

Variations morphométrique et moléculaire chez *Miniopterus majori* (Chiroptera : Miniopteridae) de Madagascar

Claudette P. Maminirina^{1,2}, Belinda Appleton³,
Helen M. Bradman³, Les Christidis⁴ & Steven M.
Goodman^{2,5}

¹Département de Biologie Animale, Université
d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo 101,
Madagascar

²Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar
E-mail : mcicie04@yahoo.fr

³Department of Genetics, The University of Melbourne,
Victoria 3010, Australie
E-mail: b.appleton@unimelb.edu.au

⁴Australian Museum, 6 College Street Sydney, NSW
2010, Australie et Department of Genetics, The Univer-
sity of Melbourne, Victoria 3010, Australie
E-mail: les.christidis@austmus.gov.au

⁵Field Museum of Natural History, 1400 South Lake
Shore Drive, Chicago, Illinois 60605, USA
E-mail : sgoodman@fieldmuseum.org et sgoodman@
vahatra.mg

Résumé

La variation géographique chez *Miniopterus majori* Thomas, 1906 a été étudiée dans différentes zones de Madagascar. Un total de 24 caractères morphologiques (sept externes, 12 crâniens et cinq dentaires) a été mesuré sur 77 spécimens adultes issus de 13 localités de collecte. Les individus de ces 13 localités ont été regroupés en sept « unités taxinomiques opérationnelles ». Quelques évidences subtiles de dimorphisme sexuel ont été trouvées chez cette espèce, en particulier avec les caractères crâniens, mais les spécimens mâles et femelles ont été combinés dans les analyses. Les résultats indiquent qu'il n'y a pas de variation géographique importante des caractères morphologiques de *M. majori* le long de l'axe latitudinale nord-sud de Madagascar. De même, aucune variation n'a été détectée en fonction de l'altitude des localités échantillonnées. L'axe 1 de l'analyse en composante principale (ACP) montre un morphotype commun entre tous les individus. Pourtant selon l'axe 2 de l'ACP on distingue deux groupes, la population de l'extrême sud-ouest et celle des zones d'altitude et l'Enato (Tolagnaro). Les données moléculaires indiquent moins de 1,2% de divergence pour des séquences échantillonnées sur une grande partie de la distribution géographique de *M. majori*, alors que 7% à 11% de divergence sépare *M. majori*

de tous les autres clades. Aucune structuration géographique n'apparaît chez les haplotypes de *M. majori* ce qui coïncide largement avec les analyses morphométriques.

Mots-clés : Variation géographique, morphologie, génétique, Chiroptera, Miniopteridae, *Miniopterus majori*, Madagascar

Extended abstract

Patterns of geographic variation in *Miniopterus majori* Thomas, 1906, were studied in different areas of Madagascar. It has a broad distribution in different portions of the island, but until recently a limited number of specimens were available to study patterns of geographic and genetic variation in this taxon. In general, it occupies caves and rock shelters for their day roost sites. This taxon has been reported from Grande Comore Island, but the locality information associated with these specimens maybe in error, and, hence, this species would be endemic to Madagascar. The holotype and paratypes collected at Imasindray (near Fandriana in the Central Highlands) were examined in The Natural History Museum, London. In total, 24 morphological characters were measured (7 external, 12 cranial, and 5 dental) from 77 adult specimens obtained at 13 localities on the island. Individuals from these localities were grouped into seven « operational taxonomic units ». Some evidence of sexual dimorphism was found in *M. majori*, particularly in cranial characters, but this variation was rather subtle and male and female specimens were combined in the analyses. No clear pattern of latitudinal or altitudinal variation in morphological characters was uncovered for this species. The first axis of a Principal Component Analysis (PCA) indicates no major morphological difference between the specimens used in this study. In comparison, the second axis of the PCA distinguishes two groups – the population in the extreme southwest and the balance of individuals from areas of the Central Highlands, with the exception of the individual from Enato (Tolagnaro), in the lowlands of the extreme southeast. The molecular genetic data indicate less than 1.2% sequence divergence across samples of *M. majori* from across most of its geographic range, while there is 7% to 11% sequence divergence between *M.*

majori and all other clades. There appears to be no geographic structuring in the *M. majori* haplotypes and this largely coincides with the morphometric analyses.

Introduction

Les membres du genre *Miniopterus* malgaches sont loin d'être bien connus et très peu d'études ont été faites sur ces animaux (Hill, 1993 ; Peterson *et al.*, 1995). Pourtant depuis la dernière décennie des chercheurs concentrent leurs efforts pour inventorier et documenter la distribution des espèces de chauves-souris sur l'ensemble de l'île de Madagascar (par exemple Goodman *et al.*, 2005), ce qui a augmenté le nombre de spécimens disponibles pour ce groupe d'animaux. Le présent manuscrit étudie la variation géographique de *M. majori* Thomas, 1906, de Madagascar.

Peterson *et al.* (1995) ont reconnu quatre espèces de *Miniopterus* sur Madagascar dont une, *M. gleni* est endémique à l'île, deux, *M. manavi* et *M. majori* ont une distribution qui compte Madagascar et les îles des Comores et la quatrième, *M. fraterculus* qui est une espèce partagée avec l'Afrique méridionale. Les études morphométriques et moléculaires réalisées sur *M. fraterculus* montrent que la population malgache est tout à fait différente de celles d'Afrique et représente au moins deux espèces endémiques de Madagascar et nouvelles pour la science (Goodman *et al.*, 2007, 2008). D'après Goodman & Maminirina (2007), les spécimens malgaches et comoriens de *M. majori* sont conspécifiques, mais l'information sur la localité des échantillons comoriens est probablement incorrecte, ce qui suggère que ces spécimens ont été en fait collectés à Madagascar.

Miniopterus majori a été décrit à partir des spécimens récoltés sur les Hautes Terres du centre de Madagascar et est généralement rencontré à des altitudes élevées (Peterson *et al.*, 1995 ; Eger & Mitchell, 2003) comprises entre 1000 et 1600 m. L'holotype provient d'Imasindrary, dans la région nord-est Betsileo, Province de Fianarantsoa (Thomas, 1906 ; Jenkins & Carleton, 2005). C'est une espèce qui utilise les grottes et abris sous roches pour leurs gîtes diurnes et qui a une large tolérance en termes d'habitats, occupant même des habitats dégradés et les habitations humaines.

Méthodologie

Spécimens

Pour bien étudier la variation géographique de *Miniopterus majori* de Madagascar, un total de 77 spécimens provenant de différents muséums ont été examinés (Annexe 1) ; ces derniers incluent The Natural History Museum (BMNH) de Londres (anciennement British Museum of Natural History), The Field Museum of Natural History (FMNH) de Chicago, le Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) de Paris et The Royal Ontario Museum (ROM) de Toronto. L'holotype de *M. majori* collecté à Imasindrary (région de Fandriana), a été examiné (BMNH 97.9.1.38) ainsi que deux autres spécimens de la même localité qui forment la série-type (BMNH 97.9.1.44 et 2000.82).

Mensurations

Soixante-dix-sept individus adultes de *Miniopterus majori* ont fait l'objet de relevés morphométriques. Pour chaque spécimen, presque toutes les mensurations externes (y compris le poids) ont été prises sur le terrain par SMG. Les mesures externes en millimètres ont été prises avec un double décimètre. Le poids en grammes a été relevé en utilisant une balance d'une précision de 0,5 g. Les mensurations crâniennes et dentaires sont données en millimètres et ont été mesurées par CPM à l'aide d'un pied à coulisse électronique d'une précision de 0,1 mm. Les dents supérieures sont mentionnées en lettres majuscules, les inférieures en minuscules. Chez les espèces de *Miniopterus* les individus adultes sont caractérisés par l'éruption complète de la troisième molaire, et par le crâne avec un basiosphénoïde fusionné.

Les mensurations des spécimens examinés suivent les méthodes standard (Stanley & Kock, 2004 ; Kearney & Seamark, 2005). En effet, six caractères externes, 12 crâniens et cinq dentaires ont été mesurés pour chaque spécimen.

Mesures externes

LT : longueur totale, du bout de la tête jusqu'à la dernière vertèbre caudale ; LQ : longueur de la queue, de la base du corps à la dernière vertèbre caudale ; PIED : longueur du pied, du talon à l'extrémité du doigt le plus long (les griffes sont exclues) ; OREIL : longueur de l'oreille, de la base de l'échancrure à l'extrémité du pavillon ; TR : longueur du tragus, de la base de tragus à son extrémité distale ; AB : longueur de l'os de l'avant-bras, du coude au poignet plié.

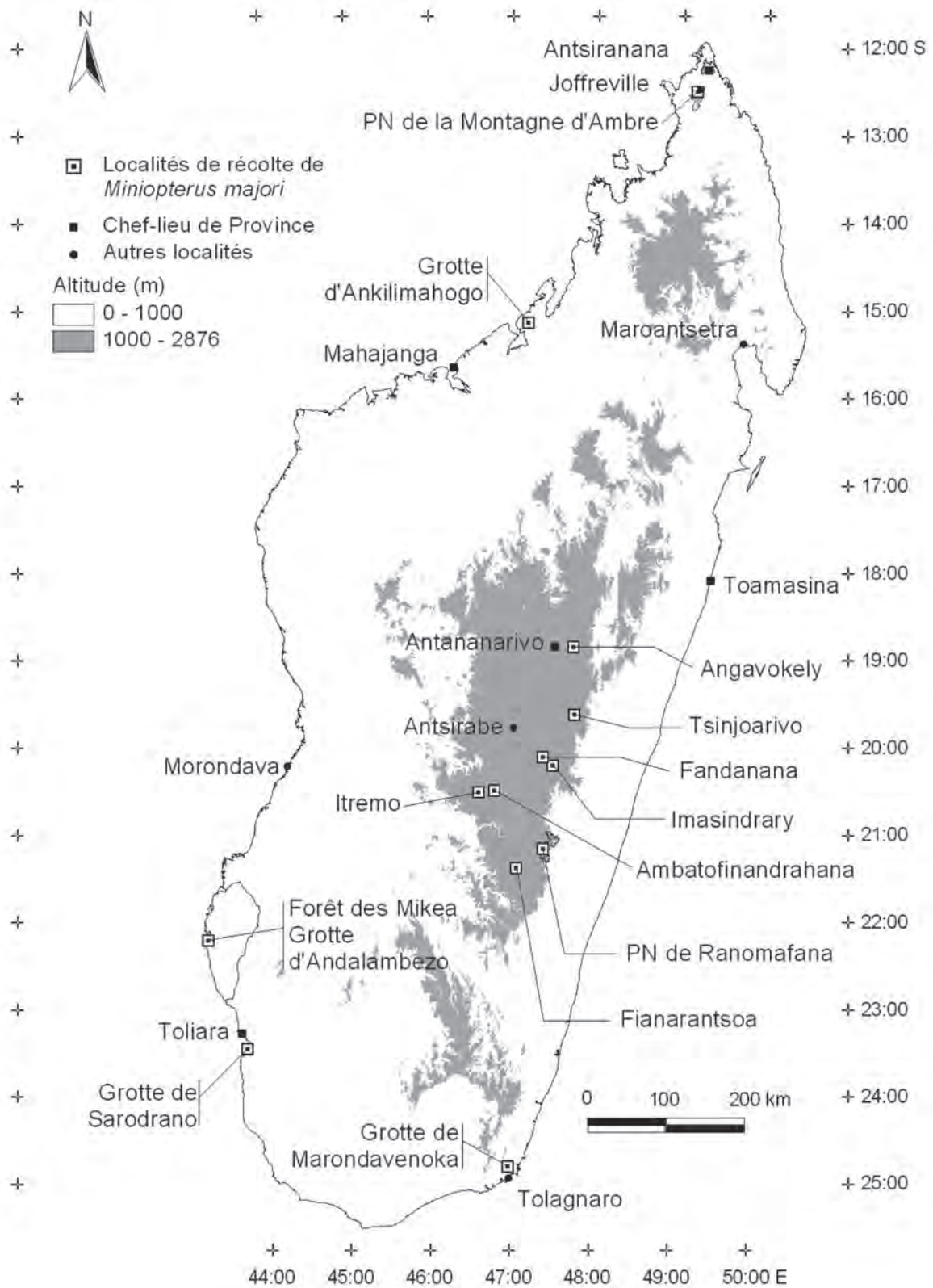


Figure 1. Carte de Madagascar présentant les différents sites d'étude.

Tableau 1. Les localités de récolte et les effectifs de *Miniopterus majori* adultes collectés pour chaque OTU.

OTU	Localités	Effectif	
		Mâles	Femelles
OTU 1	Montagne d'Ambre	1	1
OTU 2	Mahajanga	0	2
OTU 3	Ambatofinandrahana	6	4
OTU 4	Tsinjoarivo, Fandanana, Angavokely, Imasindrary	20	13
OTU 5	Itremo, Fianarantsoa	4	7
OTU 6	Ranomafana (Ifanadiana), Enato (Tolagnaro)	5	5
OTU 7	Sarodrano, Forêt des Mikea	2	6

Mesures crâniennes

LTC : longueur totale du crâne, de la partie postérieure extrême de l'occipital à la partie la plus antérieure de l'incisive supérieure ; LCC : longueur condylocanine, de la base du condyle occipital à la partie antérieure de la canine supérieure ; ZYGO : largeur du zygomatique, largeur au niveau de la partie la plus large du crâne entre les arcs zygomatiques ; LACRY : largeur du lacrymal, largeur à travers du rostre dorsalement aux protubérances proches du canal lacrymal ; POR : largeur postorbitale, largeur dorsale de la partie la plus étroite du crâne ; LBC : largeur de la boîte crânienne, la plus grande largeur du crâne ; HBC : hauteur de la boîte crânienne, du basioccipital jusqu'au sommet du crâne ; MAST : largeur du mastoïde, largeur du crâne au niveau du mastoïde ; PAL : longueur du palais, de la partie antérieure de l'incisive supérieure au bord antérieur de la fosse mésoptérygoïde ; LPP-mesop : longueur de l'arrière de l'émargination du prépalatal au bord antérieur de la fosse du mésoptérygoïde ; LM3-zygo : longueur de la ligne à travers la partie postérieure des troisièmes molaires supérieures à la portion distale de l'arc zygomatique ; MAND : longueur de la mandibule, longueur depuis l'alvéole de la première incisive inférieure jusqu'au milieu du condyle.

Mesures dentaires

C-C : la plus grande largeur entre les canines supérieures, largeur entre les bords externes des canines supérieures ; M3-M3 : largeur entre les dernières molaires supérieures, largeur entre les bords externes des troisièmes molaires supérieures ; C-M3 : rangée des dents maxillaires, de la partie antérieure de la canine à la partie postérieure de la troisième molaire supérieure ; I1-M3 : longueur entre l'I1 et M3, de la partie antérieure de la première incisive supérieure à la partie postérieure de la troisième molaire supérieure ; c-m3 : rangée des dents mandibulaires, de la partie antérieure de la canine à la partie postérieure de la troisième molaire inférieure.

Localités de récolte et analyses statistiques

Pour cette étude 13 différentes localités (Figure 1) ont été échantillonnées à travers Madagascar. Les individus de ces localités ont été combinés en unités taxinomiques opérationnelles (« operational taxonomic units ») ou OTU. L'idée de l'OTU présume qu'un groupe d'animaux définis sont très similaires dans les différentes localités géographiquement proches ou de même biotope. Ensuite, les individus capturés dans des localités de récolte voisines d'un même biotope sont regroupés.

Les analyses de variances (ANOVA) ont été effectuées sur les individus récoltés. Si aucune différence statistique entre deux localités géographiquement proches n'a été constatée, un regroupement en OTU a été effectué. Dans le cas contraire, le test Scheffé a été utilisé pour déterminer quelle localité devra être séparée de l'OTU de départ pour former ensuite une autre OTU. A l'issue de ces combinaisons, sept OTUs ont été maintenues correspondant aux 13 localités de récolte des spécimens (Tableau 1).

Les données ont été analysées avec le logiciel STATISTICA version 7.0. Six analyses ont été effectuées : 1) t-test indépendant par groupes, 2) analyse de variance (ANOVA) avec les tests de Scheffé, 3) statistiques descriptives, 4) analyse en composante principale (ACP) sur les données non log-transformées et à partir de la matrice de corrélations, 5) ANOVA sur les coordonnées de la Composante Principale 1 (CP 1) et 6) régression multiple. Les variables externes, crâniennes et dentaires des femelles et mâles de l'ensemble des OTUs ont été traitées par le t-test pour examiner un éventuel dimorphisme sexuel. Ensuite, les statistiques descriptives pour chaque OTU seront présentées dans Annexe 2. Pour les analyses ACP, l'axe 1 de la composante principale (CP 1) définit les variances au niveau de la taille des individus tandis que les axes 2 (CP 2) et 3 (CP 3) expriment les variances au niveau de la forme.

Quand l'ANOVA réalisée sur l'ensemble des sept OTUs retenues montrait des différences significatives, le test Scheffé est requis sur les variables de mensurations pour discerner des interactions et indiquer les différences entre les OTUs. Une analyse de variance sera effectuée sur les valeurs de la Composante Principale de l'axe 1 (CP 1) de l'ensemble des OTUs pour mettre en évidence les différences d'occupation d'espace exprimées par la morphologie. Enfin, des régressions multiples ont été effectuées entre les variables (externes, crâniennes et dentaires) et la latitude et l'altitude des sites.

Etude moléculaire

Les techniques d'extraction et de séquençage de l'ADN ont été menées comme décrites par Goodman *et al.* (2008). Les séquences partielles de Cytochrome-*b* (un gène mitochondrial) obtenues dans cette étude comportent 397 bp et ont été déposées dans Genbank (n° d'accès EU636760 - EU636771). Les analyses phylogénétiques effectuées suivent celles qui ont été décrites dans Goodman *et al.* (2008), mais seuls la parcimonie maximale, le maximum de vraisemblance et les analyses Bayésiennes ont été appliquées. Des séquences de deux espèces d'Afrique du Sud, *Miniopterus natalensis* et *M. fraterculus*, ont été utilisées comme « outgroups » (Stadelmann *et al.*, 2004). Ces analyses moléculaires ont été réalisées par B. Appleton.

Modeltest 3.6 (Posada & Crandall, 1998) a été utilisé pour déterminer le modèle d'évolution le plus approprié. Le modèle choisi (HKY+G) par les deux tests (ratio du maximum de vraisemblance et information du critère Akaike) a été utilisé pour mener l'analyse de maximum de vraisemblance dans PAUP* 4.0 (Swofford, 2003) et l'analyse Bayésienne avec Mr. Bayes version 3.1.2 (Ronquist & Huelsenbeck, 2003). Nous avons effectué trois chaînes chaudes et une chaîne froide pour 1 000 000 de générations et en échantillonnant un arbre toutes les 10 générations. Les 250 000 premières générations ont été exclues du calcul de probabilités postérieures.

Climat dans un contexte régional

En tenant compte que l'altitude abaisse la température, Madagascar est divisée en quatre domaines bioclimatiques (Donque, 1975) : régions orientales, Hautes Terres du centre, ouest, et le sud et sud-ouest. Les régions orientales correspondent à la zone sous le vent de l'alizé (d'Antsiranana jusqu'à Tolagnaro sur plus de 12° de latitude) apportant des masses

d'air humide qui cause des précipitations annuelles abondantes ; par exemple d'après Kremen (2003), les maxima peuvent atteindre jusqu'à 5900 mm à Maroantsetra. Les totaux annuels baissent en raison de la déviation temporaire de l'alizé, qui provoque une alimentation de sud-est sur Antsiranana (1600 mm) et de nord-est sur Tolagnaro (987 mm). Du nord au sud, les températures sont relativement homogènes avec une moyenne annuelle comprise entre 20° et 25°C (Chaperon *et al.*, 1993), tandis que les minima moyens décroissent avec la latitude et restent toujours supérieurs à 15°C.

Les Hautes Terres du centre jouissent d'un climat tropical d'altitude plus frais (Donque, 1975 ; Chaperon *et al.*, 1993) où les pluies divisent l'année en saison sèche marquée et en saison pluvieuse (moyennes annuelles varient entre 1200 et 1500 mm). Les moyennes thermiques annuelles décroissent en fonction de l'altitude : 18,4°C à Antananarivo (1310 m) et 16,5°C à Antsirabe (1540 m). Mais l'influence de la latitude est peu décelable du nord vers le sud : Antananarivo à 18°55'S possède une moyenne sensiblement équivalente à celle de Fianarantsoa à 21°27'S (1390 m) (18,4° contre 18,5°C). Les maxima moyens de températures sont partout supérieurs à 20°C et les minima moyens présentent partout leur seuil le plus faible en juillet (variant entre 3,5° et 9,5°C).

L'ouest proprement dit (du Cap Saint André jusqu'à Morondava) possède deux saisons nettement contrastées dans le domaine pluviométrique dont la fréquence et l'intensité des pluies sont influencées par la latitude. Les pluies estivales sont intenses aussi bien au nord qu'au sud et varient entre 350 et 600 mm (Donque, 1975), tandis les pluies hivernales se raréfient (4 à 5 mois seulement reçoivent moins de 15 mm par mois ; Chaperon *et al.*, 1993). Les températures restent toujours élevées dans le domaine de l'ouest variant entre 23° et 25°C et sont soumises à l'effet de la latitude du nord vers le sud.

Le sud et le sud-ouest sont des régions semi-arides où les pluies d'été arrivent tardivement alors que les contrastes saisonniers s'atténuent. La pluviométrie annuelle diminue fortement (Donque, 1975) avec les moyennes comprises entre 500 et 800 mm. Les maxima moyens annuels des températures varient entre 26° et 27°C et s'affaiblissent du nord au sud tandis que les minima moyens se situent entre 19° et 20°C.

Résultats

Dimorphisme sexuel

Mesures externes

Les tests T effectués sur les mesures externes et le poids n'ont pas montré de différences significatives entre les individus adultes mâles et femelles.

Mesures crâniennes

Pour les populations de l'ensemble des 7 OTUs, quatre parmi les 12 variables crâniennes montraient des différences significatives entre les mâles et les femelles (Tableau 2) : la longueur totale du crâne (LTC) ($t = 2,01$, $df = 72$, $P = 0,048$), la hauteur de la

boîte crânienne (HBC) ($t = 3,25$, $df = 72$, $P = 0,001$), la largeur du mastoïde (MAST) ($t = 2,61$, $df = 70$, $P = 0,011$) et la longueur de la ligne à travers la partie postérieure de la troisième molaire supérieure à portion distale de l'arc zygomatique (LM3-zygo) ($t = 2,31$, $df = 70$, $P = 0,024$). Les mâles sont plus grands que les femelles au niveau des mesures crâniennes, et cela est rencontré presque au niveau de tous les caractères crâniens (Annexe 3). Les résultats montrent quelques évidences de dimorphisme sexuel (30% des variables significatives) mais ceux-ci n'étaient pas pris en considération pour les restes des analyses morphométriques.

Tableau 2. Résultat du test de T des différences inter-OTU (OTU 1, 2, 3, 4, 5, 6 et 7) des individus adultes mâles et femelles de *Miniopterus majori*. Les variables et valeurs en gras sont significatives ($P < 0,05$), M = moyenne, n = effectif, SD = écart type, df = degré de liberté. Voir sections mensurations pour les définitions des acronymes des variables.

Variables	M ♂♂	M ♀♀	t	df	P	n ♂♂	n ♀♀	SD ♂♂	SD ♀♀	F-ratio variances	P variances
LT	114,8	114,9	-0,15	63	0,881	33	32	2,50	2,17	1,3	0,431
LQ	55,3	55,0	0,63	63	0,532	33	32	2,06	1,80	1,3	0,469
PIED	7,4	7,4	0,12	63	0,905	33	32	0,70	0,55	1,6	0,183
TR	7,5	7,3	1,15	63	0,255	33	32	0,51	0,48	1,1	0,780
OREIL	12,1	12,0	0,22	63	0,829	33	32	0,56	0,54	1,1	0,858
POIDS	9,6	9,7	-0,10	57	0,924	33	26	0,75	0,83	1,2	0,584
AB	45,3	45,0	1,21	58	0,233	30	30	1,05	0,82	1,7	0,177
LTC	15,6	15,5	2,01	72	0,048	35	39	0,22	0,25	1,3	0,479
LCC	13,9	14,0	-0,33	72	0,740	35	39	0,41	0,32	1,6	0,143
ZYGO	8,6	8,5	1,39	69	0,169	33	38	0,14	0,18	1,6	0,155
LACRY	4,6	4,6	0,21	72	0,836	35	39	0,16	0,18	1,2	0,590
POR	3,7	3,7	-0,62	72	0,540	35	39	0,11	0,11	1,0	0,981
LBC	7,8	7,8	1,20	71	0,233	34	39	0,11	0,14	1,5	0,222
HBC	6,2	6,1	3,25	72	0,002	35	39	0,12	0,14	1,3	0,439
MAST	8,5	8,4	2,61	70	0,011	34	38	0,12	0,16	1,7	0,138
PAL	7,5	7,6	-0,82	71	0,414	35	38	0,17	0,15	1,2	0,655
LPP- mesop	6,0	6,0	-0,36	69	0,722	34	37	0,16	0,20	1,6	0,196
LM3-zygo	2,2	2,2	2,31	70	0,024	34	38	0,10	0,11	1,4	0,376
MAND	10,8	10,8	0,29	64	0,769	34	32	0,23	0,23	1,1	0,890
C-C	4,5	4,4	2,24	70	0,028	34	38	0,18	0,18	1,0	0,902
M3-M3	6,6	6,6	0,79	72	0,434	35	39	0,16	0,16	1,0	0,905
C-M3	6,2	6,2	0,00	70	1,000	34	38	0,11	0,09	1,5	0,241
I1-M3	7,2	7,2	1,73	72	0,087	35	39	0,13	0,13	1,1	0,693
c-m3	6,4	6,4	1,17	71	0,245	35	38	0,11	0,12	1,1	0,799

Mesures dentaires

Pour les mesures dentaires, seule la largeur entre les canines supérieures (C-C) différencie les mâles des femelles (Tableau 2 : $t = 2,24$, $df = 70$, $P = 0,028$). Les mâles ont les canines beaucoup plus écartées que celles des femelles (Annexe 4).

Variation géographique de la morphologie

Mesures externes

Les mensurations externes présentent des différences entre les individus des OTUs. L'ANOVA (Tableau 3) montre des différences significatives des variables OREIL ($P = 0,001$), avant-bras (AB) ($P =$

0,002) et POIDS ($P = 0,002$). L'OREIL des individus de l'Iremo et Fianarantsoa (OTU 5) diffère de celle de Ranomafana et Tolagnaro (OTU 6). De même la longueur de l'avant-bras et le POIDS des individus d'Ambatofinandrahana (OTU 3) diffèrent de ceux de Tsinjoarivo, Fandanana, Angavokely et Imasindrary (OTU 4). La comparaison interne Scheffé de l'ANOVA (Tableau 4) indique que les différences de longueur de l'OREIL est statistiquement significative entre les OTU 5 et 6 ($P = 0,003$) dont la moyenne est respectivement de 12,1 mm et 11,5 mm (Annexe 1). De même pour la variation de la longueur de l'avant-bras et le POIDS entre les OTU 3 et 4 (Tableau 4, $P = 0,012$).

Mesures crâniennes

L'ANOVA décèle des différences significatives dans sept des 12 variables (Tableau 3). La comparaison interne Scheffé montre que la variation de la longueur totale du crâne (LTC) diffère significativement entre les individus de Tsinjoarivo, Fandanana, Angavokely et Imasindrary (OTU 4) et ceux d'Ambatofinandrahana (OTU 3) ($P = 0,004$) et entre les individus de l'OTU 4 et ceux de Sarodrano et Forêt des Mikea (OTU 7) ($P =$

0,001). Le même phénomène est observé au niveau de longueur condylocanine (LCC) entre les individus des OTU 3 et 7 ($P = 0,002$), entre les individus de l'OTU 4 et 5 ($P = 0,024$), et entre les individus de l'OTU 5 et 7 et entre ceux de l'OTU 6 et 7 ($P < 0,0001$). Au niveau de la longueur du prépalatal (LPP-mesop), les différences sont significatives (Tableau 4) entre les individus l'OTU 3 et 4 et entre ceux des OTU 2, 3, 4, 5, 6 et 7. La moyenne de LPP-mesop des individus de l'OTU 7 est toujours supérieure à celle des autres OTUs (Annexe 3).

Mesures dentaires

Parmi les cinq variables dentaires deux seulement montrent des différences significatives entre les individus des OTUs. L'ANOVA montre des différences au niveau de la largeur entre les canines supérieures (C-C) ($P = 0,002$) et de la longueur I1-M3 ($P = 0,029$). La largeur entre C-C des individus de l'OTU 4 (Tsinjoarivo, Fandanana, Angavokely et Imasindrary) est plus grande que celle des individus de l'OTU 6 (Ranomafana et Tolagnaro) dont la moyenne est respectivement de 4,5 mm et 4,3 mm (Annexe 4).

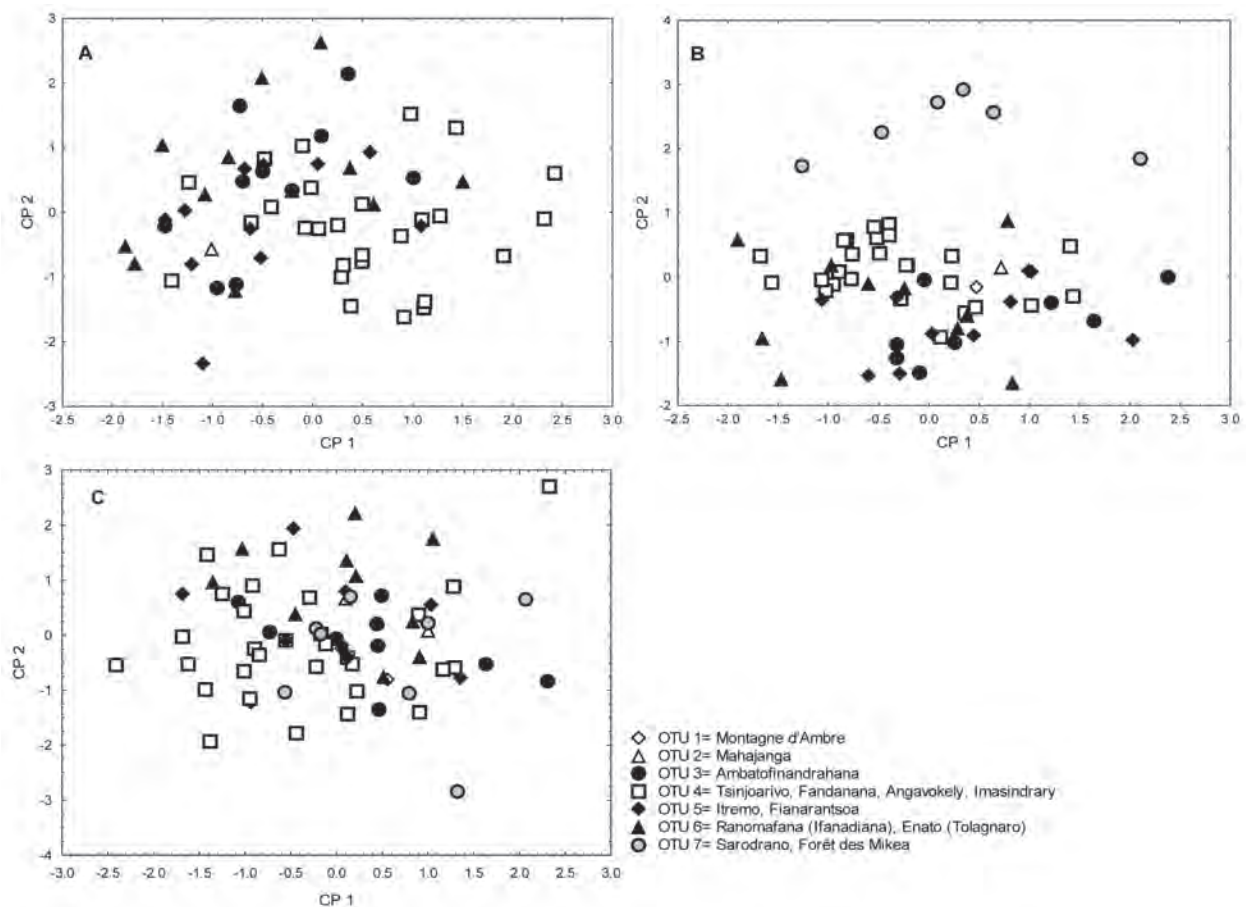


Figure 2. Position des adultes de *Miniopterus majori* dans l'espace morphologique défini par les axes 1 et 2 de l'ACP. A) mesures externes, B) mesures crâniennes et C) mesures dentaires.

Tableau 3. Résultats de l'analyse de variance inter-OTUs (OTU 1, 2, 3, 4, 5, 6 et 7) des populations de *Miniopterus majori*. Les variables et les valeurs en gras sont significatives ($P < 0,05$). SS = somme des carrées ; df = degré de liberté et MS = Carré moyen. Voir sections mensurations pour les définitions des acronymes des variables.

Variables	SS Effect	df Effect	MS Effect	SS Error	df Error	MS Error	F	p
LT	41,7	5	8,3	303,4	59	5,1	1,6	0,168
LQ	6,8	5	1,4	231,0	59	3,9	0,3	0,883
PIED	6,2	5	1,2	19,2	59	0,3	3,8	0,005
TR	2,3	5	0,5	13,5	59	0,2	2,0	0,090
OREIL	5,3	5	1,1	13,5	59	0,2	4,6	0,001
POIDS	14,4	5	2,9	37,9	58	0,7	4,4	0,002
AB	13,7	4	3,4	39,7	56	0,7	4,8	0,002
LTC	1,7	6	0,3	2,6	67	0,0	7,1	<0,0001
LCC	4,3	6	0,7	5,4	67	0,1	8,9	<0,0001
ZYGO	0,2	6	0,0	1,6	64	0,0	1,2	0,334
LACRY	0,5	6	0,1	1,7	67	0,0	3,0	0,012
POR	0,2	6	0,0	0,7	67	0,0	3,3	0,007
LBC	0,1	6	0,0	1,0	66	0,0	1,0	0,402
HBC	0,2	6	0,0	1,2	67	0,0	2,0	0,075
MAST	0,2	6	0,0	1,3	65	0,0	1,5	0,178
PAL	0,2	6	0,0	1,6	66	0,0	1,1	0,355
LPP-mesop	1,2	6	0,2	1,1	64	0,0	11,6	<0,0001
LM3-zygo	0,2	6	0,0	0,6	65	0,0	3,1	0,009
MAND	0,8	6	0,1	2,6	59	0,0	3,2	0,009
C-C	0,6	6	0,1	1,8	65	0,0	3,9	0,002
M3-M3	0,1	6	0,0	1,7	67	0,0	0,9	0,528
C-M3	0,1	6	0,0	0,6	65	0,0	1,2	0,342
I1-M3	0,2	6	0,0	1,0	67	0,0	2,5	0,029
c-m3	0,1	6	0,0	0,9	66	0,0	1,5	0,206

Tableau 4. Résultats du test Scheffé interne à l'ANOVA des variables significatives de *Miniopterus majori*, sexes combinés (* = plus grand, > = plus petit). OTU 1= Montagne d'Ambre, OTU 2= Région de Mahajanga, OTU 3= Ambatofinandrahana, OTU 4= Tsinjoarivo, Fandanana, Angavokely et Imasindry, OTU 5= Itremo et Fianarantsoa, OTU 6= Ranomafana (Ifanadiana), Enato (Tolagnaro) et OTU 7= Sarodrano et Forêt des Mikea. Voir sections mensurations pour les définitions des acronymes des variables.

Variables	OTU 1	OTU 2	OTU 3	OTU 4	OTU 5	OTU 6	OTU 7	P
OREIL				*----->				0,003
POIDS			>-----*					0,012
AB			>-----*					0,012
LTC			>-----*					0,004
LCC				*----->				0,001
				*----->				0,024
			*----->					0,002
					*----->			<0,0001
						*----->		<0,0001
LPP-mesop			>-----*					0,042
		>-----*						0,006
		>-----*						<0,0001
			>-----*					<0,0001
					>-----*			<0,0001
						>-----*		0,001
C-C				*----->				0,016

Le test de Scheffé (Tableau 4) indique que les mesures externes et dentaires de *Miniopterus majori* de Tsinjoarivo, Fandanana, Angavokely et Imasindrary (OTU 4) sont statistiquement plus grandes que celles d'Ambatofinandrahana (OTU 3) et de Ranomafana et Enato (OTU 6). Les variables crâniennes de *M. majori* de Sarodrano et Forêt des Mikea (OTU 7) sont statistiquement différentes des autres OTUs. En effet, chez la population de l'OTU 7, la longueur totale du crâne (LTC) et longueur condylocanine (LCC) sont statistiquement inférieures par rapport à celles des autres OTU tandis que la longueur prépalatale (LPP-mesop) est supérieure.

Analyse de variance de la CP

L'axe 1 de l'ACP ne montre pas de séparation nette entre les OTUs des localités (Figure 2). Tout au plus pourrait-on voir que la population de *Miniopterus majori* malgache est divisée en deux groupes dont le premier est constitué des individus de l'extrême sud-ouest ou OTU 7 (Sarodrano et Forêt des Mikea) et le second formé par l'ensemble des individus de l'ouest ou OTU 2 (Mahajanga), de la haute terre du centre ou OTU 3, 4 et 5 (Ambatofinandrahana, Tsinjoarivo, Fandanana, Angavokely, Imasindrary, Itremo et Fianarantsoa) et de la région orientale ou OTU 1 et 6 (Montagne d'Ambre, Ranomafana, Enato). La différence entre ces deux groupes d'individus est beaucoup plus nette sur l'axe 2 de l'ACP des différentes variables morphologiques (Figure 2). C'est une différence au niveau de la forme et non pas la taille des individus.

Tableau 5. Contribution des variables externes de *Miniopterus majori* (sexes combinés) sur les composantes principales (CP) pour des facteurs n'ayant pas subi de rotation. Les valeurs en caractère gras > 0,70 indiquent une forte liaison à l'axe de la CP. Voir sections mensurations pour les définitions des acronymes des variables.

Variables	CP 1	CP 2	CP 3
LT	-0,722	-0,440	0,122
LQ	-0,624	-0,598	-0,019
PIED	-0,279	0,392	0,852
TR	0,567	-0,562	0,127
OREIL	0,537	-0,490	0,450
Eigenvalues	1,6	1,3	1,0
% variance cumulée	32,0	57,2	76,4

Mesures externes

Pour les mesures externes, le pourcentage de variance expliquée par les trois axes de l'ACP est de 76,4% (Tableau 5). L'axe 1 de la CP est fortement corrélé à la longueur totale (LT). L'analyse de variance

réalisée sur les CP 1 des 6 OTU (l'OTU 7 est exclue de l'analyse) décèle des différences d'occupation d'espace de variables externes avec une $P = 0,002$. Le test Scheffé indique que la CP 1 de l'OTU 4 diffère significativement la CP 1 de l'OTU 6 avec $P = 0,049$ ce qui signifie qu'il y a une différence très faible d'occupation d'espace de variables externes (Figure 2A).

Mesures crâniennes

Le pourcentage de variance expliquée par les trois axes de l'ACP est de 67,6% pour les mesures crâniennes (Tableau 6). L'axe 1 de la CP représente 39,7% de la variance ; cet axe est fortement corrélé aux variables longueur totale du crâne (LTC), largeur zygomatique (ZYGO), largeur de la boîte crânienne (LBC), hauteur de la boîte crânienne (HBC) et largeur du mastoïde (MAST). L'analyse de variance effectuée sur les CP 1 des sept OTU ne montre aucune différence significative avec une $P = 0,073$ ce qui explique l'absence d'occupation d'espace selon la morphologie crânienne (Figure 2B). Par conséquent, la population des ces sept OTU de localités est morphométriquement homogène.

Tableau 6. Contribution des variables crâniennes de *Miniopterus majori* (sexes combinés) sur les composantes principales (CP) pour des facteurs n'ayant pas subi de rotation. Les valeurs en caractère gras > 0,70 indiquent une forte liaison à l'axe de la CP. Voir sections mensurations pour les définitions des acronymes des variables.

Variables	CP1	CP 2	CP 3
LTC	-0,791	-0,231	0,205
LCC	-0,233	-0,644	0,071
ZYGO	-0,747	-0,329	-0,159
LACRY	-0,538	0,591	-0,300
POR	-0,478	0,491	-0,313
LBC	-0,722	0,093	-0,309
HBC	-0,729	-0,032	-0,181
MAST	-0,837	-0,106	-0,155
PAL	-0,553	0,262	0,676
LPP-mesop	-0,310	0,661	0,496
LM3-zygo	-0,674	-0,412	0,308
Eigenvalue	4,4	1,9	1,2
% variance cumulée	39,7	56,6	67,6

Mesures dentaires

En ce qui concerne les mesures dentaires, le pourcentage des variances expliquées par l'axe 1 de la CP est de 60,7% (Tableau 7) ; cet axe est fortement corrélé aux variables largeur entre les dernières molaires supérieures (M3-M3), rangée des dents maxillaires (C-M3), longueur entre l'I1 et M3 (I1-M3) et

rangée des dents mandibulaires (c-m3). L'analyse de variance appliquée sur les CP 1 des 7 OTU n'indique pas des différences significatives d'occupation ($P = 0,147$). Donc les populations de ces localités sont morphométriquement homogènes.

Tableau 7. Contribution des variables dentaires de *Miniopterus majori* (sexes combinés) sur les composantes principales (CP) pour des facteurs n'ayant pas subi de rotation. Les valeurs en caractère gras > 0,70 indiquent une forte liaison à l'axe de la CP. Voir sections mensurations pour les définitions des acronymes des variables.

Variables	CP 1	CP 2	CP 3
C-C	-0,615	-0,683	0,382
M3-M3	-0,739	-0,412	-0,531
C-M3	-0,821	0,374	-0,014
I1-M3	-0,869	0,220	0,135
c-m3	-0,827	0,274	0,062
Eigenvalues	3,0	0,9	0,5
% variance cumulée	60,7	78,7	87,7

Variations latitudinale et altitudinale

Mesures externes

Les régressions multiples réalisées entre les valeurs des CP 1 des mesures externes et la latitude (individus de l'est et de l'ouest combinés) ne sont pas significatives ($R^2 = 0,011$, $P = 0,406$), on peut dire alors que les mesures externes ne montrent pas des différences selon le gradient latitudinal (Nord-Sud). Le même cas est observé selon l'altitude des localités, les régressions multiples effectuées entre les valeurs des CP 1 et l'altitude n'indique aucune différence significative ($R^2 = 0,038$, $P = 0,118$).

Mesures crâniennes

Pour les mesures crâniennes, aucune différence significative n'a été observée entre les CP 1 des 7 OTU et la latitude ($R^2 = 0,002$, $P = 0,714$). Le même cas est rencontré entre les CP 1 des OTUs et l'altitude ($R^2 = 0,006$, $P = 0,541$). Ce qui montre qu'il n'y a pas de variation latitudinale ou altitudinale des mesures crâniennes de *Miniopterus majori*.

Mesures dentaires

Pour les mesures dentaires les régressions multiples entre les CP 1 des localités et la latitude ne permettent pas de déceler une différence significative ($R^2 = 0,005$, $P = 0,246$). La même remarque s'applique à l'altitude des sites ($R^2 = 0,350$, $P = 0,116$).

Variation moléculaire

Il est évident dans toutes les analyses phylogénétiques effectuées que *Miniopterus majori* constitue un groupe distinct des autres *Miniopterus* de Madagascar, ce qui est en accord avec le travail antérieur qui le définit comme une espèce à part entière (Figure 3). Les échantillons provenant d'une grande partie de l'aire de distribution de *M. majori* révèlent moins de 1,2% de divergence génétique, alors qu'il y a 7% à 11% de divergence génétique entre *M. majori* et toutes les autres espèces. Un total de 18 haplotypes a été identifié à partir des 24 individus séquencés. Aucune structuration géographique nette des haplotypes de *M. majori* n'est apparente (pas montrer ici).

Les données sont représentées par un arbre Bayésien (Figure 3). Le score du maximum de vraisemblance de l'arbre est de $-\ln L 1296,0417$. L'analyse du maximum de parcimonie a montré que 296 caractères sont constants et 81 sont informatifs dans un contexte de parcimonie. Le score des 48 meilleurs arbres analysés par maximum de parcimonie est de 171 pas. Le score de l'arbre du consensus était 205 avec un indice de consistance de 0,522 et un indice de rétention de 0,807. La monophylie de toutes les espèces est bien soutenue dans toutes les analyses (Figure 3). Le spécimen de l'Enato (Tolagnaro) et ceux de Ranomafana montrent quelques différences morphologiques, mais génétiquement ils sont similaires aux autres spécimens.

Discussion

En se basant sur les résultats d'analyses réalisées, les populations de *Miniopterus majori* de Madagascar montrent très peu de variations géographiques des caractères morphologiques. Au niveau des mesures externes, l'ANOVA des CP 1 indique que l'OTU 4 (Mahatsinjo, Fandanana, Angavokely et Imasindry) occupe un espace significativement différent de l'OTU 6 (Ranomafana et Enato). Cette différence ne s'opère qu'au niveau de l'OREIL qui est plus longue chez les individus des Hautes Terres du centre (OTU 4) que chez ceux du versant oriental (OTU 6). C'est une différence mineure de l'ordre de 0,8 mm (Annexe 2). De plus les résultats d'analyses moléculaires génétiques (Figure 3) suggèrent que les individus de tous les OTUs de *M. majori* se groupent en un seul clade de l'arbre.

Morphologiquement, *Miniopterus majori* ne présente pas non plus de variation géographique cinale entre le nord et le sud puis aucune corrélation

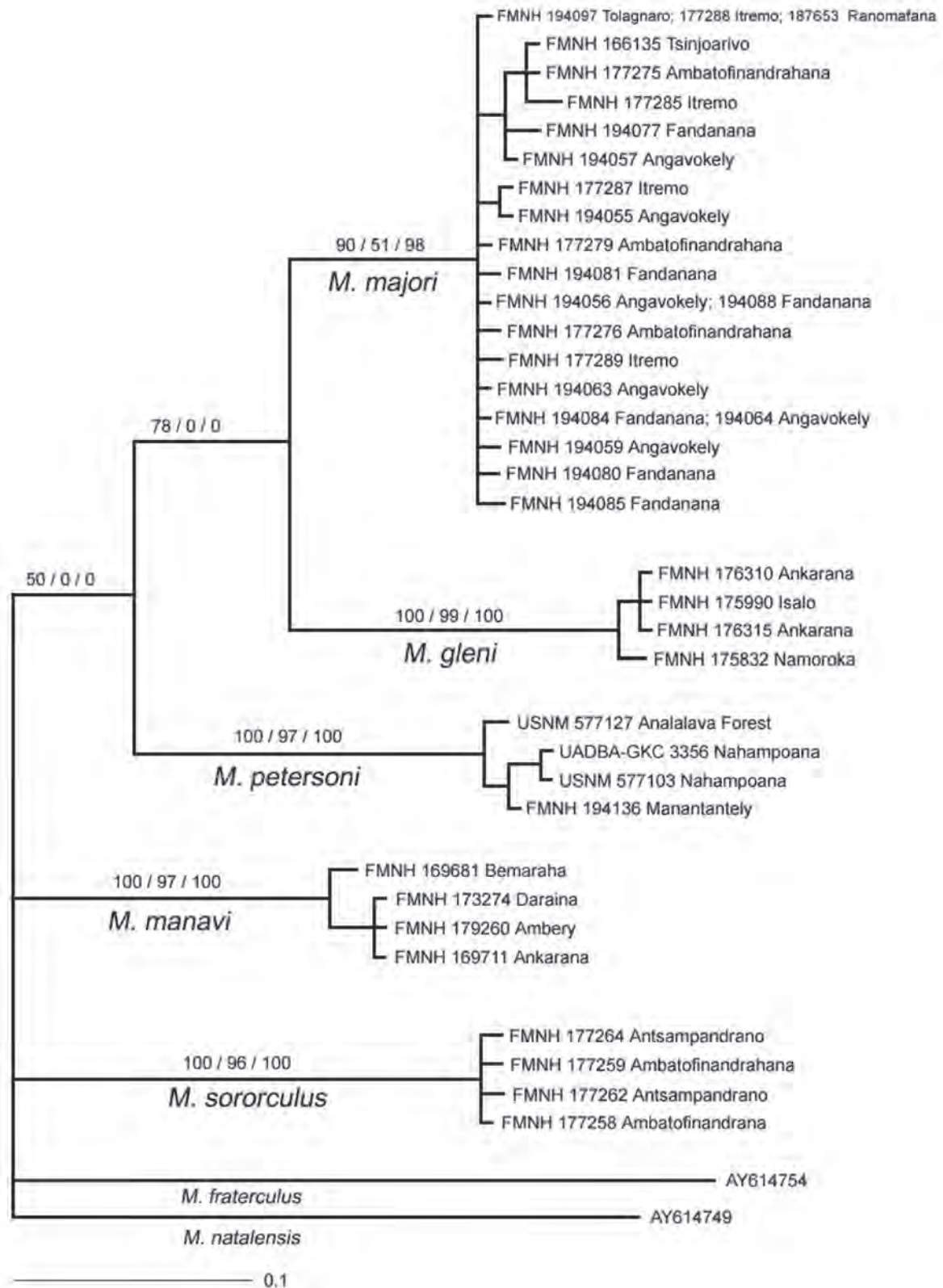


Figure 3. Arbre Bayésien montrant les relations phylogénétiques des haplotypes de *Miniopterus majori* et d'autres taxons de *Miniopterus* malgaches et africains. Les nombres sur les nœuds principaux sont inscrits en ordre et représentent les valeurs de support pour l'analyse Bayésienne (probabilités à postériori), l'analyse de maximum de vraisemblance (pour 100 « bootstraps » ou pseudoréplicats) et l'analyse de parcimonie maximale (pour 1000 « bootstraps »). Les étiquettes incluent le numéro de référence de l'échantillon (ou sa référence dans GenBank) et la localité de la collecte.

n'a été trouvée entre les variables mesurées et la latitude (mesures externes : $R^2 = 0,011$, $P = 0,406$, crâniennes : $R^2 = 0,002$, $P = 0,714$ et dentaires : $R^2 = 0,005$, $P = 0,246$). Ainsi la population des sept OTUs est morphométriquement homogène. De même, aucune variation liée à l'altitude n'a été décelée sur les trois types de mesures morphologiques. Néanmoins pour les mesures crâniennes, les régressions multiples opérées suivant l'altitude des localités montrent des relations positives pour la longueur totale du crâne (LTC) ($R^2 = 0,081$, $P = 0,014$) et la longueur condylocanine (LCC) ($R^2 = 0,059$, $P < 0,0001$) et une relation négative pour la longueur de l'arrière d'émargination du prépalatal au bord antérieur de la fosse du mésoptérygoïde (LPP-mesop) ($R^2 = 0,140$, $P = 0,001$). Plus l'altitude est haute plus la LTC et LCC des individus sont élevées et plus la longueur du LPP-mesop est faible. Vu les valeurs très faibles des coefficients de corrélation de la régression, les variations altitudinales des variables crâniennes sont négligeables.

Morphométriquement, la population *Miniopterus majori* est largement homogène sur l'ensemble de Madagascar, mais certaines variations morphométriques existent entre les individus de différentes OTUs, comme des mesures externes (OREIL, POIDS et AB) entre l'OTU 3 (Ambatofinandrahana) et 4 (Tsinjoarivo, Fandanana, Angavokely et Imasindrary). Les spécimens de *M. majori* d'Ambatofinandrahana sont plus petits par rapport à ceux des autres zones d'altitudes de l'OTU 4. Ces OTUs 3 et 4 sont toutes situées dans la région des Hautes Terres du centre de Madagascar et l'étude comparative de la morphologie effectuée sur des crânes ne décelez pas de différence consistante. La différence morphologique entre ces deux OTUs pourrait s'expliquer par des variations géographiques induites par des facteurs climatiques ou les aspects de dimorphisme sexuel. En fait la capture des individus a été effectuée à Ambatofinandrahana pendant la fin de la saison de pluie (mois de mars) alors qu'à Tsinjoarivo, Fandanana et Angavokely elle a été réalisée durant la saison de pluie (octobre, novembre et janvier). De plus le poids est notamment connu pour varier avec la saison ou en fonction du cycle de reproduction.

D'après l'axe 2 de la Composante Principale (Figure 2) la population de *Miniopterus majori* est divisée en deux groupes différents dont le premier est constitué des individus de l'extrême sud-ouest, de la région de Sarodrano et Forêt des Mikea (OTU 7), et le second formé par l'ensemble des individus d'altitude

(Ambatofinandrahana, Tsinjoarivo, Fandanana, Angavokely, Imasindrary, Itremo, Fianarantsoa, Montagne d'Ambre et Ranomafana) à l'exception de ceux de la Grotte d'Ankilimahogo (Mahajanga) et l'Enato (Tolagnaro). L'ACP appliquée sur les mesures crâniennes montre bien une séparation nette entre les deux groupes d'individus (Figure 2B). C'est seulement au niveau de trois variables (LTC, LCC et LPP-mesop) que la population de l'extrême sud-ouest est différente de celle des autres zones. Les LTC et LCC des individus de l'OTU 7 sont inférieures à celles des autres OTU tandis que la LPP-mesop est plus grande. Il se pourrait que la population de l'extrême sud-ouest soit une autre forme de *M. majori*. Les individus de la Grotte d'Andalambezo (Forêt des Mikea) sont des spécimens du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris capturés par R. Paulian en 1951 et à cette époque les chercheurs n'avaient pas encore envisagé la collecte de tissus pour les animaux étudiés.

Les valeurs de divergence génétique entre les espèces pour les données moléculaires étaient similaires à celles précédemment mesurées chez des espèces de *Miniopterus* de Madagascar et ailleurs (Cardinal & Christidis, 2000 ; Appleton *et al.*, 2004 ; Miller-Butterworth *et al.*, 2005 ; Goodman *et al.*, 2007, 2008).

Conclusion

Basé sur les mesures crâniennes, selon l'axe 2 de l'ACP on distingue deux groupes de *Miniopterus majori*, la population de l'extrême sud-ouest et celle des zones d'altitude et l'Enato (Tolagnaro). Les animaux de l'Enato et ceux de Ranomafana montrent quelques différences morphologiques, mais génétiquement ils sont similaires aux autres spécimens de *M. majori*. L'analyse moléculaire aurait besoin d'être menée avec les échantillons de tissus d'animaux du sud-ouest pour confirmer si un modèle similaire existe pour ces populations.

Remerciements

Nous tenons à présenter notre gratitude au Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo pour son aide dans le processus d'obtention de notre autorisation de recherche et aux responsables des Eaux et Forêts et l'Association Nationale pour la Gestion des Aires Protégées pour avoir autorisé la réalisation des inventaires sur le terrain et la collecte des *Miniopterus*. Nos vifs remerciements s'adressent particulièrement

à Fanja H. Ratrimomanarivo, à Scott Cardiff et à Vola Razakarivony pour leur aide sur le terrain. Les travaux de terrain et les visites muséologiques ont été financés par la John D. and Catherine T. MacArthur Foundation et la Volkswagen Foundation ; les travaux moléculaires ont été subventionnés par Biodiversity Conservation Madagascar (BCM) à travers M. Owen Griffiths et par The University of Melbourne Collaborative Grants Scheme. Pour leurs assistances et commentaires constructifs sur ce manuscrit, nous remercions sincèrement Achille Raselimanana, Manuel Ruedi et Olivier Langrand.

Références bibliographiques

- Appleton, B. R., McKenzie, J. A. & Christidis, L. 2004.** Molecular systematics and biogeography of the bentwing bat complex *Miniopterus schreibersii* (Kuhl, 1817) (Chiroptera: Vespertilionidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 431-439.
- Chaperon, P., Danloux, J. & Ferry, L. 1993.** *Fleuves et rivières de Madagascar*. Editions ORSTOM, Paris.
- 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.
- Donque, G. 1975.** *Contribution Géographique à l'étude du Climat de Madagascar*. Nouvelle Imprimerie des Arts Graphiques, Antananarivo.
- 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.
- Goodman, S. M. & Maminirina, C. P. 2007.** Specimen records referred to *Miniopterus majori* Thomas, 1906 (Chiroptera) from the Comoros Islands. *Mammalia*, 2007: 151-156.
- Goodman, S. M., Andriafidison, D., Andrianaivoarivelo, R., Cardiff, S. G., Ifticene, E., Jenkins, R. K. B., Kofoky, A., Mbohoany, T., Rakotondravony, D., Ranivo, J., Ratrimomanarivo, F., Razafimanahaka, J. & Racey, P. A. 2005.** The distribution and conservation of bats in the dry regions of Madagascar. *Animal Conservation*, 8: 153-165.
- Goodman, S. M., Ryan, K. E., Maminirina, C. P., Fahr, J., Christidis, L. & Appleton, B. 2007.** Specific status of populations on Madagascar referred to *Miniopterus fraterculus* (Chiroptera: Vespertilionidae), with description of new species. *Journal of Mammalogy*, 88: 1216-1229.
- Goodman, S. M., Bradman, H. M., Maminirina, C. P., Ryan, K. E., Christidis, L. & Appleton, B. 2008.** A new species of *Miniopterus* (Chiroptera: Miniopteridae) from lowland southeastern Madagascar. *Mammalian Biology*, 73: 199-213.
- Hill, J. E. 1993.** Long-fingered bats of the genus *Miniopterus* (Chiroptera: Vespertilionidae) from Madagascar. *Mammalia*, 57: 401-405.
- Hutson, A. M., Mickleburgh, S. P. & Racey, P. A. 2001.** *Microchiropteran bats: Global status survey and conservation action plan*. IUCN/SSC Chiroptera Specialist Group, Gland.
- Jenkins, P. D. & Carleton, M. D. 2005.** Charles Immanuel Forsyth Major's expedition to Madagascar, 1894 to 1896: Beginnings of modern systematic study of the island's mammalian fauna. *Journal of Natural History*, 39: 1779-1818.
- Kearney, T. C. & Seamark, E. C. J. 2005.** Morphometric analysis of cranial and external characters of *Laephotis* Thomas, 1901 (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae) from southern Africa. *Annals of the Transvaal Museum*, 42: 71-87.
- Kremen, C. 2003.** The Masoala Peninsula. In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1459-1466. The University of Chicago Press, Chicago.
- 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.
- Peterson, R. L., Eger, J. L. & Mitchell, L. 1995.** Chiroptères. Vol. 84 de *Faune de Madagascar*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Posada, D. & Crandall, K. A. 1998.** Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*, 14: 818-819.
- Ronquist, F. & Huelsenbeck, J. P. 2003.** MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19: 1572-1574.
- Stadelmann, B., Jacobs, D. S., Schoeman, C. & Ruedi, M. 2004.** Phylogeny of African *Myotis* bats (Chiroptera, Vespertilionidae) inferred from cytochrome *b* sequences. *Acta Chiropterologica*, 6: 177-192.
- Stanley, W. T. & Kock D. 2004.** New records and notes on *Laephotis* Thomas, 1901 (Chiroptera: Vespertilionidae). *Mammalian Biology*, 69 (3): 173-181.
- Swofford, D. L. 2003.** *PAUP* 4.0: Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods)*. Beta version 4.0b10. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Thomas, O. 1906.** New African mammals of the genera *Cercopithecus*, *Scotophilus*, *Miniopterus*, *Crociodura*, *Georychus*, and *Heliocephalus*. *Annals and Magazine of Natural History*, (8) 2: 375-376.

Annexe 1. La liste des spécimens de *Miniopterus majori* utilisés pour les études morphologiques. PN = Parc National, SF = Station Forestière.

Province d'Antsiranana : PN de la Montagne d'Ambre, 5,5 Km au sud-ouest de Joffreville, 1000 m, 12°31'38"S, 49°10'18"E (FMNH 154553, MNHN 1984.1074) ; **Province de Mahajanga :** grotte d'Ankelimahogo, 18 Km au sud d'Anjajavy, 50 m, 15°11,426'S, 47°12,175'E (FMNH 184053, 184054) ; **Province d'Antananarivo :** Forêt de Mahatsinjo, Andasivodihazo, 10 Km au sud-ouest de Tsinjoarivo, 1450 m, 19°40,7'S, 47°46,2'E (FMNH 166135, 166188-166192) ; SF d'Angavokely, Grotte d'Andavabatomaizina, 5,3 Km à l'ouest de Manjakandriana, 1550 m, 18°55,229'S, 47°45,701'E (FMNH 194055-194064) ; **Province de Fianarantsoa :** Région de Fandanana, 4,1 Km au nord-est de la ville de Fandriana, 1425 m, 20°10,979'S, 47°23,131'E (FMNH 194075-194088) ; Région d'Imasindrary, 15 Km à l'est-sud-est de Fandriana, 1000 à 1600 m, estimé aux 20°17'S, 47°31'E [Jenkins & Carleton, 2005]

(BMNH 97.9.1.38 [holotype], 97.9.1.44, 2000.82) ; Région d'Ambatofinandrahana, 3 km au sud de la ville d'Ambatofinandrahana, 1450 m, 20°34,321'S, 46°48,531'E (FMNH 177275-177284); Région de l'Iremo, 1,5 Km à l'ouest du village d'Iremo, 1450 m, 20°35,630'S et 46°37,090'E (FMNH 166051-166052) ; 2,5 Km à l'ouest du village d'Iremo, 1400 m, 20°35,631'S, 46°37,072'E (FMNH 177285-177292) ; Ville de Fianarantsoa, l'Eglise FLM de Masombahoaka, 1190 m, 21°27,535'S, 47°04,604'E (FMNH 184469) ; PN de Ranomafana à côté de la cascade Sahanalaoatra juste à la limite extérieure du PN, 1100 m, 21°14,2'S, 7°23,9'E (FMNH 187652-187661) ; **Province de Toliara :** Région de Tolagnaro, Grotte de Marondavenoka, située au-dessus du village d'Enato, 9,4 Km au nord de Tolagnaro, 25 m, 24°53,426'S, 46°59,225' E (FMNH 194097) ; caverne maritime de Sarodrano, altitude similaire du niveau de la mer, 23°30'S, 43°43'E (ROM 42610) ; Forêt des Mikea, Grotte d'Andalambezo, estimée à 15 m, estimée aux 22°16'S, 43°17'E (MNHN 1984.1088-1984.1092, MNHN 1984.1094-1984.1095).

Annexe 2. Les mesures externes de *Miniopterus majori* groupés selon les OTUs des localités de Madagascar. Les mesures sont présentées comme suit : moyenne \pm écart type, (valeur minimale - valeur maximale, n = nombre de spécimens). Lorsque n est inférieur ou égal à 2 les statistiques descriptives ne sont pas calculées. OTU 1 = Montagne d'Ambre ; OTU 2 = région de Mahajanga ; OTU 3 = Ambatofinandrahana ; OTU 4 = Tsinjoarivo, Fandanana, Angavokely et Imasindray ; OTU 5 = Itremo et Fianarantsoa ; OTU 6 = Ranomafana et Enato (Tolagnaro). OTU 7 est exclu des analyses parce que les spécimens n'y ont pas été mesurés par la même méthode que pour les autres OTUs.

	LT	LQ	PIED	TR	OREIL	POIDS	AB
OTU 1	113 (n = 1)	55 (n = 1)	8 (n = 1)	7 (n = 1)	12 (n = 1)	8,5 (n = 1)	-
OTU 2	116, 117 (n = 2)	54, 57 (n = 2)	7, 7 (n = 2)	7, 7 (n = 2)	12, 12 (n = 2)	9,5, 9,9 (n = 2)	45,0, 46,0 (n = 2)
OTU 3	114,9 \pm 3,00 (112 - 120 ; n = 10)	55,3 \pm 1,57 (52 - 57 ; n = 10)	7,8 \pm 0,42 (7 - 8 ; n = 10)	7,3 \pm 0,48 (7 - 8 ; n = 10)	11,8 \pm 0,42 (11 - 12 ; n = 10)	9,0 \pm 0,32 (8,5 - 9,5 ; n = 10)	44,5 \pm 0,83 (43,2 - 46,1 ; n = 10)
OTU 4	114,1 \pm 1,72 (110 - 117 ; n = 30)	54,9 \pm 2,00 (49 - 59 ; n = 30)	7,1 \pm 0,55 (6,0 - 8,0 ; n = 30)	7,6 \pm 0,50 (7 - 8 ; n = 30)	12,3 \pm 0,53 (11 - 13 ; n = 30)	10,2 \pm 0,95 (8,6 - 12,5 ; n = 29)	45,6 \pm 0,92 (43,8 - 47,0 ; n = 29)
OTU 5	116,0 \pm 2,41 (112 - 119 ; n = 11)	55,8 \pm 1,89 (54 - 60 ; n = 11)	7,5 \pm 0,82 (6 - 9 ; n = 11)	7,2 \pm 0,40 (7 - 8 ; n = 11)	12,1 \pm 0,30 (12 - 13 ; n = 11)	9,8 \pm 0,92 (8,8 - 12,0 ; n = 11)	44,7 \pm 0,52 (44,1 - 45,9 ; n = 9)
OTU 6	115,4 \pm 2,80 (112 - 120 ; n = 11)	55,1 \pm 2,30 (51 - 58 ; n = 11)	7,7 \pm 0,47 (7 - 8 ; n = 11)	7,4 \pm 0,50 (7 - 8 ; n = 11)	11,5 \pm 0,52 (11 - 12 ; n = 11)	9,4 \pm 0,55 (8,4 - 9,9 ; n = 11)	45,0 \pm 0,83 (43,6 - 46,5 ; n = 11)

Annexe 3. Les mesures crâniennes de *Miniopterus majori* de différentes OTUs des localités de Madagascar. Les mesures sont présentées comme suit : moyenne \pm écart type, (valeur minimale - valeur maximale, n = nombre de spécimens). Lorsque n est inférieur ou égal à 2 les statistiques descriptives ne sont pas calculées. OTU 1 = Montagne d'Ambre ; OTU 2 = région de Mahajanga ; OTU 3 = Ambatofinandrahana ; OTU 4 = Tsinjoarivo, Fandanana, Angavokely et Imasindray ; OTU 5 = Itremo et Fianarantsoa ; OTU 6 = Ranomafana, Enato (Tolagnaro) ; OTU 7 = Sarodrano et Forêt des Mikea.

	LTC	LCC	ZYGO	LACRY	POR	LBC	HBC	MAST	PAL	LPP-mesep	LM3-zygo	MAND
Holotype de <i>M. majori</i> BMNH (97.9.1.38)	15,6	14,5	8,8	4,6	3,6	7,7	6,3	8,5	7,6	6,0	2,3	11,1
OTU 1	15,4 - 15,9 (n=2)	13,4 - 14,1 (n=2)	8,4 - 8,8 (n=2)	4,5 - 5,0 (n=2)	3,7 - 4,0 (n=2)	7,9 - 7,9 (n=2)	6,2 - 6,2 (n=2)	8,3 - 8,4 (n=2)	7,4 - 8,0 (n=2)	6,1 (n=1)	2,1 - 2,2 (n=2)	10,7 - 11,3 (n=2)
OTU 2	15,3 - 15,3 (n=2)	14,1 - 14,2 (n=2)	8,4 (n=1)	4,5 - 4,7 (n=2)	3,6 - 3,7 (n=2)	7,7 - 7,7 (n=2)	6,1 - 6,1 (n=2)	8,3 - 8,5 (n=2)	7,5 - 7,5 (n=2)	5,8 - 6,0 (n=2)	2,2 - 2,3 (n=2)	10,6 - 10,9 (n=2)
OTU 3	15,3 \pm 0,26	14,1 \pm 0,19	8,5 \pm 0,15	4,5 \pm 0,17	3,7 \pm 0,08	7,8 \pm 0,11	6,1 \pm 0,13	8,4 \pm 0,14	7,5 \pm 0,11	5,9 \pm 0,11	2,2 \pm 0,14	10,6 \pm 0,18
OTU 4	15,6 \pm 0,17	13,8 \pm 0,28	8,6 \pm 0,16	4,7 \pm 0,13	3,7 \pm 0,08	7,8 \pm 0,10	6,2 \pm 0,12	8,4 \pm 0,12	7,6 \pm 0,15	6,0 \pm 0,14	2,2 \pm 0,08	10,9 \pm 0,23
OTU 5	15,5 \pm 0,20	14,2 \pm 0,21	8,5 \pm 0,14	4,6 \pm 0,18	3,7 \pm 0,08	7,8 \pm 0,11	6,1 \pm 0,16	8,3 \pm 0,18	7,5 \pm 0,13	5,9 \pm 0,09	2,2 \pm 0,11	10,8 \pm 0,16
OTU 6	15,6 \pm 0,13	14,2 \pm 0,44	8,6 \pm 0,17	4,6 \pm 0,18	3,7 \pm 0,16	7,8 \pm 0,16	6,2 \pm 0,09	8,5 \pm 0,16	7,6 \pm 0,07	6,0 \pm 0,14	2,3 \pm 0,06	10,8 \pm 0,12
OTU 7	15,3 \pm 0,24	13,4 \pm 0,20	8,5 \pm 0,18	4,8 \pm 0,15	3,8 \pm 0,10	7,8 \pm 0,21	6,2 \pm 0,20	8,4 \pm 0,18	7,6 \pm 0,25	6,4 \pm 0,17	2,1 \pm 0,12	11,1 \pm 0,23
	(14,9 - 15,6; n=8)	(13,1 - 13,7; n=8)	(8,3 - 8,8; n=8)	(4,5 - 4,9; n=8)	(3,6 - 3,9; n=8)	(7,4 - 8,1; n=8)	(6,0 - 6,6; n=8)	(8,0 - 8,6; n=8)	(7,1 - 8,0; n=8)	(6,2 - 6,6; n=6)	(2,0 - 2,3; n=8)	(10,8 - 11,2; n=3)

Annexe 4. Les mesures dentaires de *Miniopterus majori* de différentes OTUs des localités de Madagascar. Les mesures sont présentées comme suit : moyenne \pm écart type, (valeur minimale - valeur maximale, n = nombre de spécimens). Lorsque n est inférieur ou égal à 2 les statistiques descriptives ne sont pas calculées. OTU 1 = Montagne d'Ambre ; OTU 2 = région de Mahajanga ; OTU 3 = Ambatofinandrahana ; OTU 4 = Tsinjoarivo, Fandanana, Angavokely et Imasindry ; OTU 5 = Itremo et Fianarantsoa ; OTU 6 = Ranomafana et Enato (Tolagnaro) ; OTU 7 = Sarodrano et Forêt des Mikea.

	C-C	M3-M3	C-M3	I1-M3	c1-m3
Holotype de <i>M. majori</i> BMNH (97.9.1.38)	4,5	6,6	6,1	7,0	6,4
OTU 1	4,5, 4,7 (n = 2)	6,6, 6,8 (n=2)	6,1, 6,2 (n = 2)	7,0, 7, 3 (n=2)	6,4, 6,4 (n = 2)
OTU 2	4,3, 4,3 (n =2)	6,5, 6,6 (n = 2)	6,0, 6,1 (n = 2)	7,1, 7,2 (n = 2)	6,4, 6,5 (n = 2)
OTU 3	4,4 \pm 0,15 (4,2 - 4,6; n = 10)	6,6 \pm 0,10 (6,4 - 6,7; n = 10)	6,1 \pm 0,12 (5,9 - 6,3; n = 10)	7,1 \pm 0,13 (6,9 \pm 7,3; n = 10)	6,4 \pm 0,11 (6,2 - 6,5; n=10)
OTU 4	4,5 \pm 0,19 (3,9 - 4,8; n = 30)	6,6 \pm 0,18 (6,1 - 7,0; n = 31)	6,2 \pm 0,09 (6,0 - 6,3; n = 30)	7,2 \pm 0,13 (7,0 - 7,5; n = 31)	6,5 \pm 0,12 (6,2 - 6,7; n = 31)
OTU 5	4,4 \pm 0,09 (4,2 - 4,5; n = 10)	6,5 \pm 0,18 (6,1 - 6,8; n = 11)	6,2 \pm 0,09 (6,0 - 6,3; n = 10)	7,2 \pm 0,14 (6,9 - 7,4; n = 11)	6,4 \pm 0,10 (6,3 - 6,6; n = 10)
OTU 6	4,3 \pm 0,17 (4,0 - 4,5; n = 10)	6,6 - 0,14 (6,3 - 6,8; n = 10)	6,2 \pm 0,10 (6,0 - 6,3; n = 10)	7,2 \pm 0,07 (7,1 - 7,3; n = 10)	6,4 \pm 0,12 (6,3 - 6,6; n = 10)
OTU 7	4,5 \pm 0,16 (4,2 - 4,7; n = 8)	6,5 \pm 0,15 (6,3 - 6,7; n = 8)	6,1 \pm 0,07 (6,0 - 6,2; n = 8)	7,1 \pm 0,11 (6,9 - 7,2; n = 8)	6,4 \pm 0,14 (6,1 - 6,5; n = 8)