptera based on stomach contents. *Acta Chiropterologica*, 9: 312-316.
- Roeder, K. D. & Treat, A. E. 1969.** The acoustic detection of bats by moths. Paper presented at the XI International Entomological Congress, Vienne.
- Ronquist, F. & Huelsenbeck, J. P. 2003.** MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19: 1572-1574.
- Russ, J. M. 1999.** *The bats of Britain and Ireland: Echolocation calls, sound analysis and species identification*. Alana Books, Belfast.
- Russ, J., Bennett, D., Ross, K. & Kofoky, A. F. 2003.** *The bats of Madagascar: A field guide with description of echolocation calls*. Viper Press, Glossop.
- Russell, A. L., Goodman, S. M. & Cox, M. P. 2008.** Coalescent analyses support multiple mainland-to-island dispersals in the evolution of Malagasy *Triaenops* bats (Chiroptera: Hipposideridae). *Journal of Biogeography*, 35: 995-1003.
- Russo, D. & Jones, G. 2000.** The two cryptic species of *Pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) occur in Italy: Evidence from echolocation calls. *Mammalia*, 62: 187-197.
- Russo, D. & Jones, G. 2002.** Identification of twenty-two bat species (Mammalia: Chiroptera) from Italy by analysis of time-expanded recordings of echolocation calls. *Journal of Zoology*, 258: 91-103.
- Rydell, J., Arita, H. T., Santos, M. & Granados, J. 2002.** Acoustic identification of insectivorous bats (order Chiroptera) of Yucatan, Mexico. *Journal of Zoology*, 257: 27-36.
- Saunders, M. B. & Barclay, R. M. R. 1992.** Ecomorphology of insectivorous bats: A test of predictions using two morphologically similar species. *Ecology*, 73: 1335-1345.
- Schnitzler, H.-U. & Kalko, E. K. V. 2001.** Echolocation by insect-eating bats. *BioScience*, 51: 557-569.
- Schober, W. & Grimmberger, E. 1991.** *Guide des chauves-souris d'Europe : Biologie-identification-protection*. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel.

- Schoeman, M. C. & Jacobs, D. S. 2003.** Support for the allotonic frequency hypothesis in an insectivorous bat community. *Oecologia*, 134: 154-162.
- Shiel, C., McAney, C., Sullivan, C. & Fairley, J. 1997.** *Identification of arthropod fragments in bat droppings*. The Mammal Society, London.
- Siemers, B. M. 2004.** Bats in the field and in a flight cage: Recording and analysis of their echolocation calls and behavior. In *Bat echolocation research: Tools, techniques and analysis*, eds. R. M. Brigham, E. K. V. Kalko, G. Jones, S. Parsons & H. J. G. A. Limpens, pp. 107-113. Bat Conservation International, Austin.
- Simmons, N. B. 2005.** Order Chiroptera. In *Mammal species of the world: A taxonomic and geographical reference*, 3rd edition, eds. D. E. Wilson & D. M. Reeder, pp. 312-529. John Hopkins University Press, Baltimore.
- Simmons, N. B., Seymour, K. L., Habersetzer, J. & Gunnell, G. F. 2008.** Primitive early Eocene bat from Wyoming and the evolution of flight and echolocation. *Nature*, 451: 818-821.
- Simó, M., Seguí, R. & Pérez-Miles, F. 2002.** The copulatory organs of the cryptic species *Lycosa thorelli* and *Lycosa carbonelli* and their hybrid progeny, with notes on their taxonomy (Araneae, Lycosidae). *The Journal of Arachnology*, 30: 140-145.
- Singaravelan, N. & Marimuthu, G. 2004.** Nectar feeding and pollen carrying from *Ceiba pentandra* by pteropodid bats. *Journal of Mammalogy*, 85: 1-7.
- Smith, M. F. & Patton, J. L. 1991.** Variation in mitochondrial cytochrome *b* sequence in natural populations of South American akodontine rodents (Muridae: Sigmodontinae). *Molecular Biology and Evolution*, 8: 85-103.
- Smith, P. 2007.** Les forêts sèches de l'Ouest. Dans *Atlas de la végétation de Madagascar*, eds. J. Moat & P. Smith, pp. 40-41. Royal Botanic Garden, Kew.
- Soarimalala, V. & Goodman, S. M. 2011.** *Les petits mammifères de Madagascar*. Association Vahatra, Antananarivo.
- Springer, M. S., Teeling, E. C., Madsen, O., Stanhope, M. J. & de Jong, W. W. 2001.** Integrated fossil and molecular data reconstruct bat echolocation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 98: 6241-6246.
- SPSS Inc. 1999.** SPSS release 10.0 for Windows. SPSS Inc, Chicago.
- Stanley, W. T. 2008.** A new species of *Mops* (Molossidae) from Pemba Island, Tanzania. *Acta Chiropterologica*, 10: 183-192.
- Swofford, D. L. 2003.** PAUP* 4.0: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Beta version 4.0b10. Sinauer Associates, Massachusetts.

- Szewczak, J. M. 2000.** A tethered zip-line arrangement for reliably collecting bat echolocation reference calls. *Bat Research News*, 41: 141.
- Szewczak, J. M. 2004.** Advanced analysis techniques for identifying bat species. In *Bat echolocation research: Tools, techniques and analysis*, eds. R. M. Brigham, E. K. V. Kalko, G. Jones, S. Parsons & H. J. G. A. Limpens, pp. 121-127. Bat Conservation International, Austin.
- Sztencel-Jablonka, A., Jones, G. & Bogdanowicz, W. 2009.** Skull morphology of two cryptic bat species: *Pipistrellus pipistrellus* and *P. pygmaeus* - A 3D geometric morphometrics approach with landmark reconstruction. *Acta Chiropterologica*, 11: 113-126.
- Tattersall, I. 1982.** *The primates of Madagascar*. Columbia University Press, New York.
- Taylor, P. J. 2000.** *The bats of southern Africa*. University of Natal Press, Pietermaritzburg.
- Taylor, P. J., Geiselman, C., Kabochi, P., Agwanda, B. & Turner, S. 2005.** Intraspecific variation in the calls of some African bats (Order Chiroptera). *Durban Museum Novitates*, 30: 24-37.
- Thabah, A., Rossiter, S. J., Kingston, T., Zhang, S., Parsons, S., Mya Mya, K., Zubaid, A. & Jones, G. 2006.** Genetic divergence and echolocation call frequency in cryptic species of *Hipposideros larvatus* s. l. (Chiroptera: Hipposideridae) from the Indo-Malayan region. *Biological Journal of the Linnean Society*, 88: 119-130.
- Vaughan, N., Jones, G. & Harris, S. 1997.** Habitat use by bats (Chiroptera) assessed by means of a broadband acoustic method. *Journal of Applied Ecology*, 34: 716-730.
- Weaver, K. N., Alfano, S. E., Kronquist, A. R. & Reeder, D. M. 2009.** Healing rates of wing punch wounds in free-ranging little brown *Myotis* (*Myotis lucifugus*). *Acta Chiropterologica*, 11: 220-223.
- Weller, T. J., Scott, S. A., Rodhouse, T. J., Ormsbee, P. C. & Zinck, J. M. 2007.** Field identification of the cryptic vespertilionid bats, *Myotis lucifugus* and *M. yumanensis*. *Acta Chiropterologica*, 9: 133-147.
- Weyeneth, N., Goodman, S. M., Stanley, W. T. & Ruedi, M. 2008.** The biogeography of *Miniopterus* bats (Chiroptera: Miniopteridae) from the Comoro Archipelago inferred from mitochondrial DNA. *Molecular Ecology*, 17: 5205-5219.
- Weyeneth, N., Goodman, S. M., Appleton, B., Wood, R. & Ruedi, M. 2011.** Wings or winds: Inferring bat migration in a stepping-stone archipelago. *Journal of Evolutionary Biology*, 24: 1298-1306.

- Whitaker Jr., J. O. 1988.** Food habits analysis of insectivorous bats. In *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, ed. T. H. Kunz, pp. 171-189. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Whitaker Jr., J. O., Maser, C. & Cross, S. P. 1981.** Food habits of eastern Oregon bats, based on stomach and scat analysis. *Northwest Science*, 55: 281-292.
- Whitaker Jr., J. O., Shalmon, B. & Kunz, T. H. 1994.** Food and feeding habits of insectivorous bats from Israel. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 59: 74-81.
- Whitaker Jr., J. O., Neefus, C. & Kunz, T. H. 1996.** Dietary variation in the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis Mexicana*). *Journal of Mammalogy*, 77: 716-724.
- Whitaker Jr., J. O., McCracken, C. F. & Siemers, B. M. 2009.** Food habits analysis of insectivorous bats. In *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, 2nd edition, eds. T. H. Kunz & S. Parsons, pp. 567-592. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- William-Guillén, K., Perfecto, I. & Vandermeer, J. 2008.** Bats limit insect in a Neotropical agroforestry system. *Science*, 320: 70.

Sites web visités

- IUCN. 2011.** IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 12 August 2011.
- Spallanzani, L. 1794.** Lettere sul volo dei pipistrelli acciecati. In *Giornale de 'litterati tomo XCIII*. Downloaded in <http://pagesperso-orange.fr/bernard.langellier/mammiferes/chauve-souris.htm> visité le 23 septembre 2011.

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1. Photo de quelques espèces de la famille des Hipposideridae de Madagascar.



Triadenops furculus (Photo :
Beza Ramasindrazana, 2009)



Triadenops menamena (Photo :
Beza Ramasindrazana, 2009)



Hipposideros commersoni (Photo :
Beza Ramasindrazana, 2008)

Annexe 2. Morphologie de l'aile de *Miniopterus* spp. D : doigt, P : phalange



(Photo : Beza Ramasindrazana, 2009)

Annexe 3. Photo de quelques espèces de Miniopteridae de Madagascar.



M. aelleni (Photo : Beza Ramasindrazana, 2009)



M. brachytragos (Photo : Manuel Ruedi, 2007)



M. egeri (Photo : Manuel Ruedi, 2007)



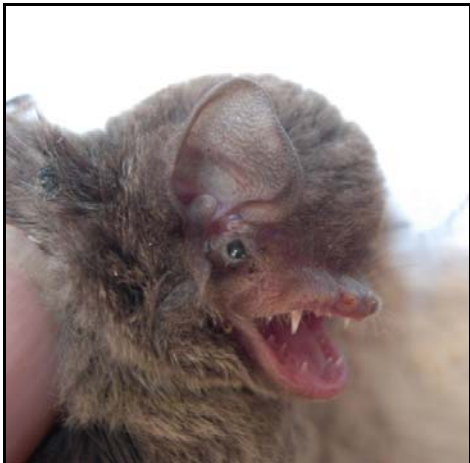
M. majori (Photo: Steven Goodman, 2009)



M. gleni (Photo : Beza Ramasindrazana, 2012)



M. petersoni (Photo: Steven Goodman, 2010)



M. griveaudi (Photo : Steven Goodman, 2009)



M. sororculus (Photo : Steven Goodman, 2009)

Annexe 4. Liste des individus utilisés dans le dictionnaire de l'écholocation de *Miniopterus* spp. incluant le numéro de terrain, le numéro de catalogue, la localité de collecte, le sexe, les méthodes d'enregistrements et la code au niveau de la banque de donnée.

Université d'Antananarivo, Département de Biologie Animale (UADBA), Antananarivo ; The Field Museum of Natural History (FMNH), Chicago. Certains individus n'ont pas encore été catalogué et sont précédés des initiales des collecteurs : SMG = Steven M. Goodman, RB = Ramasindrazana Beza). Des tissus additionnels provenant du National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C., anciennement connu sous the United States National Museum (USNM).

Espèces	N° de terrain	N° de catalogue	Localité	Sexe	Flight cage	Zip line	Banque de données
A) Individus récoltés							
<i>Miniopterus aelleni</i>	SMG 16545	FMNH 209243	Madagascar, Forêt de Beanka	Femelle	-	+	JF440219
<i>Miniopterus aelleni</i>	SMG 16552	UADBA 48146	Madagascar, Forêt de Beanka	Mâle	-	+	JF440220
<i>Miniopterus aelleni</i>	RB 176	UADBA 43288	Madagascar, Forêt de Beanka	Femelle	+	-	JF440222
<i>Miniopterus aelleni</i>	SMG 16642	FMNH-SMG 16642	Madagascar, Parc National d'Ankarana	Mâle	-	+	JF440221
<i>Miniopterus aelleni</i>	SMG 16644	FMNH-SMG 16644	Madagascar, Parc National d'Ankarana	Mâle	-	+	JF440223
<i>Miniopterus aelleni</i>	SMG 16645	UADBA 43291	Madagascar, Parc National d'Ankarana	Mâle	+	-	JF440224
<i>Miniopterus aelleni</i>	SMG 16646	FMNH-SMG 16646	Madagascar, Parc National d'Ankarana	Mâle	-	+	JF440225
<i>Miniopterus brachytragos</i>	RB 182	FMNH-RB 182	Madagascar, Parc National de Namoroka	Femelle	+	-	JF440226
<i>Miniopterus brachytragos</i>	RB 184	FMNH-RB 184	Madagascar, Parc National de Namoroka	Femelle	+	-	JF440227
<i>Miniopterus brachytragos</i>	RB 185	FMNH-RB 185	Madagascar, Parc National de Namoroka	Femelle	+	-	JF440228
<i>Miniopterus brachytragos</i>	RB 190	UADBA 43272	Madagascar, Parc National de Namoroka	Mâle	-	+	JF440229
<i>Miniopterus brachytragos</i>	RB 191	UADBA 43273	Madagascar, Parc National de Namoroka	Femelle	-	+	JF440230
<i>Miniopterus brachytragos</i>	RB 192	UADBA 43274	Madagascar, Parc National de Namoroka	Mâle	-	+	JF440231
<i>Miniopterus brachytragos</i>	RB 194	UADBA 43276	Madagascar, Parc National de Namoroka	Mâle	+	-	JF440232
<i>Miniopterus brachytragos</i>	RB 196	UADBA 43278	Madagascar, Vilanandro	Femelle	-	+	JF440233
<i>Miniopterus gleni</i>	SMG 16465	UADBA 43217	Madagascar, Grotte de Sarodrano	Mâle	+	-	JF440234
<i>Miniopterus gleni</i>	SMG 16467	UADBA 43219	Madagascar, Grotte de Sarodrano	Femelle	+	-	JF440235
<i>Miniopterus gleni</i>	SMG 16468	FMNH 209271	Madagascar, Grotte de Sarodrano	Mâle	+	-	JF440236
<i>Miniopterus gleni</i>	SMG 16536	FMNH 209250	Madagascar, Forêt de Beanka	Femelle	-	+	JF440237
<i>Miniopterus gleni</i>	SMG 16537	FMNH 209251	Madagascar, Forêt de Beanka	Femelle	-	+	JF440238

<i>Miniopterus gleni</i>	SMG 16539	UADBA 48139	Madagascar, Forêt de Beanka	Mâle	-	+	JF440239
<i>Miniopterus griffithsi</i>	SMG 16508	UADBA 43229	Madagascar, Grotte d'Androimpano	Mâle	+	-	JF440240
<i>Miniopterus griffithsi</i>	SMG 16509	FMNH 209274	Madagascar, Grotte de Vintany	Mâle	+	-	JF440241
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16434	UADBA 43190	Madagascar, Grotte de Belobaka	Mâle	+	-	JF440242
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16435	UADBA 43191	Madagascar, Grotte de Belobaka	Mâle	+	-	JF440243
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16436	UADBA 43192	Madagascar, Grotte de Belobaka	Femelle	+	-	JF440244
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16437	UADBA 43193	Madagascar, Grotte de Belobaka	Femelle	+	-	JF440245
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16438	UADBA 43194	Madagascar, Grotte de Belobaka	Femelle	+	-	JF440246
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16440	UADBA 43196	Madagascar, Grotte de Belobaka	Mâle	+	-	JF440247
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16441	FMNH 209256	Madagascar, Grotte de Belobaka	Femelle	+	-	JF440248
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16442	FMNH 209257	Madagascar, Grotte de Belobaka	Mâle	+	-	JF440249
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16514	FMNH 209247	Madagascar, Forêt de Beanka	Femelle	-	+	JF440250
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16515	FMNH 209248	Madagascar, Forêt de Beanka	Femelle	-	+	JF440251
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16543	UADBA SMG 16543	Madagascar, Forêt de Beanka	Femelle	-	+	JF440252
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16544	UADBA 48142	Madagascar, Forêt de Beanka	Mâle	-	+	pas de séquence
<i>Miniopterus griveaudi</i>	RB 25	UADBA 48160	Madagascar, Forêt de Beanka	Femelle	-	+	pas de séquence
<i>Miniopterus griveaudi</i>	RB 178	UADBA 43289	Madagascar, Forêt de Beanka	Femelle	+	-	JF440253
<i>Miniopterus griveaudi</i>	RB 181	UADBA 43290	Madagascar, Forêt de Beanka	Mâle	+	-	JF440254
<i>Miniopterus griveaudi</i>	RB 189	FMNH-RB 189	Madagascar, Parc National de Namoroka	Mâle	+	-	JF440255
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16649	UADBA 43293	Madagascar, Parc National d'Ankarana	Mâle	-	+	pas de séquence
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16753	FMNH-SMG 16753	Union des Comores, Anjouan, Grotte de Buémoukolo	Mâle	-	+	JF440256
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16755	FMNH-SMG 16755	Union des Comores, Anjouan, Grotte de Buémoukolo	Femelle	-	+	pas de séquence
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16756	FMNH-SMG 16756	Union des Comores, Anjouan, Grotte de Buémoukolo	Mâle	+	-	pas de séquence
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16758	FMNH-SMG 16758	Union des Comores, Anjouan, Grotte de Buémoukolo	Mâle	+	-	pas de séquence
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16759	FMNH-SMG 16759	Union des Comores, Anjouan, Grotte de Buémoukolo	Mâle	+	-	JF440257
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16760	FMNH-SMG 16760	Union des Comores, Anjouan, Grotte de Buémoukolo	Mâle	+	-	pas de séquence

<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16761	FMNH-SMG 16761	Union des Comores, Anjouan, Grotte de Buémoukolo	Mâle	+	-	JF440258
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16762	FMNH-SMG 16762	Union des Comores, Anjouan, Grotte de Buémoukolo	Mâle	+	-	JF440259
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16718	FMNH-SMG 16718	Union des Comores, Grande Comore, Nyamaoui Panga	Mâle	+	-	JF440260
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16720	FMNH-SMG 16720	Union des Comores, Grande Comore, Nyamaoui Panga	Mâle	+	-	pas de séquence
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16721	FMNH-SMG 16721	Union des Comores, Grande Comore, Nyamaoui Panga	Femelle	+	-	JF440261
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16722	FMNH-SMG 16722	Union des Comores, Grande Comore, Hahaia	Mâle	+	-	JF440263
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16725	FMNH-SMG 16725	Union des Comores, Grande Comore, Hahaia	Mâle	+	-	JF440262
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 16726	FMNH-SMG 16726	Union des Comores, Grande Comore, Hahaia	Mâle	+	-	pas de séquence
<i>Miniopterus mahafaliensis</i>	SMG 16478	FMNH 209276	Madagascar, Grotte d'Andranoilovy	Femelle	+	-	JF440264
<i>Miniopterus mahafaliensis</i>	SMG 16479	FMNH 209277	Madagascar, Grotte d'Andranoilovy	Femelle	+	-	JF440265
<i>Miniopterus mahafaliensis</i>	SMG 16480	FMNH 209278	Madagascar, Grotte d'Andranoilovy	Mâle	+	-	JF440266
<i>Miniopterus mahafaliensis</i>	SMG 16493	UADBA 43220	Madagascar, Grotte d'Androimpano	Mâle	+	-	pas de séquence
<i>Miniopterus mahafaliensis</i>	SMG 16494	UADBA 43221	Madagascar, Grotte d'Androimpano	Mâle	+	-	JF440267
<i>Miniopterus mahafaliensis</i>	SMG 16495	UADBA 43222	Madagascar, Grotte d'Androimpano	Mâle	+	-	pas de séquence
<i>Miniopterus mahafaliensis</i>	SMG 16496	FMNH 209279	Madagascar, Grotte d'Androimpano	Femelle	+	-	JF440268
<i>Miniopterus mahafaliensis</i>	SMG 16497	FMNH 209280	Madagascar, Grotte d'Androimpano	Femelle	+	-	pas de séquence
<i>Miniopterus mahafaliensis</i>	SMG 16498	FMNH 209281	Madagascar, Grotte d'Androimpano	Mâle	+	-	JF440269
<i>Miniopterus majori</i>	SMG 16428	UADBA 43266	Madagascar, Station Forestière d'Angavokely	Mâle	+	-	pas de séquence
<i>Miniopterus majori</i>	SMG 16429	UADBA 43267	Madagascar, Station Forestière d'Angavokely	Mâle	+	-	pas de séquence
<i>Miniopterus majori</i>	SMG 16443	FMNH 209170	Madagascar, Grotte de Fandanana	Femelle	+	-	JF440270
<i>Miniopterus majori</i>	SMG 16447	UADBA 43200	Madagascar, Grotte de Fandanana	Mâle	+	-	JF440271
<i>Miniopterus majori</i>	SMG 16780	FMNH 209171	Madagascar, Grotte de Fandanana	Femelle	-	+	JF440272
<i>Miniopterus majori</i>	SMG 16782	FMNH 209173	Madagascar, Grotte de Fandanana	Mâle	-	+	JF440274
<i>Miniopterus majori</i>	SMG 16783	FMNH 209174	Madagascar, Grotte de Fandanana	Femelle	-	+	JF440275

<i>Miniopterus majori</i>	SMG 16784	UADBA 43253	Madagascar, Grotte de Fandanana	Mâle	-	+	JF440273
<i>Miniopterus majori</i>	SMG 16787	UADBA 43254	Madagascar, Grotte de Fandanana	Femelle	+	-	JF440276
<i>Miniopterus majori</i>	SMG 16788	FMNH 209175	Madagascar, Grotte de Fandanana	Mâle	+	-	JF440277
<i>Miniopterus majori</i>	SMG 16790	UADBA 43256	Madagascar, Grotte de Fandanana	Femelle	-	+	JF440278
<i>Miniopterus majori</i>	SMG 16793	UADBA 43258	Madagascar, Grotte de Fandanana	Mâle	-	+	JF440279
<i>Miniopterus 'manavi'</i>	SMG 16778	FMNH 209178	Madagascar, Grotte de Fandanana	Femelle	+	-	JF440280
<i>Miniopterus 'manavi'</i>	SMG 16779	FMNH 209179	Madagascar, Grotte de Fandanana	Femelle	+	-	JF440281
<i>Miniopterus petersoni</i>	SMG 16806	FMNH 209186	Madagascar, Manantantely	Mâle	+	-	HQ619936
<i>Miniopterus sororculus</i>	SMG 16431	UADBA 43269	Madagascar, Station Forestière d'Angavokely	Mâle	+	-	pas de séquence
<i>Miniopterus sororculus</i>	SMG 16448	FMNH 209180	Madagascar, Grotte de Fandanana	Femelle	+	-	JF440282
<i>Miniopterus sororculus</i>	SMG 16449	UADBA 43201	Madagascar, Grotte de Fandanana	Femelle	+	-	JF440283
<i>Miniopterus sororculus</i>	SMG 16450	UADBA 43202	Madagascar, Grotte de Fandanana	Mâle	+	-	JF440284
<i>Miniopterus sororculus</i>	SMG 16451	FMNH 209181	Madagascar, Grotte de Fandanana	Femelle	+	-	JF440285
<i>Miniopterus sororculus</i>	SMG 16452	FMNH 209182	Madagascar, Grotte de Fandanana	Femelle	+	-	JF440286
<i>Miniopterus sororculus</i>	SMG 16785	FMNH 209183	Madagascar, Grotte de Fandanana	Femelle	-	+	HQ619938
<i>Miniopterus egeri</i>	SMG 16602	FMNH 209160	Madagascar, Forêt de Sahafina	Femelle	+	-	HQ619952
<i>Miniopterus egeri</i>	SMG 16603	FMNH 209161	Madagascar, Forêt de Sahafina	Mâle	+	-	HQ619948
B) specimens additionnels							
<i>Miniopterus aelleni</i>	SMG 12812	FMNH 173070	Madagascar, Parc National d'Ankarana	Femelle			FJ232795
<i>Miniopterus brachytragos</i>	SMG 13052	FMNH 175846	Madagascar, Parc National de Namoroka	Mâle			FJ383151
<i>Miniopterus brachytragos</i>	SMG 13040	FMNH 175840	Madagascar, Parc National de Namoroka	Femelle			FJ383152
<i>Miniopterus griffithsi</i>	SMG 14594	FMNH 184215	Madagascar, Grotte d'Androimpano	Mâle			FJ619518
<i>Miniopterus griffithsi</i>	SMG 14595	FMNH 184216	Madagascar, Grotte d'Androimpano	Mâle			JF491435
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 15450	FMNH 194277	Union des Comores, Grande Comore, Nyamaoui Panga	Mâle			FJ232796
<i>Miniopterus griveaudi</i>	SMG 15446	FMNH 194273	Union des Comores, Grande Comore, Panga Pachwa Myembe	Mâle			FJ383140
<i>Miniopterus mahafaliensis</i>	SMG 12649	FMNH 173197	Madagascar, Parc National de Tsimanampetsotsa	Mâle			FJ383160
<i>Miniopterus majori</i>	SMG 15415	FMNH 194083	Madagascar, Grotte de Fandanana	Femelle			JF440287

<i>Miniopterus</i> <i>manavi</i>	FMNH SMG 15397 194074	Madagascar, Grotte de Fandanana	Femelle	FJ383130
<i>Miniopterus</i> <i>manavi</i>	FMNH SMG 14753 187662	Madagascar, Parc National de Ranomafana	Mâle	FJ383129
<i>Miniopterus</i> <i>petersoni</i>	USNM GKC 3318 577096	Madagascar, Cascade de Manantantely	Mâle	FJ383131
<i>Miniopterus</i> <i>petersoni</i>	USNM GKC 3319 577097	Madagascar, Cascade de Manantantely	Femelle	EU091258
<i>Miniopterus</i> <i>petersoni</i>	FMNH SMG 15833 194136	Madagascar, Cascade de Manantantely	Mâle	EU091257
<i>Miniopterus</i> <i>sororculus</i>	FMNH SMG 13573 177264	Madagascar, Station Forestière d'Antsampandrano	Femelle	DQ899773
<i>Miniopterus</i> <i>fraterculus</i>	AJ841975			AJ841975

Annexe 5. Installation des pièges malaises dans le Parc National de Tsimanampetsotsa.



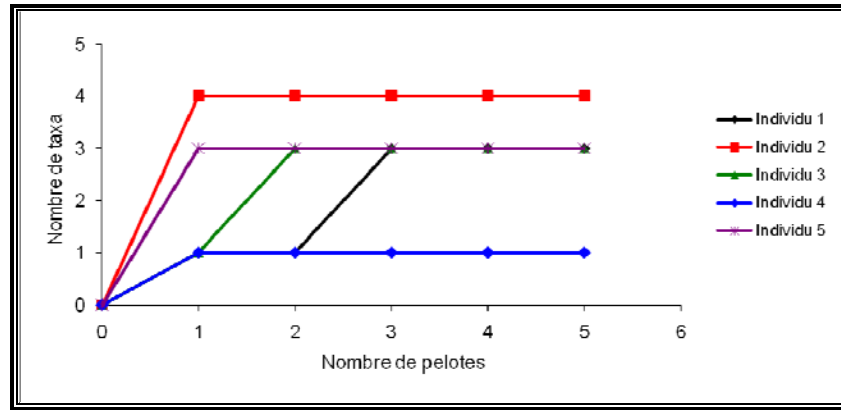
Piège malaise installé au niveau de la savane (Photo : Beza Ramasindrazana, 2009)



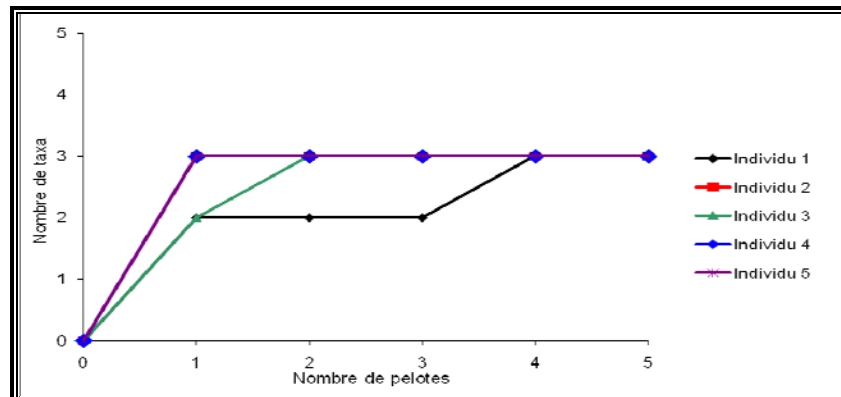
Piège malaise installé au niveau de la canopée accroché à un arbre (Photo : Beza Ramasindrazana, 2009)

Annexe 6. Variation du nombre de taxa recensés en fonction du nombre de pelotes analysés par individu pour chaque espèce.

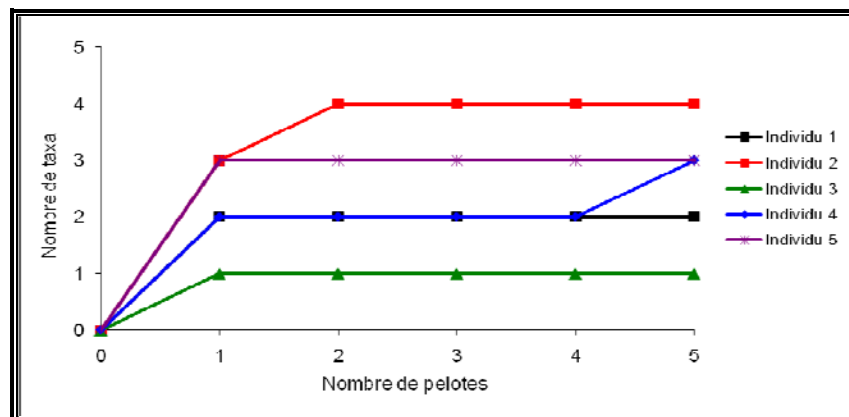
1. *Miniopterus mahafaliensis*



2. *Triaenops furculus*



3. *Triaenops menamena*



GLOSSAIRE

Allométrie : elle exprime la corrélation entre la taille d'un organisme (comme la longueur de l'avant-bras) et certains de ses paramètres biologiques (comme la fréquence d'énergie maximale).

Allopatrie : Qui ne se côtoie pas ; deux populations allopatriques occupent des aires de répartition disjointes.

Ecotone : zone de transition écologique entre deux écosystèmes. Par exemple, le passage de la savane à la forêt.

Espèces convergentes : espèces qui partagent des ressemblances morphologiques

Espèces cryptiques : espèces difficiles à discerner d'après leur morphologie mais qui présentent une divergence génétique.

Espèces sœurs : Se dit généralement d'espèces extrêmement proches pouvant cohabiter mais qui ne se reproduisent pas entre elles.

Espèces synanthropiques : espèces d'animaux sauvages vivant à proximité de l'homme.

Expansion temporelle : méthode permettant de convertir un ultrason en un son audible à l'homme. Cet ultrason est enregistré et ralenti par un facteur (10 par exemple).

Fréquence constante (FC ou CF) : une onde dont la fréquence ne varie pas au cours en fonction du temps.

Fréquence d'énergie maximale (FmaxE) : fréquence contenant le maximum d'énergie

Fréquence modulée (FM) : La fréquence est modulée quand elle varie brusquement au cours d'une courte durée vers une fréquence terminale plus basse (par exemple allant de 60 à 30 kHz en 5 ms).

Fréquence quasi-constante (FQC ou QFC) : Le signal couvre une bande de fréquences très étroite (< 5 kHz), et prend presque l'allure et la sonorité d'une fréquence constante. On parle alors de QFC. Ce type de signal permet à une chauve-souris de sonder l'environnement loin devant elle. Il lui fournira cependant en écho une information limitée comme la présence ou l'absence d'une proie ou d'un obstacle.

Gîte diurne : lieu ou endroit où les espèces se reposent pendant le jour.

Holotype : un individu qui a été indiqué comme espèce type d'un taxon lors de sa description.

Kilohertz : unité de mesure de la fréquence. 1 kilohertz = 1000 hertz ; 1 hertz = 1 vibration par seconde.

Localité type : Localité où l'holotype d'une espèce a été récoltée.

Longueur d'onde : la plus courte distance séparant deux points de l'onde strictement identiques à un instant donné.

Onde : Une onde est un phénomène physique se propageant et qui se reproduit identique à lui-même un peu plus tard dans le temps et un peu plus loin dans l'espace.

Paraphylétique : En systématique, un groupe est dit paraphylétique quand il ne rassemble pas tous les descendants d'une espèce souche. Le groupe paraphylétique est fondé sur une similitude héritée d'un ancêtre commun.

Paratype : Dans la nomenclature zoologique, un paratype est officiellement défini comme « Tout spécimen d'une série typologique autre que l'holotype ».

Sonogramme : représentation d'un son en terme de fréquence et de temps.

Sympatrie : Qui se côtoie dans leur aire géographique. Deux populations sympatriques vivent au même endroit.

Syntopie : partageant le même habitat au sein d'une même aire de répartition ou d'un gîte.

Topotype : Terme qui désigne un spécimen originaire de la localité-type de l'espèce.

Tragus : projection cartilagineuse située au niveau de l'oreille de certains groupes de chauves-souris comme les Vespertilionidae et les Miniopteridae.

Ultrason : son de haute fréquence généralement inaudible à l'oreille humaine et nécessite l'utilisation de matériel adéquat pour être exploitable.

LISTE DES PUBLICATIONS

- Ramasindrazana, B.** 2009. Bat inventory of the Ivoloïna Forestry Station, Atsinanana region, Madagascar. *African Bat Conservation News*, 21: 7-10.
- Ramasindrazana, B.**, Rajemison, B. & Goodman, S. M. 2009. The diet of the endemic bat *Myzopoda aurita* (Myzopodidae) based on fecal analysis. *Malagasy Nature*, 2: 159-163.
- Ramasindrazana, B.** & Goodman, S. M. 2011. Bats of the Beanka Forest, a limestone karstic zone near Maintirano, central western Madagascar. *Malagasy Nature*, 5: 121-128.
- Goodman, S. M., **Ramasindrazana, B.**, Maminirina, C. P., Schoeman, M. C. & Appleton, B. 2011. Morphological, bioacoustical, and genetic variation in *Miniopterus* bats from eastern Madagascar, with the description of a new species. *Zootaxa*, 2880: 1–19.
- Ramasindrazana, B.**, Goodman, S. M., Schoeman, M. C. & Appleton, B. 2011. Identification and species limits of cryptic species of *Miniopterus* bats (Chiroptera: Miniopteridae) from Madagascar and the Comoros using bioacoustics overlaid on molecular genetic and morphological characters. *Biological Journal of the Linnean Society*, 104: 284-302.

TITRE : ETUDES MORPHOLOGIQUE, TAXINOMIQUE ET BIOACOUSTIQUE DES CHAUVES-SOURIS INSECTIVORES DE MADAGASCAR : CAS DE BIO-ÉCOLOGIE DES MINIOPTERIDAE ET DES HIPPOSIDERIDAE

RESUME

Cette étude a été entreprise afin de rassembler des bases de données bio-écologiques à jour sur les Miniopteridae et les Hipposideridae de Madagascar en mettant en exergue le rôle de la méthode bioacoustique pour résoudre les problèmes taxinomiques et écologiques. Le renouvellement du catalogue de vocalisation de *Miniopterus* de la région malgache, en utilisant les caractères morphologiques, moléculaires et bioacoustiques, a permis de distinguer les espèces par leur cri. Avec ce catalogue bioacoustique en main, il a été possible de conduire une étude bio-écologique au sein du Parc National de Tsimanampetsotsa. L'analyse de l'habitat préférentiel des espèces de chauves-souris sympatriques du parc a révélé que les Molossidae et *Triaenops menamena* sont généralistes. En revanche, *M. mahafaliensis* et *T. furculus* sont plus actifs au niveau du fourré sec et cette activité diminue progressivement au niveau de la lisière forestière et de la savane. Concernant leur régime alimentaire respectif, *Hipposideros commersoni* consomme principalement des Coleoptera, tandis que *M. mahafaliensis*, *T. menamena* et *T. furculus* exploitent des Coleoptera principalement pendant la saison sèche et se nourrissent majoritairement de Lepidoptera pendant la saison humide. La fréquence d'énergie maximale des chauves-souris insectivores est inversement proportionnelle à la longueur de l'avant-bras. Seuls *M. aelleni* et *M. sororculus* dévient de cette allométrie, probablement à cause de la physique du son et du mode de communication.

Mots-clés : Echolocation, bio-écologie, chauves-souris insectivore, habitat préférentiel, régime alimentaire, allométrie, Parc National de Tsimanampetsotsa, Madagascar

ABSTRACT:

This study was undertaken to provide an updated bio-ecological data on Malagasy miniopterid and hipposiderid bats especially by determining the role of the bioacoustic method in resolving some taxonomical and ecological questions. A reworking of the bioacoustic dictionary of the genus *Miniopterus* from the Malagasy region utilized morphological, molecular and bioacoustical characters. With this new echolocation library, it was possible to commence an ecological work on sympatric insectivorous species and the Tsimanampetsotsa National Park was chosen as the study site. Regarding the preferential habitat use of sympatric bats at this site, molossids and *Triaenops menamena* are almost generalists, while the activity of *M. mahafaliensis* and *T. furculus* decrease progressively from the dry thicket to the forest edge and the savanna. Concerning their diet, *Hipposideros commersoni* consumes principally Coleoptera, while *M. mahafaliensis*, *T. furculus*, and *T. menamena* exploit mainly Coleoptera during the dry season and Lepidoptera during the rainy season. The peak frequency and the forearm length show a negative correlation. This allometric relationship holds for all miniopterid and hipposiderid species. The exceptions are *M. aelleni* and *M. sororculus*, probably associated with physic aspects of sounds or communication.

Keywords: Echolocation, bioecology, insectivorous bats, preferential habitat, diet, allometry, Parc National de Tsimanampetsotsa, Madagascar.

Directeur de thèse :

Professeur RABETAFIKA Lydia

Co-directeur de thèse :

Docteur HDR GOODMAN Steven
Michael

Impétrant :

Nom et Prénom : RAMASINDRAZANA Beza

Adresse : BP 6208 Fiadanana, Antananarivo 101

Tél : +261 (0) 33 14 025 00

e-mail : ramasindrazana@gmail.com