

Bio-écologie des chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa. 1. Identification bioacoustique et habitat préférentiel

Beza Ramasindrazana^{1,2,*} & Steven M. Goodman^{2,3}

¹ Département de Biologie Animale, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo 101, Madagascar
E-mail : ramasindrazana@gmail.com

² Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar

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

* Adresse actuelle : CRVOI, Plateforme de Recherche CYROI, 2 rue Maxime Rivière, 97490 Sainte Clotilde, La Réunion, France

Résumé

Une étude bioacoustique a été entreprise au sein du Parc National de Tsimanampetsotsa, une zone de fourré épineux, afin d'identifier les espèces de chauves-souris présentes et de déterminer l'utilisation de l'habitat par les espèces sympatriques. Quatre espèces (*Miniopterus mahafaliensis*, *Triaenops furculus*, *T. menamena* et *Hipposideros commersoni*) ont été formellement identifiées. En outre, deux groupes avec des pulsations ultrasoniques de type FM-QCF et CF-FM ont été classés parmi les taxa non-identifiés afin d'éviter une mauvaise identification des cris. L'analyse discriminante a permis de conclure que 80,3% des cris ont été correctement classifiés en mettant en exergue le rôle primordial de la fréquence d'énergie maximale, de la fréquence minimale et de la durée dans le discernement des espèces. Cette étude bioacoustique a également permis de constater que chaque espèce possède ses propres exigences en matière d'habitat. *Miniopterus mahafaliensis*, *T. menamena* et *T. furculus* préfèrent plutôt le fourré sec et visitent de façon inégale les deux autres habitats (lisière et savane). Les Molossidae quant à eux sont plutôt généralistes étant donné leur capacité à voler au-dessus de la canopée. Ce choix repose plus sur une écholocation adaptée que sur les proies disponibles ou encore les prédateurs nocturnes.

Mots clés : Parc National de Tsimanampetsotsa, bioacoustique, chauves-souris, habitat préférentiel, proies disponibles, sympatrie

Extended abstract

Most bat species have developed echolocation capacity that allows them to adapt to being nocturnal, which includes orientation, searching for food on the wing, and communication. For most taxa, there are species-specific aspects of their echolocation calls, which permit considerable precision in their identification. In recent years, researchers have developed echolocation dictionaries that provide the means to identify different bioacoustic sounds produced by bats. Such information provides an important window into the study of bat ecology in a non-intrusive manner.

In the current study conducted in the vicinity of the Mitoho Cave Camp, Tsimanampetsotsa National Park, extreme southwestern Madagascar, we used bioacoustic methods to determine the number of bat species occurring in the area, aspects of where they forage (particularly members of the families *Miniopteridae* and *Hipposideridae*), and malaise traps to measure available flying arthropod prey in different habitats. Given the notably arid aspects of the local forest environment, this highly seasonal ecosystem is relatively simple and with few bat species. These aspects provide a straightforward system to examine and test different aspects of the local bat ecology.

Two separate visits were made to the park: dry season (21 November - 06 December 2009) and wet season (09 - 23 April 2010). The specific study zone was the forest and adjacent savanna in proximity to Mitoho Cave. Three distinct habitats occur in this portion of the park: spiny bush at the foot of the limestone Mahafaly Plateau, bush edge, and open savanna. Three transects were established in these three habitats, each 900 m long. Along each transect, 10 points were installed, 100 m apart, and bat echolocation calls were recorded at each of these points for five minutes. Each point was censused on 10 occasions, five during the dry season and five during the rainy season.

The recorded ultrasonic calls allowed four species of bats to be identified at the site including

Hipposideros commersoni, *Triaenops furculus*, and *T. menamena* (Hipposideridae) and *Miniopterus mahafaliensis* (Miniopteridae). In addition, several unidentified calls were recorded. On the basis of a linear discriminant function analysis, the majority of calls were correctly identified and the frequency of maximum energy (peak frequency), minimum frequency, and duration were the most important variables in the differentiation of species.

The different species were not equally recorded in the three habitats. *Miniopterus mahafaliensis* was most common in the spiny bush and bush edge. *Triaenops furculus* and *T. menamena* were predominantly found in the spiny bush and bush edge and occasionally in the open savanna. The sample size for *H. commersoni* was too small to make comparisons. Little in the way of seasonal variation was found between these species in the areas they actively forage. Using the arthropods captured in the malaise traps, the available prey base showed considerable habitat and seasonal differences. The principal groups included Coleoptera, Diptera, and Lepidoptera. Coleoptera and Diptera were the dominant orders during the dry season and Lepidoptera during the wet season.

Hypotheses are explored to explain aspects of habitat choice of the locally occurring bat species. As there is little in the way of documented hunting pressure in the Tsimanampetsotsa area by nocturnal bat predators (Carnivora and owls), this aspect cannot be used to explain the absence of bats from the open savanna. In addition, prey availability does not seem to be a suitable explanation, as the habitat with the greater abundance of potential prey was the savanna, but few bat species foraged in this habitat. We conclude that different types of constraints (phylogenetic and morphological) on members of the Hipposideridae and Miniopteridae impose limits as to where these animals forage and levels of adaptation to the exploitation of available prey resources.

Keywords: Tsimanampetsotsa National Park, bioacoustic, bats, habitat use, prey availability, sympatry

Introduction

Les chauves-souris insectivores sont des mammifères nocturnes capables de maîtriser la nuit grâce à leur système d'écholocation. Cette faculté leur permet de s'orienter, de capturer leur proie et même de communiquer entre elles (Taylor, 2000 ; Altringham, 2001). En outre, l'écholocation est généralement

spécifique et permet de discerner une espèce d'une autre (O'Farell *et al.*, 1999) même si des limitations sont reconnues (Barclay, 1999). C'est en ce sens qu'il est important d'établir des catalogues de cris associés à des individus proprement identifiés taxonomiquement afin de reconnaître une espèce donnée (Parsons & Jones, 2000 ; Rydell *et al.*, 2002 ; Ramasindrazana *et al.*, 2011) mais surtout pour faciliter la reconnaissance des espèces en vol libre. A cet effet, de nombreuses études ont été entreprises afin de récolter les vocalisations d'une grande partie des espèces de chauves-souris de Madagascar (Russ *et al.*, 2003 ; Kofoky *et al.*, 2009 ; Goodman *et al.*, 2011 ; Ramasindrazana *et al.*, 2011).

Un site localisé dans l'extrême Sud-ouest malgache, doté d'une richesse spécifique réduite et connue, a été choisi afin de recenser les espèces de chauves-souris à l'aide d'un détecteur ultrasonique à expansion temporelle, notamment celles appartenant à la famille des Hipposideridae et des Miniopteridae. Le choix des deux familles repose sur l'importance des études antérieurement effectuées afin d'élucider les aspects bioacoustiques de ces deux groupes (Kofoky *et al.*, 2009 ; Ramasindrazana *et al.*, 2011). Lors de leur inventaire dans cette région, Goodman *et al.* (2002) ont noté la présence de cinq espèces de chauves-souris, à savoir : *Triaenops furculus*, *T. menamena*, *Hipposideros commersoni* et *Miniopterus mahafaliensis* vivant dans la Grotte d'Andranoilovy (près du campement de Mitoho) pendant le jour et *Mormopterus jugularis* qui a été recensé dans les crevasses de la falaise ou les constructions humaines, aussi pendant le jour.

L'objectif de cette étude est de vérifier si les catalogues des vocalisations actuellement disponibles sont efficaces pour une identification des espèces de chauves-souris en plein vol au sein des différents habitats échantillonnés et si la méthode bioacoustique est un bon outil pour déterminer l'habitat préférentiel des chauves-souris sympatriques.

Méthodologie

Site d'étude

Situé dans la partie Sud-ouest de Madagascar, à 85 km au sud de Toliara, Région Atsimo Andrefana (ex-Province de Toliara), le Parc National de Tsimanampetsotsa s'étend sur 203 745 ha (REBIOMA, données non publiées) avec une altitude variant de 40 à 120 m. Ce parc est constitué d'une association d'habitats et de biotes dominés par deux zones distinctes. L'une est constituée de fourré épineux au pied du Plateau Mahafaly et

l'autre surplombée par une aire de massif calcaire (Goodman *et al.*, 2002).

Avec un climat sub-aride, la région de Toliara reçoit des précipitations saisonnières annuelles, inférieures à 500 mm (Mamokatra, 1999). Ces précipitations sont plus abondantes entre le mois de décembre et le mois de février avec une moyenne de 7 à 9 jours de pluie par an (Goodman *et al.*, 2002), offrant ainsi une saison sèche très étendue et une saison humide relativement courte. La température moyenne annuelle est de 24°C (Donque, 1975). La végétation de cette région est caractéristique des forêts-fourrés sèches épineuses du Sud-ouest et des forêts sèches épineuses dégradées du Sud-ouest (Smith, 2007).

Deux visites de terrain ont été entreprises afin de recenser les espèces de chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa et de comprendre l'utilisation de l'habitat disponible en fonction de la saison dont la première pendant la saison sèche (21 novembre - 06 décembre 2009) et la seconde pendant la saison humide (09 - 23 avril 2010). La zone limitrophe du campement de Mitoho a été choisie pour cette étude.

Etablissement des transects de suivi

Au niveau du site, les divers habitats montrent une structure linéaire formée d'une succession de fourré sec, d'une lisière forestière et de savane herbeuse à *Casuarina* (Casuarinaceae), un arbre introduit à Madagascar. Trois transects de 900 m chacun ont été choisis au niveau des trois habitats différents (fourré sec, lisière et savane). Pour chaque transect, 10 points d'écoute distants de 100 m ont été établis. Les enregistrements ultrasoniques ont commencé environ 30 minutes après le coucher du soleil pendant les deux premières heures étant donné que l'activité des chauves-souris est maximale pendant cette période (Randrianandrianina *et al.*, 2006 ; Kofoky *et al.*, 2007) et chaque enregistrement auprès d'un point d'écoute a duré cinq minutes.

Afin de réduire les erreurs liées aux facteurs abiotiques (température, vents, pluies, état de la lune, etc.), dix points départagés équitablement entre deux différents habitats ont été échantillonnés par nuit. Au total, dix sessions d'enregistrements ont été entreprises par point, dont cinq pendant le début de la saison sèche et cinq autres pendant la saison des pluies. Une session consiste à la réalisation d'une rotation d'enregistrement au sein des trois habitats pendant trois nuits successives afin de finir le suivi des dix points par habitat. Cette méthode de combinaison

lors des enregistrements devrait pouvoir fournir des données aléatoires indépendantes permettant de comprendre l'utilisation faite de l'espace par les espèces de chauves-souris sympatriques.

Enregistrement et analyse des ultrasons

Un Pettersson D240X (Pettersson Elektronik, AB, Uppsala, Suède) a été utilisé afin de détecter les cris de chauves-souris au niveau des transects. Cet appareil électronique permet de capter les ultrasons en temps réel et de les reconverter en sons audibles à l'homme (Pettersson, 2001). Les cris, captés en temps réel, ont été ralentis 10 fois manuellement et enregistrés à l'aide d'un matériel enregistreur (Portable Minidisc Recorder, type MZ-N505, Sony, Japon). Sur le terrain, chaque enregistrement dure en moyenne 20 secondes. Ces cris ralentis conservent les différents paramètres nécessaires à l'identification des espèces pour les analyses ultérieures. Trois pulsations caractéristiques d'un taxon par enregistrement ont été généralement analysées pour déterminer les taxa de par leur écholocation. Les paramètres standards incluant la fréquence d'énergie maximale (FmaxE), la fréquence maximale (Fmax), la fréquence minimale (Fmin), la durée (Dur) et l'intervalle entre deux pulsations successives (IPI) ont été mesurés en utilisant le logiciel BatSound (v 3.31, Pettersson Elektronik, Uppsala, Suède), avec un seuil allant de 14 - 16, un Fast Fourier Transform 512 (Obrist, 1995) et au mode « Hanning Window » qui permet d'éliminer les bruits indésirables (Schoeman & Jacobs, 2003).

Echantillonnage des proies disponibles

Afin d'avoir une estimation de la distribution et de l'abondance relatives des proies disponibles pour les chauves-souris au sein des trois habitats recensés en fonction de la saison, un échantillonnage des insectes au cours de trois nuits successives a été entrepris lors de chaque visite. Pour ce faire, cinq pièges malaises (SLAM Trap Standard (110 x 110 x 110 cm), MegaView Science, Taiwan) ont été ouverts de 17h00 à 5h00 dont deux au sein du fourré sec (l'un au niveau du sol et l'autre au niveau de la canopée), deux autres auprès de la lisière (au niveau du sol et au niveau de la canopée) et un piège à terre au sein de la savane. De telles dispositions ont été adoptées afin d'avoir une idée sur la distribution horizontale et verticale des proies disponibles. Les pièges malaises ont été installés au niveau des trois transects de suivi bioacoustique afin de s'assurer que les échantillons

collectés figurent dans le domaine vital des espèces de chauves-souris recensées.

Méthode d'analyse des données

Identification des chauves-souris par analyse discriminante linéaire

Cette analyse a été conduite avec le logiciel SPSS (SPSS Inc., 1999) afin de connaître si tous les enregistrements peuvent être attribués à un taxon de chauves-souris (espèce ou famille), de savoir quel est le plus important paramètre pour discerner les groupes taxonomiques ainsi que de définir à quel groupe appartient un cri non identifié. La classification des chauves-souris d'après leur vocalisation a été basée sur les travaux de Kofoky *et al.* (2009), de Ramasindrazana *et al.* (2011) et des enregistrements récoltés sur des individus capturés lors des diverses descentes sur terrain (Kofoky, Ramasindrazana & Goodman, non publiées).

Détermination de la variation de l'habitat préférentiel des espèces en fonction de la saison

Une analyse de la variance à deux facteurs suivie du « post hoc Tukey test » a été entreprise afin de connaître l'habitat préférentiel de chaque espèce de chauves-souris correctement identifiée provenant du Parc National de Tsimanampetsotsa en fonction de la saison. Les données d'occurrence en pourcentage (en %) ont été préalablement transformées en données angulaires avant les analyses statistiques (Dytham, 2003). Le résultat est significatif si la probabilité est inférieure à la probabilité seuil qui est de 5%.

Résultats

Identification bioacoustique des chauves-souris

Quatre espèces de chauves-souris ont été identifiées dans le Parc National de Tsimanampetsotsa dont trois espèces de la famille des Hipposideridae à savoir *Hipposideros commersoni*, *Triaenops furculus* et *T. menamena* et une espèce de Miniopteridae, *Miniopterus mahafaliensis* (Tableau 1, Figure 1). En outre, des cris à basse fréquence de Molossidae ont été fréquemment enregistrés pendant les séries de points d'écoute. Deux autres groupes ont été classés parmi les non-identifiés. La première rassemble les cris avec des pulsations ultrasoniques composées d'une partie à fréquence modulée suivie d'une partie à fréquence quasi-constante (FM-QCF) et la seconde avec des pulsations formées d'une succession d'une

partie à fréquence constante suivie d'une portion à fréquence modulée (CF-FM ou FM-CF-FM). Afin d'éviter toutes ambiguïtés dans les interprétations, les deux groupes non-identifiés ont été exclus des analyses ultérieures de l'habitat préférentiel des chauves-souris du parc.

Au total, 80,3% des cris ont été correctement classifiés lors de l'analyse discriminante linéaire. Les deux premières fonctions expliquent au total 98,5% de la variance et mettent en exergue le rôle primordial de FmaxE, Fmin et Dur dans le discernement des espèces (Tableau 2). *Miniopterus mahafaliensis* et *H. commersoni* ont été identifiés à plus de 92%. *Triaenops furculus* et *T. menamena* ont été identifiés respectivement à 69,2% et à 66,9% (Tableau 3). Les cris non identifiés de structure FM-QCF ne montrent aucun chevauchement par rapport aux autres espèces et peuvent ainsi provenir d'une même espèce (voir Discussion). Par contre, les cris de structure CF-FM classés parmi les non identifiés montrent un certain niveau de chevauchement avec *T. menamena* de par leur fréquence et leur durée. La qualité des enregistrements et la variation intraspécifique pourraient être à l'origine de cette incertitude (Tableau 3, Figure 1).

Variation de l'habitat préférentiel des chauves-souris

Comme *Hipposideros commersoni* a été rarement enregistré au niveau du fourré sec et de la lisière lors de la première visite conduite pendant la saison sèche, il n'est pas possible de tirer des conclusions sur l'habitat préférentiel de cette espèce au sein de la zone d'étude. De ce fait, seuls *Miniopterus mahafaliensis*, le groupe des Molossidae, *Triaenops furculus* et *T. menamena* ont été analysés d'après les enregistrements en expansion temporelle. *Miniopterus mahafaliensis* utilise de façon inégale les trois habitats étudiés ($F = 6,638$, $P = 0,005$). Le « post hoc Tukey test » a permis de constater une variation significative de l'activité de *M. mahafaliensis* entre le fourré sec et la savane ($P = 0,006$) d'une part et entre la lisière de la forêt et la savane ($P = 0,024$) d'autre part. Cependant, il n'y a pas de différence significative de l'activité au niveau du fourré sec et de la lisière ($P = 0,846$). *Miniopterus mahafaliensis* est donc plus actif au sein du fourré sec et de la lisière qu'au niveau de la savane (Tableau 4, Figure 2A). Cette activité ne varie pas en fonction de la saison ($F = 1,372$, $P = 0,253$).

Les Molossidae, quant à eux, utilisent tous les milieux disponibles. Leur activité ne varie ni

Tableau 1. Paramètres standard d'identification des chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa. Données exprimées en moyenne \pm écart-type, minimum - maximum. FmaxE : fréquence d'énergie maximale, Fmax : fréquence maximale, Fmin : fréquence minimale, Dur : durée et IPI : intervalle entre deux pulsations.

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

Tableau 2. Résultats de l'analyse discriminante linéaire effectuée sur les espèces de chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa. FmaxE : fréquence d'énergie maximale ; Fmax : fréquence maximale ; Fmin : fréquence minimale ; Dur : durée ; IPI : intervalle entre deux pulsations. d.d.l. : degré de liberté. Les valeurs en gras désignent la corrélation plus élevée entre les variables et les fonctions discriminantes.

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

Tableau 3. Pourcentage des cris de chauves-souris dans le Parc National de Tsimanampetsotsa correctement classifiés en utilisant l'analyse discriminante.

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

en fonction de l'habitat ($F = 1,157$, $P = 0,331$) ni en fonction de la saison ($F = 1,746$, $P = 0,199$), néanmoins leur activité reste plus intense au niveau de la savane (Tableau 4, Figure 2B).

Trienops furculus montre une certaine sélection dans l'utilisation des habitats disponibles. L'importance de l'activité au niveau des trois habitats étudiés varie de façon significative ($F = 11,110$, $P <$

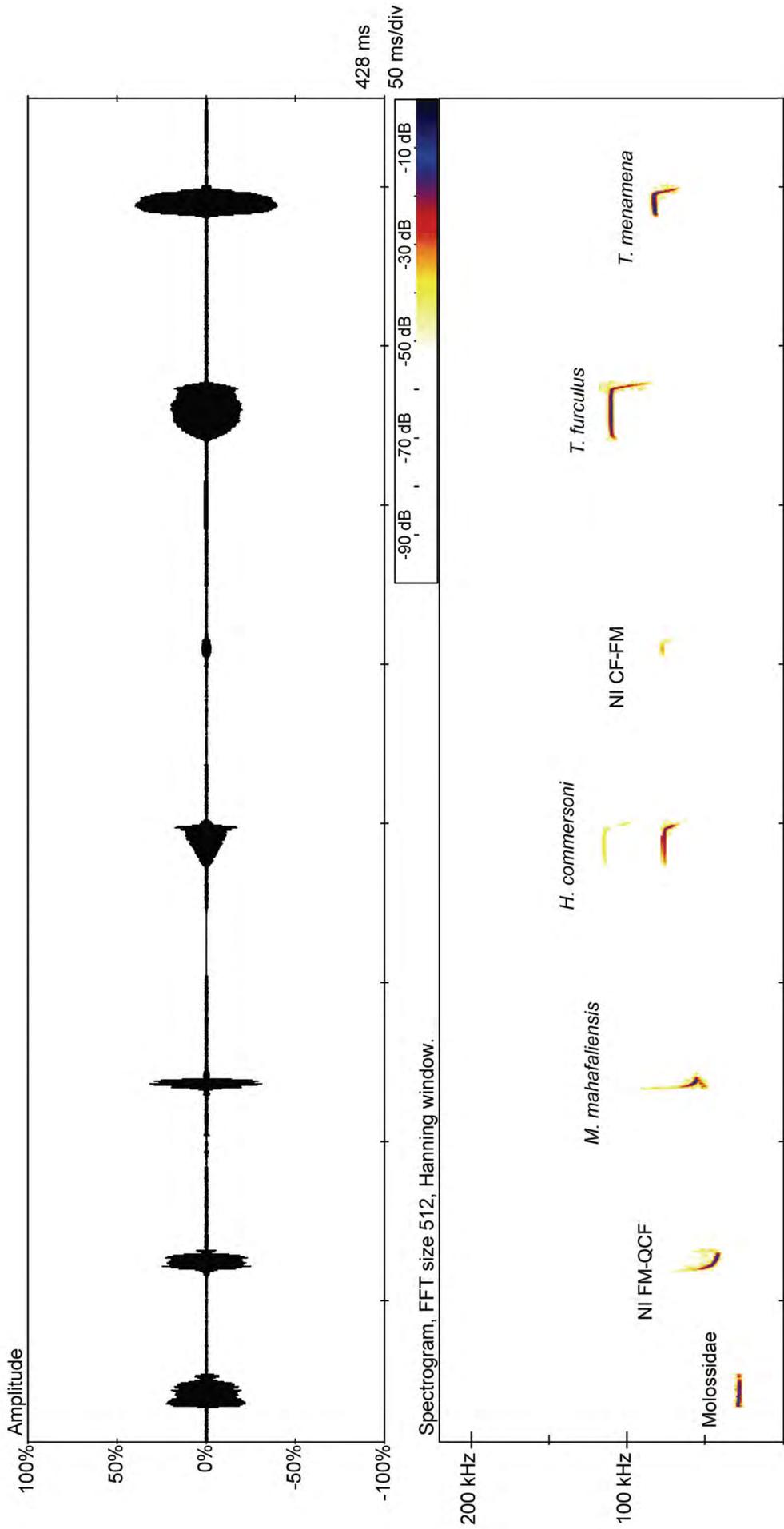


Figure 1. Vocalisations des sept « types » de chauves-souris recensées dans le Parc National de Tsimanampetsotsa. NI FM-QCF : cris non identifiés de structure FM-QCF, NI CF-FM : cris non identifiés de structure CF-FM.

Tableau 4. Occurrence moyenne (en %) des espèces recensées dans le Parc National de Tsimanampetsotsa en fonction de la saison. Données exprimées en moyenne \pm erreur standard, minimum - maximum.

	Fourré sec		Lisière		Savane	
	Saison sèche	Saison humide	Saison sèche	Saison humide	Saison sèche	Saison humide
<i>Miniopterus mahafaliensis</i>	38 \pm 14,6 0 - 90	18 \pm 5,8 0 - 30	22 \pm 3,7 10 - 30	16 \pm 4,0 10 - 30	4 \pm 2,5 0 - 10	6 \pm 6,0 0 - 30
<i>Triaenops furculus</i>	22 \pm 5,8 10 - 40	26 \pm 7,5 0 - 40	8 \pm 3,7 0 - 20	8 \pm 4,9 0 - 20	0 \pm 0,0 0 - 0	4 \pm 4,0 0 - 20
<i>T. menamena</i>	58 \pm 2,0 50 - 60	60 \pm 5,5 40 - 70	38 \pm 5,8 30 - 60	38 \pm 7,4 20 - 60	14 \pm 5,1 0 - 30	12 \pm 5,8 0 - 30
Molossidae	6 \pm 6,0 0 - 30	18 \pm 5,8 0 - 30	12 \pm 5,8 0 - 30	18 \pm 7,4 0 - 40	26 \pm 12,5 0 - 60	28 \pm 12,0 0 - 70

0,001). Le « post hoc Tukey test » montre que cette différence est significative entre le fourré sec et la lisière d'une part ($P = 0,018$) et entre le fourré sec et la savane d'autre part ($P < 0,001$). Pourtant, elle ne l'est pas entre la lisière et la savane ($P = 0,228$). L'activité de cette espèce se concentre donc majoritairement au sein du fourré sec et reste faible au niveau de la lisière et de la savane (Figure 2C). Il n'y a pas de variation notable de l'activité de cette espèce en fonction de la saison ($F = 11,559$, $P = 0,082$).

Triaenops menamena montre également une certaine sélection dans l'utilisation des habitats ($F = 27,360$, $P < 0,001$). Le « post hoc Tukey test » révèle que l'activité varie significativement entre le fourré sec et la lisière ($P = 0,027$), entre le fourré sec et la savane ($P < 0,001$) et enfin entre la lisière et la savane ($P < 0,001$). Même si *T. menamena* est plus actif en milieu forestier (au sein du fourré sec), il est également possible de recenser cette espèce au niveau de la lisière forestière ou même au niveau de la savane. L'activité de *T. menamena* diminue du fourré sec à la savane en passant par la lisière. Aucune variation saisonnière n'a pu être constatée pour ce groupe ($F = 0,057$, $P = 0,852$) (Tableau 4, Figure 2D).

Variation des proies disponibles en fonction des habitats et de la saison

Comme l'effectif des insectes récoltés par les pièges malaises installés au niveau de la canopée est très faible, il n'a pas été possible d'obtenir des échantillons représentatifs concernant la stratification verticale de l'entomofaune et les deux échantillons provenant des deux pièges (sol, canopée) ont été combinés. L'échantillonnage des insectes entrepris lors de cette étude révèle l'importance des Coleoptera, des Diptera et des Lepidoptera. Les autres ordres incluant les Hymenoptera, les Blattaria, les Psocoptera, les Homoptera, les Hemiptera, les

Neuroptera et les Araneae constituent moins de 9% des insectes capturés. Si les Coleoptera et les Diptera dominent les échantillons d'arthropodes obtenus lors de la saison sèche (novembre - début décembre), les Lepidoptera constituent une grande partie des échantillons récoltés pendant la saison humide (avril) (Figure 3).

Discussion

Identification des espèces de chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa basée sur la méthode bioacoustique

Parmi les sept taxa classés par la méthode bioacoustique, quatre espèces à savoir : *Hipposideros commersoni*, *Triaenops furculus*, *T. menamena* et *Miniopterus mahafaliensis* ont pu être identifiées d'après leur écholocation. Les trois espèces de la famille des Hipposideridae, de par leurs cris CF précédée et/ou suivie d'une portion FM, émettent des cris à plein temps. Ces espèces ont des écholocations qui leur sont spécifiques et peuvent être identifiées en utilisant la méthode d'expansion temporelle ou hétérodyne (Kofoky *et al.*, 2009). Les espèces appartenant à cette famille ne séparent pas le temps d'émission et d'écoute. De plus, elles peuvent détecter les sons produits par le mouvement des ailes des insectes se trouvant à leur proximité.

Toutefois, même spécifique, la vocalisation de chaque espèce de chauve-souris n'est pas toujours identifiée à 100% à cause de plusieurs facteurs pour ne citer que la variation intraspécifique ou géographique (Barclay, 1999 ; Barclay & Brigham, 2004). *Triaenops menamena* et *T. furculus* montrent un dimorphisme sexuel morphométrique (Ranivo & Goodman, 2006). Les enregistrements en expansion temporelle récoltés dans le Parc National de Tsimanampetsotsa montrent deux groupes distincts pour *T. menamena* et pour *T. furculus*. Ceci indique la présence d'un dimorphisme sexuel relatif aux

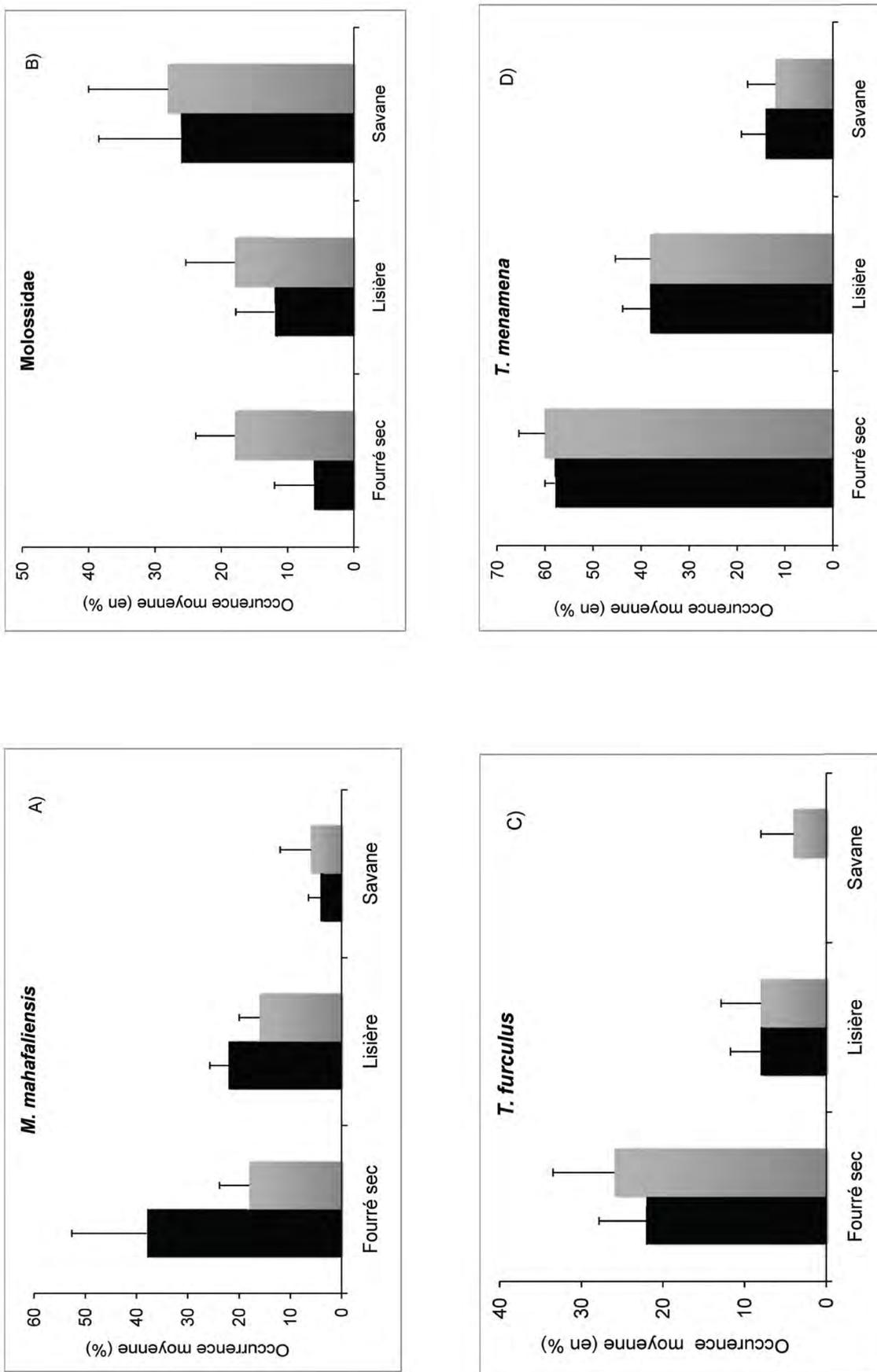


Figure 2. Occurrence moyenne + erreur standard de chaque taxon de chauves-souris analysé dans chaque habitat pendant la saison sèche (novembre - décembre, noir) et la saison humide (avril, gris) au sein du Parc National de Tsimanampetsotsa.

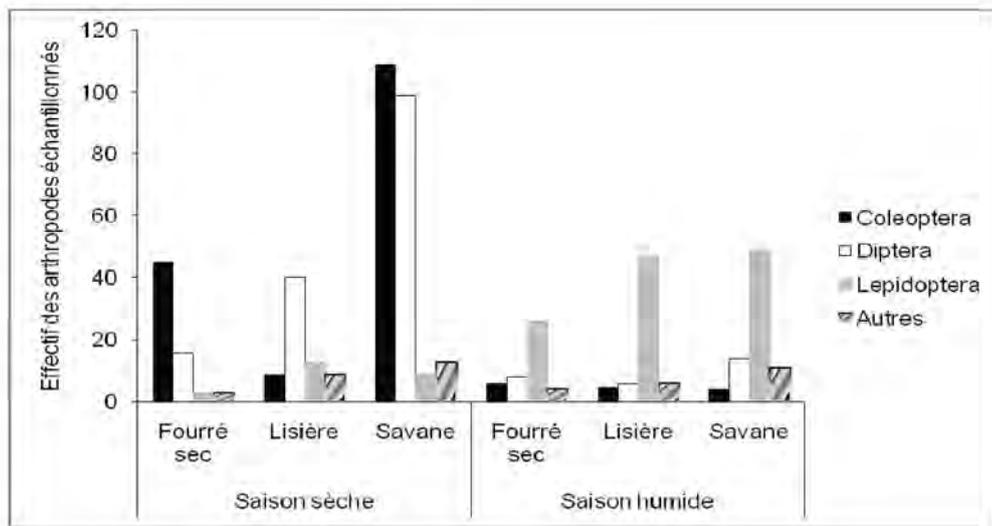


Figure 3. Effectif de chaque ordre d'arthropodes capturé en fonction de l'habitat et de la saison dans le Parc National de Tsimanampetsotsa. Autres : Blattaria, Hymenoptera, Psocoptera, Homoptera, Hemiptera, Neuroptera et Araneae.

paramètres bioacoustiques au moins pour ces deux espèces. De ce fait, le rôle biologique de ces différentes vocalisations nécessite une attention particulière. En effet, elles pourraient, par exemple, aider dans la communication intraspécifique ou interspécifique ou même dans la capture de proie (Jacobs *et al.*, 2007). Jones *et al.* (1993) et Taylor *et al.* (2005) ont noté la présence d'un dimorphisme sexuel de vocalisation de certaines espèces de la famille des Hipposideridae d'Afrique (à l'exemple de *T. persicus*).

Goodman *et al.* (2002) ont noté la présence d'une colonie de *Mormopterus jugularis* sous la toiture d'une maison à Efoetse (village proche de notre site d'étude). En outre, le long du Plateau Mahafaly et au sein du Parc National de Tsimanampetsotsa, cette espèce gîte dans les fissures de rochers (Goodman & Ramasindrazana, non publiées). Il est donc probable que de telles structures existent près de la zone d'étude et les cris de Molossidae enregistrés pourraient appartenir à *M. jugularis*. La structure et l'intensité de l'écholocation des Molossidae sont très particulières, ce qui facilite leur identification lors des enregistrements ultrasoniques. Cependant, la famille des Molossidae à Madagascar comporte huit espèces (Goodman, 2011) et les détails sur les différences dans leurs vocalisations n'ont pas encore été correctement documentés. Ce groupe a été inclus dans cette étude afin de montrer les différences majeures entre les cris des Molossidae et ceux des Hipposideridae et des Miniopteridae.

Deux groupes ont été classés parmi les non identifiés. Le premier rassemble des cris provenant

de chauves-souris émettant à temps partiel et de structure FM-QCF alors que le second regroupe les cris de chauves-souris émettant des cris à plein temps et de structure CF-FM. Pour le cas des FM-QCF non identifiés, il s'est avéré qu'aucune des espèces auparavant recensées dans le site ne peut émettre des ultrasons à une fréquence allant de 36,6 à 43,5 kHz (Tableau 1) avec une structure FM-QCF. Ces cris pourraient probablement provenir de *Miniopterus griffithsi*. En effet, Goodman *et al.* (2010) délimite la zone de distribution géographique de cette espèce comme au sud de la rivière Onilahy, y compris la région de Tsimanampetsotsa. Les analyses bioacoustiques des cris de *M. griffithsi* révèle que cette espèce émet des pulsations ultrasoniques allant de 43,5 à 45,3 kHz (Ramasindrazana *et al.*, 2011). Toutefois, ce résultat vient de deux individus récoltés à Itampolo, approximativement 70 km au sud du campement de Mitoho. Il est alors possible que la limite inférieure de la fréquence d'énergie maximale (FmaxE) de *M. griffithsi* puisse aller au-dessous de 43,5 kHz. Davantage de recherche serait alors nécessaire pour vérifier cette hypothèse.

Le deuxième groupe qui rassemble des cris de structure CF-FM peut appartenir à *T. menamena*, mais étant donné la qualité des cris, il a été plus difficile de le reconnaître. Pendant les enregistrements au niveau des transects, la qualité des enregistrements change si l'individu enregistré est trop éloigné du microphone par exemple. D'autre part, chez les chauves-souris, la variation intraspécifique des cris peut être considérable et sans un échantillonnage approprié, il est difficile de mesurer cette variation.

Tout ceci confirme l'importance des catalogues de vocalisations correctement documentés provenant de la combinaison de plusieurs techniques pouvant simuler tous les habitats généralement fréquentés par chaque espèce.

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

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

Dans la littérature, l'importance de l'activité dans chaque habitat a été évaluée d'après les enregistrements en mode hétérodyne ou en division de fréquence qui permet vaguement de discerner les groupes. En effet à Madagascar, les enregistrements ont été classés par intervalle de fréquence (< 33 kHz : *Molossidae* et *Taphozous mauritanus*, 33 - 60 kHz : *Vespertilionidae* et *Miniopteridae* et > 60 kHz : *Hipposideridae* et *Myotis goudoti*) (Kofoky *et al.*, 2007). L'activité des chauves-souris a été donc estimée en analysant des enregistrements qui vont

permettre de distinguer des phases de passage (« bat pass ») ou des phases de capture (« bat feeding ») (Randrianandrianina *et al.*, 2006 ; Kofoky *et al.*, 2007) sans pour autant montrer l'importance de chaque habitat pour chaque espèce qui ne peut pas être identifiées séparément. C'est en ce sens qu'il fallait avoir recours à la méthode d'expansion temporelle pour déterminer l'habitat préférentiel des espèces présentes. En effet, cette méthode permet de reconnaître avec une certaine précision l'identité des espèces recensées.

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

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

Triaenops furculus et *T. menamena* sont plus actifs au niveau du fourré sec et de la lisière qu'au niveau de la savane. Les deux premiers habitats leur fournissent des abris contre les prédateurs. Si *T. furculus* reste généralement au sein des zones boisées (fourré sec, lisière), *T. menamena* quant à lui circule au sein de la savane et cette espèce est donc plutôt généraliste. En effet, les séries de capture et de détection ultrasonique ont révélé que si *T. furculus* est particulièrement affilié aux zones boisées ou forestières, *T. menamena* quant à lui peut fréquenter divers milieux comme les zones forestières, les zones d'agriculture et même la savane (Kofoky, non publiées).

Les données rassemblées lors de la présente étude pour *Hipposideros commersoni* sont insuffisantes étant donné que cette espèce a été rarement détectée. Cette espèce est exploitée par les populations riveraines surtout en période de soudure à cause de sa taille (Goodman, 2011). Au cours de la deuxième descente, les pièges locaux de chauves-souris ont été trouvés dans la Grotte d'Andranoilovy, et il est clair que la population de cette espèce a connu une forte réduction à cause de la chasse dont elle a été l'objet.

Les *Molossidae* sont plutôt généralistes car ils utilisent tous les habitats disponibles. N'étant pas capables de survoler les endroits fermés (entre la végétation, dans les pistes sinueuses, ...),

ils préfèrent survoler la canopée. Au niveau du campement de Mitoho, la hauteur de la canopée est généralement inférieure à 5 m. Ceci permet de recenser les Molossidae même au niveau du fourré sec ou de la lisière.

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

- 1) Les chauves-souris pendant leurs activités nocturnes peuvent être attaquées par des prédateurs nocturnes car la zone ouverte ne leur offre pas d'abri.
- 2) Les activités sont liées aux proies disponibles. C'est-à-dire que les espèces de chauves-souris sont plus actives là où il y a une forte concentration de proies potentielles.
- 3) Les activités sont liées à leur système d'écholocation respectif. C'est-à-dire que les espèces choisissent les habitats favorables selon leur système d'écholocation.

Hypothèse prédation

Dans la littérature, un certain nombre d'espèces animales sont répertoriées comme étant des prédateurs de chauves-souris. A Tsimanampetsotsa, Andriatsimietry *et al.* (2009) ont révélé la présence de restes de *Hipposideros commersoni* dans les résidus fécaux de *Galidictis grandidieri*, après l'analyse du régime alimentaire de cette espèce. Ce Carnivora local et endémique est un chasseur qui se nourrit d'invertébrés et de vertébrés. En outre, les analyses du régime alimentaire de *Tyto alba*, un rapace nocturne, dans le Sud-ouest de Madagascar, a confirmé la présence de restes de Molossidae, plus particulièrement de *Mormopterus jugularis*, *Chaerephon leucogaster*, *Mops leucostigma* et *Otomops madagascariensis* dans les pelotes de rejection de cette espèce (Goodman *et al.*, 1993 ; Rasoma & Goodman, 2007), mais dans la région

de Tsimanampetsotsa, cette chouette se nourrit rarement de chauves-souris (Goodman & Langrand, 1993). Ceci confirme la présence de prédateurs potentiels des chauves-souris dans le Parc National de Tsimanampetsotsa, mais les informations actuellement disponibles ne permettent pas de considérer la prédation comme étant le principal facteur du choix de l'habitat préférentiel des espèces de chauves-souris.

Hypothèse proies disponibles

L'échantillonnage des proies disponibles a montré l'importance de l'effectif total des insectes récoltés au sein de la savane par rapport aux deux autres habitats (fourré sec et lisière) avec une prépondérance des Coleoptera et des Diptera pendant la saison sèche et une importance des Lepidoptera surtout au niveau de la savane pendant la saison humide. Néanmoins, les chauves-souris échantillonnées dans le parc concentrent leur activité majoritairement au niveau du fourré sec et de la lisière qu'au niveau de la savane et même si cette dernière a une richesse entomofaune plus élevée que les deux autres habitats. Ceci dit, le choix de l'habitat par les chauves-souris du site d'étude n'est pas directement associé à la disponibilité de la nourriture mais serait plutôt lié à sa qualité.

Hypothèse système d'écholocation

L'écholocation est constituée d'une succession de pulsations ultrasoniques consécutives et non de pulsations indépendantes (Russ, 1999). Ces ultrasons permettent aux chauves-souris d'acquérir des informations fiables et à jour de l'environnement afin de se déplacer, de se nourrir et même de se protéger contre les prédateurs.

Dans des genres différents, les familles et sous-familles de chauves-souris utilisent un système d'écholocation dont les fréquences sont directement liées à leur morphologie et à leur histoire phylogénétique (Teeling *et al.*, 2000 ; Springer *et al.*, 2001 ; Jones & Teeling, 2006). Par exemple, pour se nourrir, les chauves-souris devraient pouvoir discerner les proies des objets inertes (Schnitzler & Kalko, 2001). Dans leur milieu naturel, elles doivent détecter, localiser et classifier leur objectif pendant un temps très limité qui peut être de quelques millisecondes. Cependant, la portée de l'écholocation est limitée selon la fréquence d'émission, l'humidité de l'air et la température ambiante (Russ, 1999). Il faut alors que cette écholocation soit adaptée aux

conditions rencontrées afin que l'espèce puisse survivre.

Miniopterus mahafaliensis utilise des vocalisations à structure FM-QCF qui permettent de détecter avec précision les proies et de récolter des informations fiables de leur environnement. Les Molossidae préfèrent des ultrasons à fréquence quasi-constante de basse fréquence qui peuvent traverser de longues distances et ne modifient les ultrasons qu'à l'approche de proies ou d'obstacles. Les Hipposideridae émettent généralement des pulsations avec une partie à fréquence constante plus longue (Tableau 1). Toutefois, cette écholocation à fréquence constante est plus importante dans la détection des échos, mais ne l'est pas pour la localisation exacte des objets environnants comme les insectes qui volent. De ce fait, la combinaison de l'effet "doppler" à un système d'écoute spécialisé facilite la détection des insectes volant dans les endroits fermés (Schnitzler & Kalko, 2001). Pour les espèces de chauves-souris sympatriques, l'utilisation de l'habitat est conditionnée par les caractéristiques des pulsations ultrasoniques étant donné que la variation de la fréquence et de la structure des pulsations liées aux facteurs abiotiques peuvent considérablement affecter le comportement de chaque espèce.

En somme, le choix de l'habitat par les espèces de chauves-souris dépend majoritairement des caractéristiques de leur ultrason plutôt que des influences externes même si ces dernières ne sont pas à négliger. En effet, Kusch *et al.* (2004) ont également démontré que l'habitat préférentiel des chauves-souris dépend de leur écholocation et des proies disponibles dans un milieu donné.

Pour toutes les espèces analysées, les analyses statistiques entreprises montrent que la saison n'a pas une influence majeure sur l'activité et l'habitat préférentiel des chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa.

Conclusion

La méthode d'expansion temporelle a permis de recenser et de reconnaître les espèces de chauves-souris sympatriques du Parc National de Tsimanampetsotsa notamment celles appartenant à la famille des Miniopteridae et des Hipposideridae et à la rigueur celles des Molossidae. Ainsi, les quatre espèces, à savoir, *Miniopterus mahafaliensis*, *Triaenops menamena*, *T. furculus* et *Hipposideros commersoni* ont été identifiées. Des cris de Molossidae qui pourraient probablement appartenir à *Mormopterus jugularis* ont été collectés. En outre,

l'analyse de l'habitat préférentiel des chauves-souris sympatriques a montré que les espèces choisissent généralement le milieu fermé constitué par le fourré sec et la lisière. Cette préférence est plus liée à leur capacité d'émettre des ultrasons adaptés qu'à la forte prédation ou à la disponibilité des proies. Davantage de recherches seraient alors nécessaires afin de mettre à jour les catalogues de vocalisations de toutes les espèces de chauves-souris de Madagascar afin de pouvoir identifier toutes les espèces de chiroptères malgaches et d'entreprendre des études non invasives et multidisciplinaires sur la communauté chiroptérologique malgache.

Remerciements

Nous tenons à exprimer notre profonde gratitude à l'égard du Département de Biologie Animale de l'Université d'Antananarivo, qui a apporté son soutien dans toutes les démarches administratives. Nous sommes également reconnaissants envers Madagascar National Parks Antananarivo et Toliara, au Directeur du Parc National de Tsimanampetsotsa et son personnel, à la Direction Générale de l'Environnement et des Forêts de Madagascar pour avoir donné une autorisation favorable à l'accomplissement de ce projet. Nous remercions également toute l'équipe du campement Andranovao pour leur soutien. Cette étude a été soutenue financièrement par « Volkswagen Foundation » et « Cleveland Biodiversity Alliance ». Marie Jeanne Raherilalao et Olivier Langrand ont apporté des commentaires et suggestions qui ont permis d'améliorer la version finale de ce manuscrit.

Références bibliographiques

- Altringham, J. D. 2001.** *Bats - biology and behaviour.* Oxford University Press, Oxford.
- Andriatsimetry, R., Goodman, S. M., Razafimahatratra, E., Jeglinski, J. W. E., Marquard, M. & Ganzhorn, J. U. 2009.** Seasonal variation in the diet of *Galidictis grandidieri* Wozencraft, 1986 (Carnivora: Eupleridae) in a sub-arid zone of extreme south-western Madagascar. *Journal of Zoology*, 279: 410-415.
- Barclay, R. M. R. 1999.** Bats are not birds: A cautionary note on using echolocation calls. *Journal of Mammalogy*, 80: 290-296.
- Barclay, R. M. R. & Brigham, R. M. 2004.** Geographical variation in the echolocation calls of bats: A complication for identifying species by their calls. In *Bat echolocation research: Tools, techniques and analysis*, eds. R. M. Brigham, E. K. V. Kalko, G. Jones, S. Parsons & H. J. G. A. Limpens, pp. 144-129. Bat Conservation International, Austin.

- Donque, G. 1975.** *Contribution géographique à l'étude du climat de Madagascar*. Nouvelle Imprimerie des Arts Graphiques, Tananarive.
- Dytham, C. 2003.** *Choosing and using statistics. A biologist's guide*. 2nd edition. Blackwell Publishing, Malden.
- Goodman, S. M. 2011.** *Les chauves-souris de Madagascar*. Association Vahatra, Antananarivo.
- Goodman, S. M. & Langrand, O. 1993.** Food habits of the Barn Owl *Tyto alba* and the Madagascar Long-eared Owl *Asio madagascariensis* on Madagascar: Adaptation to a changing environment. In Proceedings of the 8th Pan-African Ornithological Congress, ed. R. T. Wilson. *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale (Zoologie)*, 268: 147-154.
- Goodman, S. M., Langrand, O. & Raxworthy, C. J. 1993.** The food habits of the Barn Owl *Tyto alba* at three sites on Madagascar. *Ostrich*, 64: 160-171.
- Goodman, S. M., Raheirilalao, M. J., Rakotomalala, D., Rakotondravony, D., Raselimanana, A. P., Razakarivony, H. V. & Soarimalala, V. 2002.** Inventaire des vertébrés du Parc National de Tsimanampetsotsa (Toliara). *Akon'ny Ala*, 28: 1-36.
- Goodman, S. M., Maminirina, C. P., Bradman, H. M., Christidis, L. & Appleton, B. R. 2010.** Patterns of morphological and genetic variation in the endemic Malagasy bat *Miniopterus gleni* (Chiroptera: Miniopteridae), with the description of a new species, *M. griffithsi*. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **48**: 75-86.
- Goodman, S. M., Ramasindrazana, B., Maminirina, C. P., Schoeman, M. C. & Appleton, B. 2011.** Morphological, bioacoustical, and genetic variation in *Miniopterus* bats from eastern Madagascar, with the description of a new species. *Zootaxa*, 2880: 1-19.
- Jacobs, D. S., Barclay, R. M. R. & Walker, M. H. 2007.** The allometry of echolocation call frequencies of insectivorous bats: Why do some species deviate from the pattern? *Oecologia*, 152: 583-594.
- Jones, G. & Holderied, M. W. 2007.** Bat echolocation calls: Adaptation and convergent evolution. *Proceedings of the Royal Society*, 274: 905-912.
- Jones, G. & Teeling, E. C. 2006.** The evolution of echolocation in bats. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 149-156.
- Jones, G., Morton, M., Hughes, P. M. & Budden, R. M. 1993.** Echolocation, flight morphology and foraging strategies of some West African hipposiderid bats. *Journal of Zoology*, 230: 385-400.
- Kofoky, A. F., Andriafidison, D., Ratrimomanarivo, F., Razafimanahaka, H. J., Rakotondravony, D. & Racey, P. A. 2007.** Habitat use, roost selection and conservation of bats in Tsingy de Bemaraha National Park, Madagascar. *Biodiversity and Conservation*, 16: 1039-1053.
- Kofoky, A. F., Randrianandrianina, F., Russ, J., Raharinantenaina, I., Cardiff, S. G., Jenkins, R. K. B. & Racey, P. A. 2009.** Forest bats of Madagascar: Results of acoustic surveys. *Acta Chiropterologica*, 11: 375-392.
- Kusch, J., Weber, C., Idelberger, S. & Koob, T. 2004.** Foraging habitat preferences of bats in relation to food supply and spatial vegetation structures in a western European low mountain range forest. *Folia Zoologica*, 53: 113-128.
- Mamokatra. 1999.** Etude pour l'élaboration d'un plan d'aménagement et de gestion au niveau de la Réserve Naturelle Intégrale de Tsimanampetsotsa. Diagnostic physico-bio-écologique. Deutsche Forstservice GmbH, Feldkirchen et Entreprise d'Etude de Développement Rural « Mamokatra », Antananarivo.
- O'Farell, M. J., Miller, B. W. & Gannon, W. L. 1999.** Qualitative identification of free-flying bats using the Anabat detector. *Journal of Mammalogy*, 80: 11-23.
- Obrist, M. K. 1995.** Flexible bat echolocation: The influence of individual, habitat and conspecifics on sonar signal design. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36: 207-219.
- Parsons, S. & Jones, G. 2000.** Acoustic identification of twelve species of echolocating bat by discriminant function analysis and artificial neural networks. *The Journal of Experimental Biology*, 203: 2641-2656.
- Pettersson, L. 2001.** Batsound. *Bats*, 19: 10-12.
- Ramasindrazana, B., Goodman, S. M., Schoeman, M. C. & Appleton, B. 2011.** Identification of cryptic species of *Miniopterus* bats (Chiroptera: Miniopteridae) from Madagascar and the Comoros using bioacoustics overlaid on molecular genetic and morphological characters. *Biological Journal of the Linnean Society*, 104: 284-302.
- Randrianandrianina, F., Andriafidison, D., Kofoky, A. F., Ramilijaona, O., Ratrimomanarivo, F., Racey, P. A. & Jenkins, R. K. B. 2006.** Habitat use and conservation of bats in rainforest and adjacent human modified habitats in eastern Madagascar. *Acta Chiropterologica*, 8: 429-437.
- Ranivo, J. & Goodman, S. M. 2006.** Révision taxinomique des *Triaenops* malgaches (Mammalia, Chiroptera, Hipposideridae). *Zoosystema*, 28: 963-985.
- Rasoma, J. & Goodman, S. M. 2007.** Food habits of the Barn Owl (*Tyto alba*) in spiny bush habitat of arid southwestern Madagascar. *Journal of Arid Environments*, 69: 537-543.
- Russ, J. M. 1999.** *The bats of Britain and Ireland: Echolocation calls, sound analysis and species identification*. Alana Books, Belfast.
- Russ, J., Bennett, D., Ross, K. & Kofoky, A. F. 2003.** *The bats of Madagascar: A field guide with description of echolocation calls*. Viper Press, Glossop.
- Rydell, J., Arita, H. T., Santos, M. & Granados, J. 2002.** Acoustic identification of insectivorous bats (order Chiroptera) of Yucatan, Mexico. *Journal of Zoology*, 257: 27-36.
- Schnitzler, H.-U. & Kalko, E. K. V. 2001.** Echolocation by insect-eating bats. *BioScience*, 51: 557-569.

- Schoeman, M. C. & Jacobs, D. S. 2003.** Support for the allotonic frequency hypothesis in an insectivorous bat community. *Oecologia*, 134: 154-162.
- Smith, P. 2007.** Les forêts sèches de l'Ouest. Dans *Atlas de la végétation de Madagascar*, eds. J. Moat & P. Smith, pp. 40-41. Royal Botanic Garden, Kew.
- Springer, M. S., Teeling, E. C., Madsen, O., Stanhope, M. J. & de Jong, W. W. 2001.** Integrated fossil and molecular data reconstruct bat echolocation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98: 6241-6246.
- SPSS Inc. 1999.** SPSS release 10.0 for Windows. SPSS Inc, Chicago.
- Taylor, P. J. 2000.** *The bats of southern Africa*. University of Natal Press, Pietermaritzburg.
- Taylor, P. J., Geiselman, C., Kabochi, P., Agwanda, B. & Turner, S. 2005.** Intraspecific variation in the calls of some African bats (Order Chiroptera). *Durban Museum Novitates*, 30: 24-37.
- Teeling, E. C., Scally, M., Kao, D. J., Romagnoli, M. L., Springer, M. S. & Stanhope, M. J. 2000.** Molecular evidence regarding the origin of echolocation and flight in bats. *Nature*, 403: 188-192.