

Survie et variation temporelle de la taille de la population de *Rousettus madagascariensis* (Chiroptera : Pteropodidae) de la Grotte des Chauves-souris d'Ankarana, Nord de Madagascar

Oliva S. Lalarivoniaina Noroalintseheno^{1,2},
Faneva I. Rajemison^{1,2} & Steven M. Goodman^{2,3}

¹Mention Zoologie et Biodiversité Animale, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo 101, Madagascar
E-mail : olivasantarni@gmail.com, iharantsoa.faneva@gmail.com

²Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar

³Field Museum of Natural History, 1400 South Lake Shore Drive, Chicago, Illinois 60605, USA
E-mail : sgoodman@fieldmuseum.org

Résumé

La taille de la population et la survie des individus de la colonie de *Rousettus madagascariensis* dans la Grotte des Chauves-souris d'Ankarana ont été estimées avec la méthode de Cormack-Jolly-Seber du programme MARK. Les analyses ont été faites avec 636 individus capturés et marqués, entre septembre 2014 et septembre 2015 durant lesquelles six individus ont été recapturés. La taille de la population estimée en septembre 2014, janvier 2015 et septembre 2015 sont respectivement de 1605 (IC 95 % : 684-2643), 2517 (IC 95 % : 1250-4000) et 1908 (IC 95 % : 675-3517). Le taux de survie moyen des mâles (0,682 ; IC 95 % : 0,047-1,137) excède celui des femelles (0,635 ; IC 95 % : 0,166-1,104) bien que la différence ne soit pas significative. Compte tenu de la durée de l'étude, ces données ne nous permettent pas de dégager la tendance démographique de la colonie.

Mots clés : taille de la population, survie, capture-marquage-recapture, *Rousettus madagascariensis*, programme MARK, Cormack-Jolly-Seber

Extended abstract

Understanding the dynamics of population cycling and survival rates over time are important aspects for successful management and conservation of a given

species. For most bat species, population dynamics and demographic parameters are poorly understood despite progress made in recent years to estimate and model data obtained from capture-mark-recapture studies. For *Rousettus madagascariensis*, one of three endemic fruit bat species occurring on Madagascar, previous estimates of the population at a day roost site in the Grotte des Chauves-souris, Ankarana, far north of the island, is limited to the work of Cardiff *et al.* (2009) and based on direct exit counts. Herein, we estimate survival and population size of this species in the same day roost colony based on capture-mark-recapture data.

Rousettus madagascariensis were captured using a harp trap placed at a constriction point in the cave either in the early evening, while they were exiting, or pre-dawn, while entering. Individual animals were marked with a metal ring bearing a unique number, placed on the thumb, as well as a system of wing punches. In total, during the three visits between September 2014 and September 2015, 636 individuals were captured and marked and six recaptured. The mark and recapture data were analyzed with the Cormack-Jolly-Seber model within the MARK program.

Estimates of colony size during the different visits were made, and calculated as 2517 individuals in January 2015, 1908 in September 2015, and 1605 in September 2014; these differences are not statistically significant. The results of this study provide some insights in differential average gender survival, with a tendency for males to exceed that of females, although the differences are not statistically significant. Further, monitoring of the population, particularly increasing the number of marked individuals, is needed to obtain more precise measures of population size and survival rates.

Key words: population size, survival, capture-mark-recapture, *Rousettus madagascariensis*, MARK, Cormack-Jolly-Seber model

Introduction

Le suivi périodique de la variation saisonnière de la taille de la population d'une espèce est nécessaire pour mener à bien sa conservation (Pryde *et al.*, 2005 ; Frick *et al.*, 2010). Cette connaissance peut nous informer sur la dynamique et l'état de santé d'une population donnée (Sripathi *et al.*, 2004 ; Kunz *et al.*, 2009 ; Papadatou *et al.*, 2011). La natalité, l'immigration, la mortalité et l'émigration sont des variables qui peuvent influencer ce paramètre et y entraîner des variations (Krebs, 1989). Ainsi, la méthode de capture-marquage-recapture a été élaborée afin d'estimer la taille de la population tout en considérant l'importance des quatre variables susmentionnées (Otis *et al.*, 1978 ; Lebreton *et al.*, 1992 ; Pradel, 1996).

Les chauves-souris sont des mammifères dotées d'une capacité à voler et qui ont des habitudes nocturnes (Banfield, 1977 ; Webb & Tidemann, 1996), ce qui rend difficile l'estimation de la taille de leur population par simple observation directe (Ransome, 1989 ; Frick *et al.*, 2007). L'application d'autres méthodes plus laborieuses comme la modélisation des données de capture-marquage-recapture sont donc nécessaires pour évaluer la taille de la population des chauves-souris (Lincoln, 1930 ; Otis *et al.*, 1978 ; Krebs, 1989). La méthode la plus utilisée dans le cas d'une population ouverte (Krebs, 1989) est celle de Cormack-Jolly-Seber qui peut estimer à la fois la taille de la population et la survie des individus (Seber, 1982).

Nombreuses sont les littératures disponibles sur ce sujet qui se réfèrent aux mammifères terrestres (Menkens & Anderson, 1988 ; Graham & Lambin, 2002 ; Wiewel *et al.*, 2007 ; Pacheco *et al.*, 2013). Bien que les chauves-souris représentent le quart des espèces de mammifères actuels (Simmons, 2005), peu d'études ont été faites concernant leur dynamique de population (Barclay & Harder, 2003), spécifiquement celles qui ont eu recours à la méthode de capture-marquage-recapture (Cheng & Lee, 2004 ; Wiles & Johnson, 2004). A Madagascar, les études menées relatives à ce sujet sont rares (Rakotondrazanany, 2011). C'est dans cette optique que nous avons effectué une étude démographique sur *Rousettus madagascariensis* dans la Grotte des Chauves-souris du Parc National d'Ankarana.

Rousettus madagascariensis est la plus petite des trois espèces de chauves-souris frugivores (famille des Pteropodidae) endémiques de Madagascar (Goodman, 2011). Elle gîte généralement dans

les grottes, les abris sous roches, les arbres creux et dans les feuillages denses des arbres à une altitude inférieure à 1000 m (MacKinnon *et al.*, 2003 ; Goodman, 2011). L'espèce est rencontrée partout à Madagascar, sauf dans l'extrême Sud-ouest et dans les régions montagneuses du Centre (Goodman & Ramasindrazana, 2013). La période d'accouplement de l'espèce coïncide avec la saison sèche et celle de la mise bas durant la saison humide. Son régime alimentaire est majoritairement frugivore mais occasionnellement elle consomme du pollen et du nectar (Andrianaivoarivelo, 2011).

Ainsi, les objectifs de la présente étude sont donc (1) d'évaluer le changement de l'effectif de la population au cours des trois périodes d'études en faisant une estimation de la taille de la population et (2) d'analyser le taux de survie des individus mâles et femelles.

Matériels et méthodes

Site d'étude

La collecte des données a été faite dans la Grotte des Chauves-souris (12°57'S, 49°07'E) du Parc National d'Ankarana, extrême Nord de Madagascar. Le parc se situe sur un ensemble de sol calcaire karstique avec des systèmes de grottes complexes et est recouvert par une forêt sèche caducifoliée (Cardiff & Befourouack, 2003). La Grotte des Chauves-souris est située dans la partie Est du parc à 3 km à l'ouest du village de Mahamasina (Figure 1). Elle est formée dans sa partie interne par deux chambres distinctes dont l'une est utilisée par *Rousettus madagascariensis* comme gîte diurne.

Capture-marquage-recapture

Trois sessions de capture-marquage-recapture au cours de trois descentes sur le terrain, ont été effectuées durant les deux années d'échantillonnages. La première et la dernière descente ont été menées successivement du 11 au 19 septembre 2014 et du 15 au 22 septembre 2015, moments de l'année qui correspondent à la saison sèche dans cette région, tandis que la deuxième a été réalisée du 6 au 12 janvier 2015, qui concorde avec la saison humide.

Les chauves-souris ont été capturées au moyen d'un piège harpe placé au niveau de l'ouverture, soit pendant la nuit au moment de leur sortie du gîte (entre 18h00 et 20h45), soit très tôt avant l'aube quand elles rentrent après la recherche de nourriture (entre 00h25 et 04h45). Chaque individu a été marqué avec

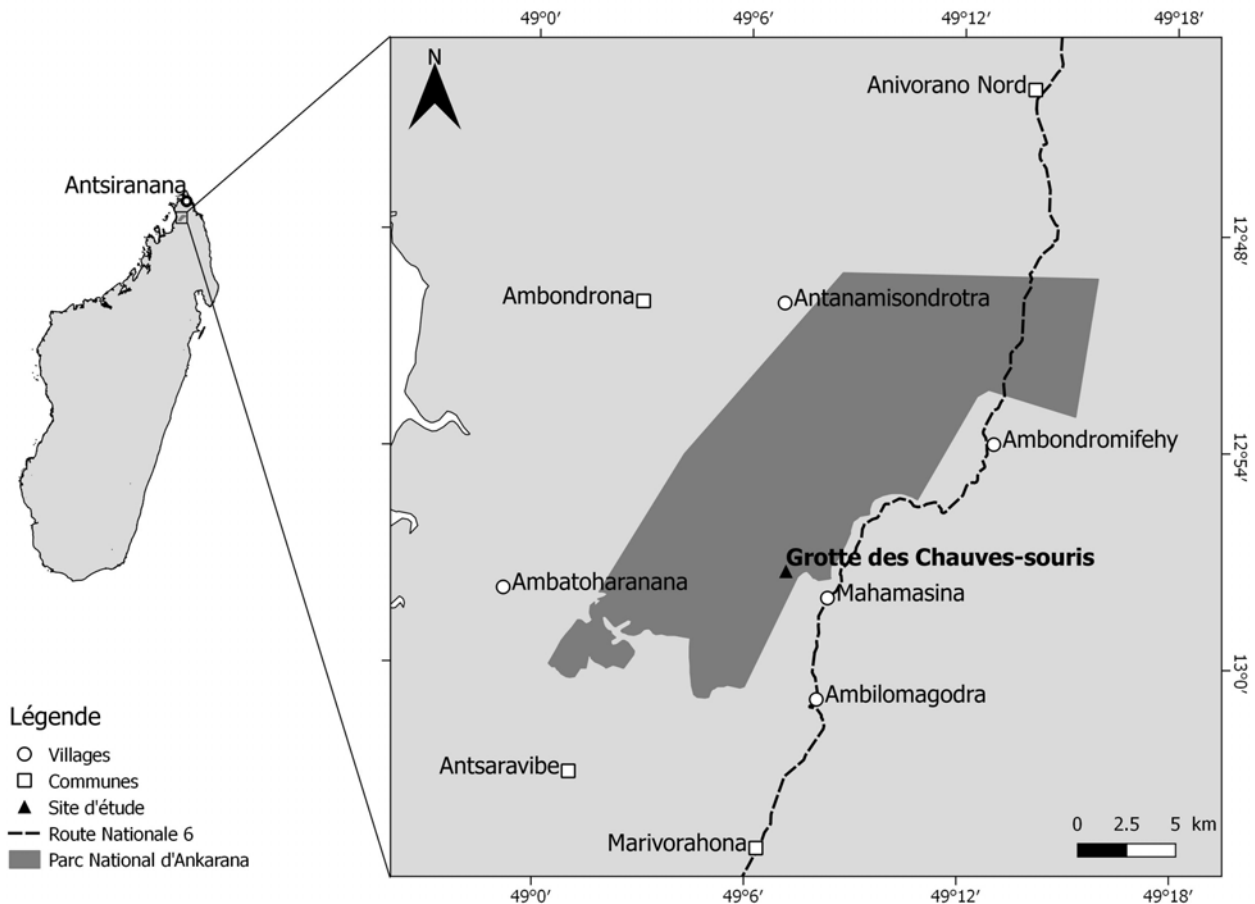


Figure 1. Localisation de la Grotte des Chauves-souris, Ankarana, nord de Madagascar (Source : F. I. Rajemison).

une bague sur leur pouce, et du « wing punch », qui consiste à percer la membrane des ailes en adoptant des positions différentes pour chaque descente. A chaque séance de capture, les individus déjà marqués sont notés et ceux nouvellement capturés ont été marqués avant qu'ils soient relâchés.

Détermination du sexe et de l'âge

A part le dimorphisme sexuel de taille et de poids, il existe d'autres traits morphologiques permettant la distinction entre les deux sexes, spécifiquement les organes sexuels (Racey, 1988). Un pénis bien visible permet la reconnaissance des mâles, tandis que les femelles possèdent deux mamelles ventrales.

Le cartilage de conjugaison des troisième et quatrième doigts ont été observés, en les éclairant à l'aide d'une lampe, afin de distinguer les juvéniles des adultes. Chez les juvéniles, l'ossification commence au niveau du cartilage et est marquée par une zone transparente, tandis que chez les adultes l'ossification, qui est complète, est caractérisée par une zone sombre (Stebbing, 1978).

Estimation de la taille de la population

Les estimations ont été réalisées avec le programme MARK (White & Burnham, 1999) qui est un logiciel bio-informatique adéquat pour l'analyse des données de capture-marquage-recapture (Pryde, 2003). Cette méthode permet d'évaluer à la fois la taille de la population et le taux de survie des individus d'une espèce donnée (Seber, 1982). Ainsi lors des estimations, il prend en compte les paramètres qui peuvent entraîner les variations de la taille de la population (Krebs, 1989). D'après les détails présentés dans le manuel de MARK (White & Burnham, 1999), chaque descente est définie comme une « session » de capture et chaque nuit de capture comme une « occasion ».

Taille de la population (N)

Les estimations de la taille de la population ont été faites sans distinction d'âge et de sexe. Les notations utilisées suivent celles de Jolly (1965) et les variables qui interviennent dans les estimations sont les suivantes :

n_t : nombre total d'animaux capturés à l'occasion t , ceux marqués et non marqués avec ($n_t = m_t + u_t$).

u_t : nombre d'animaux non marqués capturés à l'occasion t .

m_t : nombre d'animaux précédemment marqués capturés à l'occasion t .

s_t : nombre total d'animaux relâchés après l'occasion t .

R_t : nombre d'animaux relâchés à l'occasion t et recapturés après l'occasion t .

Z_t : nombre d'animaux marqués avant l'occasion t mais qui ne sont recapturés qu'après l'occasion t .

L'équation de base pour l'estimation de la taille de la population par la méthode de Cormack-Jolly-Seber (CJS) est la suivante :

$$\text{Taille de la population} = \frac{\text{estimation de la taille de la population marquée}}{\text{proportion des animaux marqués}}$$

Les animaux marqués au cours de l'étude sont divisés en deux groupes : (1) ceux qui sont recapturés et qui peuvent être identifiés et (2) ceux qui ne sont pas recapturés, c'est pourquoi la taille de la population marquée (M_t) est aussi estimée :

$$M_t = \frac{(s_t + 1) Z_t}{R_t + 1} + m$$

La proportion des animaux marqués est obtenue par la formule suivante :

$$\alpha_t = \frac{m_t + 1}{n_t + 1}$$

La taille de la population (N_t) peut donc être calculée par la relation :

$$N_t = \frac{M_t}{\alpha_t}$$

Taux de survie (ϕ_t)

Elle exprime la probabilité qu'un individu de la population à l'instant t est toujours vivant à l'instant $t+1$. Pour les calculs, les individus adultes de chaque session ont été catégorisés en mâles et femelles.

$$\text{Probabilité de survie} = \frac{\text{estimation de la taille de la population marquée à l'occasion } t+1}{\text{estimation de la taille de la population marquée à l'occasion } t}$$

$$\phi_t = \frac{M_t + 1}{M_t + (s_t + m_t)}$$

Un taux de survie ϕ_t égale à 1,0 signifie que tous les individus à l'occasion t survivent jusqu'à l'occasion $t+1$. Ce paramètre peut varier au fil du temps et peut différer entre les classes d'âge et le sexe.

Analyses statistiques

La différence entre la survie des deux sexes et celle entre les estimations de la taille de la population ont été testées avec le test de Wilcoxon. Le logiciel R 3.1.1 a été utilisé pour tous les tests statistiques et les estimations dont ces dernières nécessitent particulièrement l'utilisation du « Mark Recapture Analysis » version 2.16.4 (MacDonald *et al.*, 2005). Quant aux évaluations de la survie des individus, le logiciel MARK a été utilisé.

Résultats

Capture-marquage-recapture

Au total 639 individus ont été capturés et marqués : 252 en septembre 2014, 198 en janvier 2015 et 189 en septembre 2015. Le taux de recapture était faible, ne représentant seulement que six individus sur les 636, dont deux ont été recapturés en septembre 2014 et quatre en septembre 2015 (Tableau 1). Parmi les six recaptures, cinq individus sont des mâles.

Estimation de la taille de la population

Les résultats d'estimations de la taille de la population sont présentés dans le Tableau 2. La taille de la population fluctuait saisonnièrement tout au long des trois visites. En septembre 2014, un total de 1908 individus a été estimé. Ce nombre s'est considérablement élevé à 2517 individus en janvier 2015. Puis en septembre 2015, la taille de la population a diminué jusqu'à 1605 individus. Les résultats des estimations pour les trois sessions ont montré que l'effectif de la population est plus élevé en janvier. Pourtant les différences entre ces estimations ne sont pas statistiquement significatives (septembre 2014 par rapport à septembre 2015 : $w = 21$, $P = 0,71$; septembre 2014 par rapport à janvier 2015 : $w = 11$, $P = 0,18$; janvier 2015 par rapport à septembre 2015 : $w = 14$, $P = 0,36$).

Taux de survie

Les estimations saisonnières (septembre 2014, janvier 2015 et septembre 2015) de la survie des mâles et des femelles ont été obtenues en faisant la moyenne des estimations pour chaque occasion de capture (Tableau 3).

Il y a une variation apparente du taux de survie des individus au cours des trois saisons d'études (Tableau 4 et Figure 2). Cependant, aucune différence significative n'a été observée entre la survie des mâles et des femelles que ce soit pour le mois de janvier ($w = 15$, $P = 0,44$), ou pour les mois

Tableau 1. Résumé des résultats de capture-marquage-recapture des 24 occasions de captures durant les trois descentes. A cause d'un cyclone, aucune capture n'a été faite durant le sixième jour de janvier 2015 (quinzième occasion de capture).

| Dernière occasion de capture | Occasions de capture | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|-----------------------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----------------------------------|----|----|----|----|----|----|---------------------------------|----|----|----|----|----|----|----|
| | Septembre 2014 | | | | | | | | | Janvier 2015 | | | | | | | Septembre 2015 | | | | | | | |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 |
| 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2 | | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 3 | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 4 | | | | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 5 | | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 6 | | | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 7 | | | | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 8 | | | | | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 9 | | | | | | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 10 | | | | | | | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 11 | | | | | | | | | | | 0 | 0 | 0 | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 12 | | | | | | | | | | | | 0 | 0 | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 13 | | | | | | | | | | | | | 0 | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 14 | | | | | | | | | | | | | | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 15 | | | | | | | | | | | | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 16 | | | | | | | | | | | | | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 17 | | | | | | | | | | | | | | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 18 | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 19 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 20 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 21 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 22 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0 | 0 | 0 |
| 23 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0 | 0 |
| Pour les mâles | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Total marqués (m_t) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 1 | |
| Total non marqués (u_t) | 5 | 20 | 11 | 17 | 17 | 20 | 14 | 23 | 18 | 14 | 20 | 11 | 12 | 16 | - | 9 | 14 | 8 | 13 | 5 | 18 | 8 | 16 | 11 |
| Total capturés (n_t) | 5 | 20 | 11 | 17 | 17 | 21 | 15 | 23 | 18 | 14 | 20 | 11 | 12 | 16 | - | 9 | 14 | 8 | 13 | 5 | 19 | 8 | 17 | 12 |
| Total relâchés (S_t) | 5 | 20 | 11 | 15 | 17 | 21 | 15 | 23 | 17 | 14 | 20 | 11 | 12 | 16 | - | 9 | 14 | 8 | 13 | 5 | 19 | 8 | 17 | 12 |
| Total animaux capturés et marqués | 147 (121 adultes et 26 juvéniles) | | | | | | | | | 82 (49 adultes et 33 juvéniles) | | | | | | | 96 (87 adultes et 09 juvéniles) | | | | | | | |
| Pour les femelles | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Total marqués (m_t) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Total non marqués (u_t) | 11 | 4 | 14 | 8 | 13 | 13 | 18 | 12 | 12 | 19 | 9 | 23 | 25 | 20 | - | 20 | 16 | 18 | 6 | 6 | 16 | 11 | 6 | 13 |
| Total capturés (n_t) | 11 | 4 | 14 | 8 | 13 | 13 | 18 | 12 | 12 | 19 | 9 | 23 | 25 | 20 | - | 20 | 16 | 18 | 6 | 6 | 16 | 11 | 7 | 13 |
| Total relâchés (S_t) | 11 | 4 | 14 | 8 | 13 | 13 | 18 | 12 | 12 | 19 | 9 | 23 | 25 | 20 | - | 20 | 16 | 18 | 6 | 6 | 16 | 11 | 7 | 13 |
| Total animaux capturés et marqués | 105 (68 adultes et 37 juvéniles) | | | | | | | | | 116 (86 adultes et 30 juvéniles) | | | | | | | 93 (51 adultes et 42 juvéniles) | | | | | | | |
| Total animaux capturés et marqués pour chaque descente (juvénile) | 63 | | | | | | | | | 63 | | | | | | | 51 | | | | | | | |
| Total animaux capturés et marqués pour chaque descente (adulte) | 189 | | | | | | | | | 135 | | | | | | | 138 | | | | | | | |
| Total animaux capturés et marqués | 252 | | | | | | | | | 198 | | | | | | | 189 | | | | | | | |

Tableau 2. Estimations de la taille de la population (N), par la méthode de Cormack-Jolly-Seber (CJS), de *Rousettus madagascariensis* de la Grotte des Chauves-souris à Ankarana, pour les trois descentes.

| Année | Saison | Taille de la population (modèle CJS) | Intervalle de confiance à 95 % | |
|-------|--------------------------|--------------------------------------|--------------------------------|-----------|
| | | | Inférieur | Supérieur |
| 2014 | Saison sèche (septembre) | 1908 | 675 | 3517 |
| 2015 | Saison humide (janvier) | 2517 | 1250 | 4000 |
| 2015 | Saison sèche (septembre) | 1605 | 684 | 2643 |

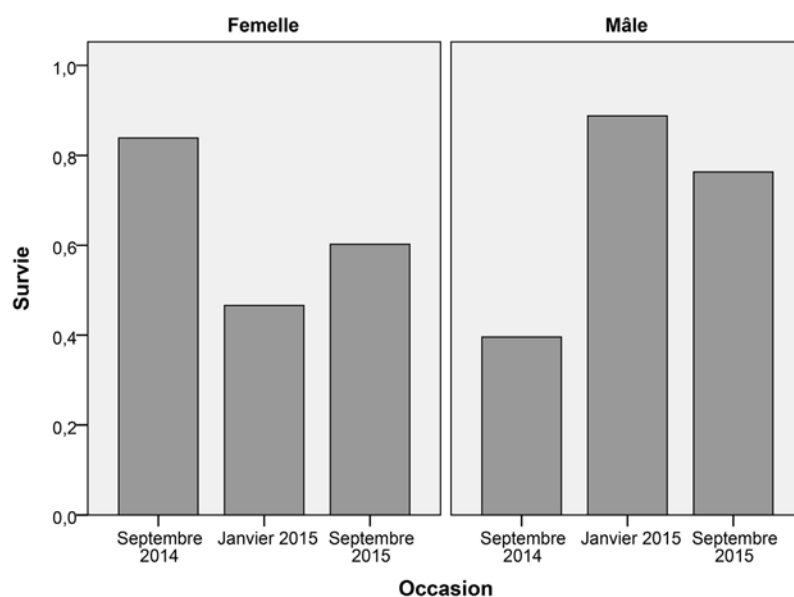
Tableau 3. Estimations des probabilités de survie (ϕ) pour les mâles et les femelles de *Rousettus madagascariensis* de la Grotte des Chauves-souris à Ankarana, par la méthode de Cormack-Jolly-Seber pour chaque occasion de capture durant les trois descentes successives. - : aucune valeur ne peut être calculée.

| Occasion de capture | Femelle | | | Mâle | | |
|---------------------|------------------------------|---------------------------------|-----------------------|------------------------------|---------------------------------|-----------------------|
| | Proportion d'animaux marqués | Taille de la population marquée | Probabilité de survie | Proportion d'animaux marqués | Taille de la population marquée | Probabilité de survie |
| 1 | - | - | - | - | - | - |
| 2 | - | - | - | 0,06 | 7,5 | - |
| 3 | - | - | - | 0,08 | 12 | 0,565 |
| 4 | - | - | - | 0,06 | 13 | 0,720 |
| 5 | - | - | - | - | - | - |
| 6 | 0,10 | 10 | - | 0,05 | 18 | 0,227 |
| 7 | 0,10 | 9 | 0,588 | - | - | - |
| 8 | 0,11 | 10 | 0,263 | - | - | - |
| 9 | 0,20 | 5 | 1,666 | 0,06 | 7,5 | 0,279 |
| 10 | 0,06 | 15 | 0,275 | 0,16 | 6 | 0,750 |
| 11 | 0,12 | 8 | 1,133 | 0,05 | 18 | 0,269 |
| 12 | 0,14 | 17 | 0,606 | 0,14 | 7 | 0,769 |
| 13 | 0,05 | 20 | 0,384 | 0,16 | 10 | 1,400 |
| 14 | 0,06 | 15 | 0,586 | 0,07 | 21 | 0,352 |
| 15 | - | - | - | - | - | - |
| 16 | 0,05 | 17 | 0,363 | 0,25 | 12 | 2,400 |
| 17 | 0,08 | 12 | 0,434 | 0,08 | 36 | 0,638 |
| 18 | 0,10 | 10 | 0,368 | 0,10 | 30 | 0,794 |
| 19 | 0,14 | 7 | 0,384 | 0,14 | 21 | 0,555 |
| 20 | 0,20 | 5 | 1,222 | 0,05 | 15 | 1,157 |
| 21 | 0,09 | 11 | - | 0,09 | 22 | 0,258 |
| 22 | - | - | - | 0,25 | 8 | 1,181 |
| 23 | - | - | - | 0,07 | 13 | - |
| 24 | - | - | - | - | - | - |

Tableau 4. Probabilités de survie selon les sexes pour chaque descente avec l'espérance de vie moyenne prévue pour tous les individus de *Rousettus madagascariensis* de la Grotte des Chauves-souris d'Ankarana.

| Année | Mois | Probabilité de survie (mâle) | Probabilité de survie (femelle) |
|-------|-----------|------------------------------|---------------------------------|
| 2014 | Septembre | 0,396 | 0,839 |
| 2015 | Janvier | 0,888 | 0,466 |
| 2015 | Septembre | 0,763 | 0,602 |

de septembre ($w = 5$, $P = 0,40$ pour 2014 ; $w = 9$, $P = 0,60$ pour 2015). Les taux de survie moyen de la colonie de septembre 2014 à septembre 2015 sont de 0,682 (IC 95 % : 0,047 - 1,137) pour les mâles et de 0,635 (IC 95 % : 0,166 - 1,104) pour les femelles. La survie des mâles est plus élevée que celle des femelles, mais cette différence n'est pas statistiquement significative ($w = 5$; $P = 0,91$).

**Figure 2.** Taux de survie des mâles et des femelles de *Rousettus madagascariensis* pour chaque occasion de capture.

Discussion

Capture-marquage-recapture

Le taux de recapture de *Rousettus madagascariensis* dans la Grotte des Chauves-souris a montré une variation suivant le sexe et la saison. Tout au long de l'étude, le taux de recapture des mâles excède largement celui des femelles. Pour *R. aegyptiacus*, une espèce de chauves-souris frugivore (Kwiecinski & Griffiths, 1999), le nombre de mâles adultes qui sortent du gîte diurne est plus élevé durant la saison sèche et ils sont nettement plus abondants que les femelles pendant cette saison (Korine *et al.*, 1999). C'est aussi le cas chez *R. madagascariensis*, les résultats de captures durant le mois de septembre, ont montrés que le sex-ratio des adultes est nettement en faveur des mâles (Lalarivoniaina *et al.*, en préparation), c'est pourquoi le taux de capture et de recapture entre les deux sexes diffèrent largement.

Le taux de recapture de 0,94 % obtenu chez *R. madagascariensis* est beaucoup plus faible par rapport à ceux de quelques études signalés dans la littérature pour la famille des Pteropodidae (Start, 1974 ; Heideman & Heaney, 1989), mais il équivaut à peu près aux taux de recapture obtenus par Coe (1975) et Wolton *et al.* (1982) chez les espèces de chauves-souris insectivores. Toutefois, la totalité des captures lors des études citées ci-dessus ont eu lieu dans les zones de passage ou de nourrissage alors que celle de la présente étude a été réalisée vers la sortie du gîte, à l'intérieur duquel les chauves-souris se rassemblent en colonie (Murray & Kunz, 2004). Or selon Heideman & Heaney (1989), il y a une variation considérable du taux de recapture suivant les endroits de capture. Tout ceci suggère alors que le taux de recapture durant cette étude était très faible. Les intervalles de confiances trop larges, qui expriment le manque de précision au niveau des estimations, sont dus à ce faible taux de recapture.

Taille de la population

La méthode de Cormack-Jolly-Seber ne permet pas l'estimation de la taille de la population pour la première et la dernière occasions de captures (Krebs, 1989 ; Sripathi *et al.*, 2004). Alors, nous déduisons qu'il y a une faille au niveau de ces estimations. Néanmoins, l'avantage de cette méthode est qu'elle ne reste pas dans le domaine descriptif, mais prend également en compte les paramètres démographiques (Krebs, 1989), qui jouent des rôles primordiaux dans le changement de

l'effectif d'une population. C'est pourquoi, elle est la plus recommandée dans l'analyse des données de capture-marquage-recapture (Keen & Hitchcock, 1980 ; Gerell & Lundberg, 1990 ; Sendor & Simon, 2003).

Comparé aux résultats de septembre 2014, l'effectif de la population en septembre 2015 est faible. Durant cette saison, les mâles retournent dans le gîte pour la reproduction (Papadatou *et al.*, 2009) et le taux de recapture est élevée, ce qui pourraient augmenter l'effectif de la population (Lettink & Armstrong, 2003). Compte tenu de l'insuffisance des données dont nous disposons sur l'écologie, la biologie et l'environnement de *Rousettus madagascariensis* dans la Grotte des Chauves-souris d'Ankarana, il est difficile de déterminer les facteurs qui ont pu entraîner cette diminution. Des hypothèses sont donc émises afin d'expliquer cette variation :

- 1) Un faible succès reproductif qui à une influence très importante sur la taille de la population (Korine *et al.*, 1999 ; Wilkinson & South, 2002).
- 2) Une chute de la survie des individus causée par les difficultés face à l'alimentation, les conditions climatiques sévères ou l'augmentation du niveau de prédation. Cette chute pourrait affecter la croissance de la population (Tuttle & Stevenson, 1982 ; Usman, 1986 ; Pryde *et al.*, 2005).

Taux de survie

La survie est un paramètre indépendant de l'espèce mais qui varie suivant les facteurs externes. La différence du taux de survie suivant le sexe est rencontrée chez beaucoup d'espèce de chauves-souris (Humphrey & Cope, 1976 ; Keen & Hitchcock, 1980 ; Gerell & Ludberg, 1990 ; Hoyle *et al.*, 2001). Néanmoins, la présente étude arrive au même résultat que celle de Sendor & Simon (2003) montrant qu'il n'y a pas de différence entre le taux de survie des mâles et celui des femelles. Plusieurs facteurs sont à l'origine de cette égalité : une dépense excessive d'énergie pour la lactation et le soin des petits chez les femelles, contre l'accouplement et l'activité fréquente chez les mâles (Keen & Hitchcock, 1980 ; Tidemann, 1993 ; Pryde *et al.*, 2005 ; Papadatou *et al.*, 2009).

Conclusion

Cette étude, par le biais de la méthode de Cormack-Jolly-Seber, a permis de connaître l'effectif de la population de *Rousettus madagascariensis* de la

Grotte des Chauves-souris d'Ankarana. En outre, elle a donné une évaluation de la survie des mâles et des femelles. La taille de la population dans cette grotte est estimée entre 1600 à 2500 individus et c'est durant la saison humide qu'ils sont les plus nombreux. Les moyennes des estimations, comparées à celles de Cardiff *et al.* (2009) qui est une étude basée sur le comptage direct mais a seulement été faite pendant la saison sèche, ne montrent pas de grande différence. En effet, ils ont pu trouver qu'en moyenne une colonie, y compris celle de la Grotte des Chauves-souris d'Ankarana, compte à peu près 1657 (\pm 318) individus. Les données utilisées dans cette étude découlent seulement de trois descentes, elle ne nous permet pas de connaître la tendance démographique ainsi que tous les autres paramètres de la population comme le taux de croissance ou de mortalité. Des études futures plus élargies devront donc être menées afin de pouvoir connaître le devenir de cette population.

Remerciements

Nous tenons à remercier le Mention Zoologie et Biodiversité Animale de l'Université d'Antananarivo et la Direction Régionale des Forêts pour leur aide dans les démarches administratives et pour la délivrance de l'autorisation de recherche (231/14/MEF/SG/DGF/DCB.SAP/SCB et 208/15/MEEMF/SG/DGF/DAPT/SCBT). Nous exprimons aussi notre profonde gratitude à l'égard du Directeur du Parc National d'Ankarana, Nicolas Salo, ainsi que tous les personnels du parc pour leur aide durant l'accomplissement des travaux sur le terrain. Nous remercions également Astelin Rajoby et Elidiot Razafimandimby pour leur assistance sur le terrain et Peter Taylor pour ses commentaires sur une version précédente du manuscrit.

Références bibliographiques

- Andrianaivoarivelo, R. A., Ramilijaona, O. R., Racey, P. A., Razafindrakoto, N. & Jenkins, R. K. B. 2011.** Feeding ecology, habitat use and reproduction of *Rousettus madagascariensis* Grandidier, 1928 (Chiroptera: Pteropodidae) in eastern Madagascar. *Mammalia*, 75: 53-68.
- Banfield, A. W. F. 1977.** *Les mammifères du Canada*. Musée National des Histoires Naturelles et Musée des Histoires Nationales du Canada, Québec.
- Barclay, R. M. R. & Harder, L. D. 2003.** Life histories of bats: Life in the slow lane. In *Bat ecology*, eds T. H. Kunz & M. B. Fenton, pp. 209-256. The University of Chicago Press, Chicago.
- Cardiff, S. G. & Befourouack, J. 2003.** La Réserve Spéciale de l'Ankarana. In *Paysage naturelle et biodiversité de Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 571-584. Publication Scientifique du Muséum, Paris.
- 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.
- Cheng, H.-C. & Lee, L.-L. 2004.** Temporal variations in the size and composition of formosan leafnosed bat (*Hipposideros terasensis*) colonies in central Taiwan. *Zoological Studies*, 43(4): 787-794.
- Coe, M. 1975.** Mammalian ecological studies on Mount Nimba, Liberia. *Mammalia*, 39: 523-580.
- Frick, F. W., Rainey, W. E. & Pierson, E. D. 2007.** Potential effects of environmental contamination on Yuma *Myotis* demography and population growth. *Ecological Applications*, 17(4): 1213-1222.
- Frick, F. W., Reynolds, S. D. & Kunz, T. H. 2010.** Influence of climate and reproductive timing on demography of little brown myotis *Myotis lucifugus*. *Journal of Animal Ecology*, 79: 128-136.
- Gerell, R. & Lundberg, K. 1990.** Sexual differences in survival rates of adult pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*) in south Sweden. *Oecologia*, 83: 401-404.
- Goodman, S. M. 2011.** *Les chauves-souris de Madagascar*. Association Vahatra, Antananarivo.
- Goodman, S. M. & Ramasindrazana, B. 2013.** Les chauves-souris ou ordre des Chiroptera. In *Atlas d'une sélection de vertébrés terrestres de Madagascar*, eds. S. M. Goodman & M. J. Raherilalao, pp. 173-209. Association Vahatra, Antananarivo.
- Graham, M. I. & Lambin, X. 2002.** The impact of weasel predation on cyclic field-vole survival: The specialist predator hypothesis contradicted. *Journal of Animal Ecology*, 71: 946-956.
- Heideman, P. D. & Heaney, L. R. 1989.** Population biology and estimates of abundance of fruit bats (Pteropodidae) in Philippine submontane rainforest. *Journal of Zoology*, 218: 565-586.
- Hoyle, S. D., Pople, A. R. & Toop, G. J. 2001.** Mark-recapture may reveal more about ecology than about population trends: Demography of a threatened ghost bat (*Macroderma gigas*) population. *Australian Ecology*, 26(1): 80-92.
- Humphrey, S. R. & Cope, J. B. 1976.** Population ecology of the little brown bat, *Myotis lucifugus*, in Indiana and north central Kentucky. *Special Publications, American Society of Mammalogists*, 4: 1-81.
- Jolly, G. M. 1965.** Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika*, 52: 225-247.
- Keen, R. & Hitchcock, B. H. 1980.** Survival and longevity of the little brown bat (*Myotis lucifugus*) in south eastern Ontario. *Journal of Mammalogy*, 61(1): 1-7.
- Korine, C., Izhaki, I. & Makin, D. 1999.** Population structure and emergence order in the fruit-bat

- (*Rousettus aegyptiacus*, Mammalia : Chiroptera). *The Zoological Society of London*, 232: 163-174.
- Krebs, J. C. 1989.** Estimating abundance and density: Mark-recapture techniques. In *Ecological methodology*, 2nd edition, ed. J. C. Krebs, pp. 21-83. The University of Chicago Press, Chicago.
- Kunz, T. H., Betke, M., Hristov, I. N. & Vonhof, J. M. 2009.** Method for assessing colony size, population size and relative abundance of bats. In *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, 2nd edition, eds. T. H. Kunz & S. Parson, pp. 133-157. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Kwieceński, G. G. & Griffiths, A. T. 1999.** *Rousettus aegyptiacus*. *Mammalian Species*, 611: 1-9.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K. P., Clobert, J. & Anderson, D. R. 1992.** Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: A unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62: 67-118.
- Lettink, M. & Armstrong, D. P. 2003.** An introduction to using mark-recapture analysis for monitoring threatened species. *Department of Conservation Technical Series*, 28: 5-32.
- Lincoln, F. C. 1930.** Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns. *United States Department of Agriculture Circular*, 118: 1-4.
- MacDonald, T., Regehr, E. & Bromaghin, J. 2005.** Analysis of mark-recapture data. Available online at: <https://cran.r-project.org/web/packages/mra/mra.pdf>.
- MacKinnon, J. L., Hawkins, C. E. & Racey, P. A. 2003.** Pteropodidae, fruit bats, *fanihy*, *angavo*. In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1299-1302. The University of Chicago Press, Chicago.
- Menkens, G. E. & Anderson, H. S. 1988.** Estimation of small mammals population size. *Ecology*, 69(6): 1952-1959.
- Murray, W. S. & Kunz, T. H. 2004.** Bats. In *Encyclopedia of caves*, eds. W. B. White & D. C. Culver, pp. 39-45. Academic Press, New York.
- Otis, D. L., Burnham, K. P., White, G. C. & Anderson, D. R. 1978.** Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monograph*, 62: 3-135.
- Pacheco, M., Kajin, M., Gentile, R., Zangrandi, P. L., Vieira, M. V. & Cerqueira, R. 2013.** A comparison of abundance estimators for small mammal populations. *Zoologia*, 30(2): 182-190.
- Papadatou, E., Butlin, R. K., Pradel, R. & Altringham, J. D. 2009.** Sex-specific roost movement and population dynamics of the vulnerable long-fingered bat, *Myotis capaccinii*. *Biological Conservation*, 142: 280-289.
- Papadatou, E., Ibanez, C., Pradel, R., Juste, J. & Gimenez, O. 2011.** Assessing survival in a multi-population system: A case study on bat populations. *Oecologia*, 165: 925-933.
- Pradel, R. 1996.** Utilization of capture-mark-recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics*, 52: 703-709.
- Pryde, M. A. 2003.** Using Program MARK for assessing survival in cryptic threatened species: Case study using long-tailed bats (*Chalinolobus tuberculatus*). *Department of Conservation Technical Series*, 28: 33-63.
- Pryde, A. M., O'Donnell, C. F. J. & Barker, R. J. 2005.** Factors influencing survival and long-term population viability of New Zealand long-tailed bats (*Chalinolobus tuberculatus*): Implications for conservation. *Biological Conservation*, 126: 175-185.
- Racey, P. A. 1988.** Reproductive assessment in bats. In *Ecological and behavioral method for the study of bats*, ed. T. H. Kunz, pp. 31-43. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Rakotondrazanany, F. H. 2011.** Evaluation de l'efficacité de la méthode de capture marquage recapture pour estimer la taille de population de *Hipposideros commersoni* dans la grotte de Mitsinjo Mariarano, Mahajanga II. Mémoire de DEA, Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Ransome, R. D. 1989.** Population changes of greater horseshoe bats studied near Bristol over the past twenty-six years. *Biological Journal of Linnean Society*, 38: 71-82.
- Seber, G. E. F. 1982.** *The estimation of animal abundance and related parameters*, 2nd edition. Edward Arnold, London.
- Sendor, T. & Simon, M. 2003.** Population dynamics of the pipistrelle bat: Effects of sex, age and winter weather on seasonal survival. *Journal of Animal Ecology*, 72: 308-320.
- Simmons, N. B. 2005.** Order Chiroptera. In *Mammal species of the world: A taxonomic and geographical reference*, eds. D. E. Wilson & D. M. Reeder, pp. 312-529. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Sripathi, K., Raghuram, H., Rajasekar, R., Karuppururai, T. & Abraham, G. 2004.** Population size and survival in the Indian false vampire bats *Megaderma lyra*. *Acta Chiropterologica*, 6(1): 145-154.
- Start, A. N. 1974.** The feeding biology in relation to food sources of nectarivorous bats (Chiroptera: Macrogloninae) in Malaysia. Ph.D. thesis, University of Aberdeen, Scotland.
- Stebbing, R. E. 1978.** Age determination in bats. In *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, ed. T. H. Kunz, pp. 1-30. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Tidemann, C. R. 1993.** Reproduction in the bats *Vespadelus vulturnus*, *V. regulus* and *V. darlingtoni* (Microchiroptera: Vespertilionidae) in coastal South-eastern Australia. *Australian Journal of Zoology*, 41: 21-35.
- Tuttle, M. D. & Stevenson, D. 1982.** Growth and survival of bats. In *Ecology of bats*, ed. T. H. Kunz, pp.105-150. Plenum Press, New York.
- Usman, K. 1986.** Some aspects of the population dynamics of the bat, *Rhinopoma hardwickei* in a cave system.

- Journal of Bombay Natural History Society*, 83: 120-129.
- Webb, N. J. & Tidemann, C. R. 1996.** Mobility of Australian flying-foxes: *Pteropus* sp. (Megachiroptera): Evidence from genetic variation. *Proceedings the Royal of Society Biological Sciences*, 263: 497-502.
- White, G. C. & Burnham, K. P. 1999.** Program MARK: Survival estimation from population of marked animals. *Bird Study*, 46: 120-139.
- Wiewel, A. S., Clark, R. W. & Sovada, M. A. 2007.** Assessing small mammal abundance with track-tube indices and mark-recapture population estimates. *Journal of Mammalogy*, 88(1): 250-260.
- Wiles, G. J. & Johnson, N. C. 2004.** Population size and natural history of Mariana fruit bats (Chiroptera: Pteropodidae) on Sarigan, Mariana Islands. *Pacific Science*, 58(4): 585-596.
- Wilkinson, G. S. & South, J. M. 2002.** Life history, ecology and longevity of bats. *Aging Cell*, 1: 124-131.
- Wolton, R. J., Arak, P. A., Godfray, H. C. J. & Wilson, R. P. 1982.** Ecological and behavioral studies of the West African savanna woodland. *Mammalia*, 46: 419-448.