

Bio-écologie des chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa. 2. Variation interspécifique et saisonnière du régime alimentaire

Beza Ramasindrazana^{1,2,*}, Balsama Rajemison³ & Steven M. Goodman^{2,4}

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

E-mail : sgoodman@vahatra.mg

³ Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza, BP 4096, Antananarivo 101, Madagascar

E-mail : balsama38@hotmail.com

⁴ Field Museum of Natural History, 1400 South Lake Shore Drive, Chicago, Illinois 60605, USA

E-mail : sgoodman@fieldmuseum.org

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

Résumé

Nous avons déterminé la variation interspécifique et saisonnière du régime alimentaire de quatre espèces de chauves-souris sympatriques en fonction de la disponibilité des proies dans le Parc National de Tsimanampetsotsa, localisé à l'extrême Sud-ouest de l'île dans une zone dominée par des fourrés épineux. Les chauves-souris ont été capturées à l'aide de divers matériels (piège harpe et filet papillon) et les matières fécales de chaque individu ont été collectées et conservées séparément pour des analyses sous loupe binoculaire au laboratoire. En outre, les proies disponibles ont été échantillonnées simultanément à la capture de chauves-souris pour faciliter l'identification des restes d'arthropodes dans les matières fécales et pour corrélérer l'abondance de chaque ordre d'arthropode en fonction de sa disponibilité dans la nature. Si *Hipposideros commersoni* se spécialise surtout dans l'exploitation des Coleoptera, *Miniopterus mahafaliensis*, *Triaenops menamena* et *T. furculus* consomment majoritairement des Lepidoptera, des Coleoptera et des Hymenoptera. Ces trois dernières espèces exploitent plus de Coleoptera pendant la saison sèche et modifient leur régime alimentaire pendant la saison humide en se focalisant sur les Lepidoptera. L'échantillonnage des proies disponibles a révélé une

importance des Coleoptera pendant la saison sèche et une prépondérance des Lepidoptera pendant la saison humide. Ceci témoigne une exploitation des ressources en fonction de leur disponibilité afin d'assurer leur survie. Dans ce cas, les espèces de chauves-souris du parc pourraient être qualifiées de généralistes au sens large du terme ou opportuniste.

Mots clés : Parc National de Tsimanampetsotsa, *Miniopterus mahafaliensis*, *Hipposideros commersoni*, *Triaenops* spp., régime alimentaire

Extended abstract

Little detailed information is available on the dietary regime of Malagasy bats, particularly in the notably arid southwestern portion of the island. We conducted a study in the Tsimanampetsotsa National Park, to assess interspecific and seasonal variation in the diet of four species of sympatrically occurring bats: *Hipposideros commersoni*, *Triaenops furculus*, and *T. menamena* of the Family Hipposideridae and *Miniopterus mahafaliensis* of the Family Miniopteridae. Given the notably arid aspects of the local environment, the highly seasonal habitats are a relatively simple system for understanding the patterns of predator and prey interactions.

The study zone was the forest and adjacent savanna near the Mitoho Cave Camp (24°02.737'S, 43°45.248'E). Three distinct linear habitats occur in this portion of the park: spiny bush at the foot of the limestone Mahafaly Plateau, bush edge, and open savanna. The region is characterized by less than 500 mm of annual rainfall and an average temperature of 24°C.

Bats entering the nearby Andranoilovy Cave were captured after their feeding bouts (after 21h00 and before 3h00), either with a hand-held butterfly net or with a harp trap, during two different periods: dry season (28 November - 01 December 2009) and wet season (15 - 17 April 2010). Individual bats were placed separately in clean cloth bags to obtain fecal samples. Animals were marked based on a system of wing punches before their release to identify those that had been previously captured. Simultaneously with the bat capture during three successive nights, malaise traps were installed in these three habitats

and within close proximity to Andranoilovy Cave, to capture flying arthropods for reference specimens to identify remains recovered from the fecal samples and to document available prey. The combination of these techniques provided the means to measure prey availability and prey selection for the four bat species.

In total, fecal samples from 141 individual bats were collected during the two field trips as they were entering the Andranoilovy Cave: 46 *M. mahafaliensis*, 19 *T. furculus*, 71 *T. menamena*, and five *H. commersoni*. Nine orders of arthropods (insects and Araneae) were identified in the fecal remains: Lepidoptera, Coleoptera, and Hymenoptera were the main prey groups taken and the remaining six were distinctly less common. Further, on the basis of the invertebrates captured in the malaise traps, there were notable seasonal differences in prey availability.

Significant interspecific differences were found in the diet of the four species. For *M. mahafaliensis*, *T. menamena*, and *T. furculus*, Lepidoptera comprised at least one-half of the prey consumed and the next most common prey type was Coleoptera. In contrast, over three-quarters of the diet of *H. commersoni* consisted of Coleoptera, followed by Blattaria. A comparison of the fecal pellet contents collected during the dry season and wet season, notable differences were found in the diet of these bat species. During the dry season, the majority of prey taken by *M. mahafaliensis*, *T. furculus*, and *T. menamena* consist of Coleoptera and during the wet season they shift to Lepidoptera.

A comparison of the different invertebrates captured in the malaise traps, which we consider a measure of available prey, with respect to those identified from the fecal pellets of the bats, indicates that the four studied species are generalists. In contrast, *M. mahafaliensis*, *T. menamena*, and *T. furculus*, show seasonal shifts in the types of prey consumed, showing a certain level of adaptability.

Key words: Tsimanampetsotsa National Park, *Miniopterus mahafaliensis*, *Hipposideros commersoni*, *Triaenops* spp., diet

Introduction

Un grand nombre d'espèces de chauves-souris se nourrissent d'insectes et de petits arthropodes (Jones & Rydell, 2003). De nombreuses études ont été menées afin de connaître le régime alimentaire des chauves-souris dans les zones tempérées et tropicales (e.g. Whitaker *et al.*, 1981, 1994 ; Kunz

& Whitaker, 1983). Ces divers travaux ont non seulement amélioré la connaissance de certains aspects de l'écologie des chauves-souris mais ont aussi permis aux biologistes de développer une analyse standardisée et comparable du régime alimentaire des espèces insectivores (Whitaker *et al.*, 1996 ; Lee & McCracken, 2005).

A Madagascar, ce domaine n'a pas encore été bien exploré et le régime alimentaire de la plupart des 44 espèces décrites dans la Grande Ile reste encore à éclaircir (Goodman, 2011 ; Goodman *et al.*, 2011). Néanmoins, des études récemment entreprises ont fourni des données sur le régime alimentaire de certaines espèces de chauves-souris malgaches (e. g. Razakarivony *et al.*, 2005 ; Andrianaivoarivelo *et al.*, 2006 ; Rajemison & Goodman, 2007 ; Ramasindrazana *et al.*, 2009 ; Ralisata *et al.*, 2010). La plupart de ces études descriptives ont été basées sur l'analyse de contenus stomacaux ou des matières fécales. Peu de détails sont disponibles sur la variation saisonnière du régime alimentaire des espèces malgaches en fonction des proies disponibles (e.g. Rakotoarivelo *et al.*, 2007).

L'objectif de cette étude est de déterminer la variation interspécifique et saisonnière du régime alimentaire des quatre espèces de chauves-souris sympatriques dans le Parc National de Tsimanampetsotsa. Les types d'arthropodes consommés par les espèces sympatriques seront ensuite comparés aux proies disponibles dans les trois habitats différents au sein de la zone d'étude pour déterminer si les chauves-souris du parc sont des espèces spécialistes ou généralistes.

Méthodologie

Description du site d'étude

Le Parc National de Tsimanampetsotsa est localisé dans la partie Sud-ouest de Madagascar et s'étend sur une superficie de 203 745 ha (REBIOMA, données non publiées). La structure des habitats est assez simple avec une succession de fourrés épineux au pied du plateau Mahafaly, de lisière forestière et de savane à *Casuarina*. Ce parc est caractérisé par un climat semi-aride avec une précipitation annuelle inférieure à 500 mm (Donque, 1975 ; Mamokatra, 1999). La température moyenne annuelle est de 24°C (Donque, 1975). Voir Ramasindrazana & Goodman (2012) pour plus de détails sur le site d'étude.

Capture, marquage et identification des chauves-souris

Deux séries de capture ont été entreprises dont la première pendant la saison sèche (28 novembre - 01 décembre 2009) et la deuxième pendant la saison humide (15 - 17 avril 2010). Les chauves-souris ont été collectées à l'aide d'un filet papillon ou d'un piège harpe installé à l'intérieur et à l'entrée de la grotte d'Andranoilovy, leur gîte diurne situé non loin du campement de Mitoho (24°02,737'S, 43°45,248'E), après leur phase de recherche de nourriture (après 21h00 et vers 3h00 du matin) afin de s'assurer que les individus capturés sont rassasiés et que les restes d'arthropodes dans les fèces proviennent de repas récents. Les données morphologiques comme la couleur du pelage ou la forme du tragus (chez *Miniopterus mahafaliensis*) ont été notées et les variables morphométriques standards ont été mesurées avec une précision de 0,5 mm. Le poids a été pris en faisant la soustraction entre le poids de l'animal et du pochon en tissu avec le poids du pochon uniquement à une précision de 0,5 g. Un « biopunch » (Fray Product Corporation, New York) permettant de faire un petit trou de 3 mm de diamètre au niveau de la membrane alaire, entre deux métacarpes, a été utilisé pour un système de marquage individuel. Ce trou est complètement résorbé après deux à trois semaines (Weaver *et al.*, 2009). Tous les individus capturés ont été relâchés après les diverses manipulations.

Collecte et analyse des matières fécales

Chaque individu capturé a été laissé séparément au moins deux heures dans un pochon en tissu pour qu'il ait le temps de déféquer. Les matières fécales ont été ensuite récoltées et mises dans des flacons de 1,5 ml préalablement remplis d'éthanol à 95%. L'analyse des matières fécales consiste à identifier sous loupe binoculaire les parties non digérées des invertébrés (fragments des mandibules, d'antennes, de pattes, d'élytres, etc.) contenus dans les crottes (Whitaker, 1988 ; Shiel *et al.*, 1997) afin de déterminer les groupes consommés.

Une étude préliminaire a été entreprise afin de connaître le nombre de pelotes adéquat à analyser pour chaque individu. Il en résulte que les cinq pelotes proposées par Whitaker *et al.* (1996) et par Lee & McCracken (2005), protocole également utilisé dans les études antérieurement effectuées à Madagascar (Andrianaivoarivelo *et al.*, 2006), restent valables dans cette étude vu que la courbe de cumulation

des taxa d'arthropodes a généralement atteint le plateau (Ramasindrazana, non publiées). Les espèces utilisées dans ces analyses sont *Miniopterus mahafaliensis* (Miniopteridae), *Triaenops furculus* et *T. menamena* (Hipposideridae). Cette analyse n'a pas été faite chez *Hipposideros commersoni*.

Dans une boîte de pétri, cinq pelotes fécales du même individu ont été ramollies individuellement dans de l'éthanol 95% sous une loupe binoculaire de grossissement 10 - 40x (LEICA S6E, Allemagne) en utilisant des aiguilles fines afin de ne pas détruire les parties qui sont encore caractéristiques d'un groupe donné. L'identification des fragments d'insectes s'est faite en comparant les fragments à des échantillons de référence collectés au sein du site d'étude à l'aide des pièges malaises ou en se référant aux différentes clés d'identification (Borror & White, 1970 ; Whitaker, 1988 ; Borror *et al.*, 1989 ; Shiel *et al.*, 1997 ; Whitaker *et al.*, 2009). L'identification des fragments a été limitée au niveau de l'ordre des arthropodes.

Collecte des insectes

Afin d'avoir une idée des proies disponibles pour les chauves-souris dans la zone d'étude, les insectes vivant au sein des trois habitats différents ont été échantillonnés simultanément à la capture des chauves-souris (pour plus de détails, voir Ramasindrazana & Goodman, 2012).

Détermination du volume moyen d'arthropodes dans chaque échantillon

Afin d'estimer le pourcentage de volume (ou simplement le volume) de chaque type de proies (ordres d'arthropodes) dans chaque échantillon, une estimation visuelle a été entreprise en rassemblant les fragments identifiables d'un groupe donné. Elle se traduit par la somme des volumes individuels (par pelote) divisée par le volume total, le tout multiplié par 100 (Whitaker *et al.*, 2009), avec une précision de 5%. Le volume moyen et l'erreur standard de chaque catégorie d'arthropode consommé seront résumés pour chaque espèce de chauve-souris afin d'apprécier la contribution respective de ces arthropodes (insectes et araignées) dans le régime alimentaire.

Analyse statistique

Le test de Kruskal-Wallis H suivi du test U de Mann-Whitney ont été utilisés sur les données préalablement transformées en données angulaires pour déterminer la variation interspécifique du régime alimentaire.

La variation saisonnière du régime alimentaire a été testée en utilisant le test U de Mann-Whitney, pour les ordres les plus consommés (Dytham, 2003).

Résultats

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

L'analyse sous loupe binoculaire des fèces provenant de ces 141 individus a permis de recenser neuf ordres d'arthropodes dont huit ordres d'insectes et des araignées (Tableau 1). Afin de faciliter les analyses, les Homoptera et les Hemiptera ont été rassemblés dans la catégorie « Homoptera/Hemiptera » étant donné que ces deux groupes ont été rarement recensés et certains restes peuvent être confondus entre ces deux ordres. Les Lepidoptera, les Coleoptera et les Hymenoptera sont les principales proies des espèces sympatriques étudiées dans le Parc National de Tsimanampetsotsa.

Variation interspécifique du régime alimentaire

Le volume de Lepidoptera consommé par les différentes espèces varie significativement entre les quatre espèces ($H = 24,332$, d.d.l. = 3, $P < 0,001$). Il n'y a pas de différence significative entre *Miniopterus mahafaliensis* et *Triaenops furculus* ($U = 354,0$, $P = 0,231$). Il en est de même entre *T. furculus* et *T. menamena* ($U = 497,5$, $P = 0,08$). Par contre, il existe une différence significative entre le volume de Lepidoptera consommé par *M. mahafaliensis* et *T. menamena* d'une part ($U = 1064,0$, $P = 0,001$) et entre *M. mahafaliensis* et *Hipposideros commersoni*

d'autre part ($U = 5$, $P < 0,001$). L'analyse des pelotes fécales de *H. commersoni* n'a révélé aucune trace de Lepidoptera (Tableau 1). En résumé, *T. furculus* et *T. menamena* consomment plus de Lepidoptera que *M. mahafaliensis*.

Le volume moyen de Coleoptera montre également une différence significative entre les quatre espèces ($H = 9,944$, d.d.l. = 3, $P = 0,019$). Il n'y a pas de différence significative entre *M. mahafaliensis* et *T. furculus* ($U = 419,0$, $p = 0,795$), ni entre *T. menamena* et *T. furculus* ($U = 482,0$, $P = 0,057$). Cependant, il existe une différence significative entre *M. mahafaliensis* et *T. menamena* d'une part ($U = 1258,0$, $P = 0,036$), *M. mahafaliensis* et *H. commersoni* d'autre part ($U = 52,5$, $P = 0,045$) ainsi qu'entre *T. menamena* et *H. commersoni* ($U = 19,0$, $P = 0,044$). Le volume moyen d'Hymenoptera entre les quatre espèces ne montre pas de variation significative ($H = 3,194$, d.d.l. = 3, $P = 0,363$).

Variation saisonnière du régime alimentaire des espèces de chauves-souris sympatriques

Comme il n'y avait que cinq individus de *Hipposideros commersoni*, il n'a pas été possible de déterminer la variation saisonnière du régime alimentaire de cette espèce.

Le volume de Lepidoptera dans les pelotes fécales de *Miniopterus mahafaliensis* est statistiquement plus élevé pendant la saison des pluies que pendant la saison sèche ($U = 63,5$, $P < 0,001$). Par contre, celui des Coleoptera est plus élevé pendant la saison sèche que pendant la saison des pluies ($U = 16,0$, $P < 0,001$). Le volume des Hymenoptera ne montre pas de variation significative en fonction de la saison ($U = 152,5$, $P = 0,164$). *Miniopterus mahafaliensis* exploite donc majoritairement des Coleoptera pendant la saison sèche et plus de Lepidoptera pendant la saison des pluies (Tableau 2).

Tableau 1. Volume moyen (en %) de chaque ordre d'arthropode (insectes et araignées) contenu dans les pelotes fécales des quatre espèces de chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa. Données exprimées en moyenne \pm erreur standard ; n : nombre d'individus échantillonnés.

| | <i>Miniopterus mahafaliensis</i> n = 46 | <i>Triaenops furculus</i> n = 19 | <i>Triaenops menamena</i> n = 71 | <i>Hipposideros commersoni</i> n = 5 |
|---------------------|--|-------------------------------------|-------------------------------------|---|
| Lepidoptera | 47,5 \pm 5,5 | 65,7 \pm 4,8 | 67,2 \pm 4,5 | -- |
| Coleoptera | 39,9 \pm 5,5 | 27,6 \pm 4,6 | 26,9 \pm 4,1 | 76,2 \pm 19,1 |
| Homoptera/Hemiptera | 0,1 \pm 0,0 | 1,0 \pm 0,7 | 0,4 \pm 1,9 | 2,4 \pm 1,0 |
| Psocoptera | 3,4 \pm 0,6 | 1,9 \pm 0,5 | 0,9 \pm 0,2 | -- |
| Hymenoptera | 6,9 \pm 2,9 | 1,5 \pm 0,7 | 3,3 \pm 1,0 | 1,4 \pm 0,9 |
| Diptera | 1,1 \pm 0,4 | 1,9 \pm 0,7 | 0,4 \pm 0,2 | -- |
| Neuroptera | -- | 0,4 \pm 0,3 | 0,6 \pm 0,2 | -- |
| Blattaria | -- | -- | 0,1 \pm 0,0 | 20,0 \pm 20,0 |
| Araneae | 1,0 \pm 0,2 | -- | 0,1 \pm 0,0 | -- |

Tableau 2. Volume moyen de chaque ordre d'arthropode (en %) contenu dans les pelotes fécales des quatre espèces de chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa en fonction de la saison. Données exprimées en moyenne \pm erreur standard.

| | <i>Miniopterus mahafaliensis</i> | | <i>Triaenops furculus</i> | | <i>Triaenops menamena</i> | | <i>Hipposideros commersoni</i> | |
|-------------|----------------------------------|-------------------------|---------------------------|-------------------------|---------------------------|-------------------------|--------------------------------|------------------------|
| | Saison sèche n = 34 | Saison humide n = 12 | Saison sèche n = 6 | Saison humide n = 13 | Saison sèche n = 23 | Saison humide n = 48 | Saison sèche n = 4 | Saison humide n = 1 |
| Lepidoptera | 35,2 \pm 5,7 | 82,3 \pm 7,7 | 46,0 \pm 8,5 | 74,7 \pm 3,9 | 18,7 \pm 4,1 | 90,5 \pm 2,1 | -- | -- |
| Coleoptera | 52,9 \pm 6,1 | 3,2 \pm 0,8 | 47,7 \pm 8,3 | 18,3 \pm 3,4 | 69,0 \pm 5,1 | 6,7 \pm 2,0 | 72,0 \pm 24,0 | 93,0 |
| Homoptera | 0,2 \pm 0,1 | -- | 0,5 \pm 0,2 | 1,3 \pm 1,0 | 0,1 \pm 0,0 | 0,6 \pm 0,3 | 2,0 \pm 1,2 | 4,0 |
| Psocoptera | 3,3 \pm 0,7 | 3,8 \pm 0,9 | 0,7 \pm 0,7 | 2,5 \pm 0,7 | 0,3 \pm 0,2 | 1,1 \pm 0,3 | -- | -- |
| Hymenoptera | 6,3 \pm 3,0 | 8,6 \pm 7,5 | 3,9 \pm 2,0 | 0,4 \pm 0,2 | 9,4 \pm 2,8 | 0,4 \pm 0,3 | 1,0 \pm 1,0 | 3,0 |
| Diptera | 1,5 \pm 0,5 | -- | 1,2 \pm 0,6 | 2,2 \pm 1,0 | 0,9 \pm 0,5 | 0,1 \pm 0,0 | -- | -- |
| Neuroptera | -- | -- | -- | 0,5 \pm 0,4 | 1,3 \pm 0,5 | 0,3 \pm 0,1 | -- | -- |
| Blattaria | -- | -- | -- | -- | -- | 0,2 \pm 0,1 | 25,0 \pm 25,0 | -- |
| Aranae | 0,6 \pm 0,2 | 2,0 \pm 0,6 | -- | -- | 0,2 \pm 0,1 | 0,1 \pm 0,0 | -- | -- |

Le volume de Lepidoptera dans le régime alimentaire de *Triaenops furculus* est significativement plus élevé pendant la saison des pluies que pendant la saison sèche ($U = 10,0$, $P = 0,009$, Tableau 2). Le volume de Coleoptera est plus élevé pendant la saison sèche que pendant la saison des pluies ($U = 9,0$, $P = 0,007$). Le volume d'Hymenoptera ne montre pas de variation statistiquement significative en fonction de la saison ($U = 18,0$, $P = 0,07$). *Triaenops furculus* exploite particulièrement les Coleoptera pendant la saison sèche et préfère plutôt les Lepidoptera pendant la saison des pluies (Tableau 2).

Pour *T. menamena*, le volume de Lepidoptera est largement plus élevé pendant la saison humide que pendant la saison sèche ($U = 20,0$, $P < 0,001$). Il en est de même pour le volume des Hymenoptera

($U = 146,5$, $P < 0,001$). Par contre, le volume de Coleoptera est plus élevé pendant la saison sèche que pendant la saison humide ($U = 26,5$, $P < 0,001$) (Tableau 2).

Variation saisonnière des proies disponibles

L'échantillonnage de la population d'insectes à l'aide des pièges malaises entrepris lors de cette étude révèle l'importance des Diptera, des Coleoptera et des Lepidoptera dans l'échantillonnage total (Ramasindrazana & Goodman, 2012). Les autres ordres incluant les Hymenoptera, les Blattaria, les Psocoptera, les Homoptera/Hemiptera, les Neuroptera et les Aranae constituent moins de 10% des insectes capturés (Figure 1).

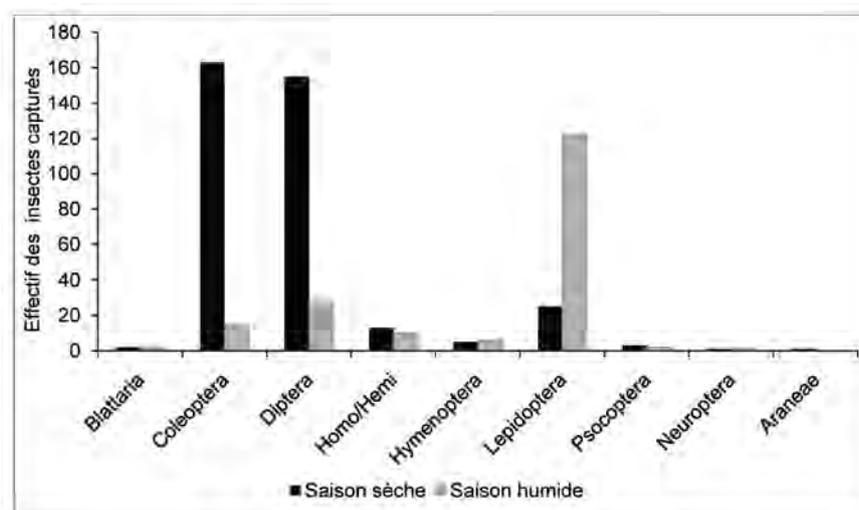


Figure 1. Effectif des arthropodes échantillonnés à l'aide de pièges malaises dans le Parc National de Tsimanampetsotsa. Homo/Hemi : Homoptera/Hemiptera.

Discussion

De récentes publications basées sur l'analyse des contenus stomacaux ou des pelotes fécales ont permis d'avoir un aperçu sur le régime alimentaire des chauves-souris insectivores de Madagascar notamment celles dans les régions sèches caducifoliées de l'Ouest (Razakarivony *et al.*, 2005 ; Rakotoarivelo *et al.*, 2007, 2009). Cependant, les études menées dans l'extrême Sud-ouest malgache se limitent à celle de Bambini *et al.* (2011) qui ont travaillé à Saint Augustin sur l'écologie de *Triaenops menamena* et de *T. furculus*. C'est en ce sens que le présent travail améliore la connaissance du régime alimentaire des chauves-souris de la partie occidentale de Madagascar, le long d'une variation latitudinale. Cette étude a permis de constater l'importance des Lepidoptera et des Coleoptera dans le régime alimentaire des *T. menamena* et *T. furculus*. Cette observation confirme les études antérieures (Rakotoarivelo *et al.*, 2007 ; Bambini *et al.*, 2011). L'autre membre de cette famille, *Hipposideros commersoni*, consomme plutôt des Coleoptera (Rakotoarivelo *et al.*, 2007).

A Tsimanampetsotsa, même si les Diptera constituent la majeure partie de l'échantillon d'insectes récoltés dans la nature, la quantité de Diptera identifiée dans l'analyse des crottes a été très faible (Tableau 1). Les espèces sympatriques semblent se focaliser sur les autres ordres d'insectes, hormis les Diptera qui se trouvent en abondance (Rakotoarivelo *et al.*, 2007). Mais une autre hypothèse est envisageable : Il est possible que les Diptera passent peu de temps dans le tractus digestif des chauves-souris et sont déféqués plus vite que les autres ordres.

La présente étude traite pour la première fois le régime alimentaire de *Miniopterus mahafaliensis*, une espèce de petite taille récemment décrite (Goodman *et al.*, 2009). L'analyse des crottes montre l'importance des Lepidoptera et des Coleoptera dans le régime alimentaire de cette espèce (Tableau 1). La présence des Araneae dans les crottes de *M. mahafaliensis* même en faible quantité montre que cette espèce est capable d'extraire des proies sur la végétation car les Araneae sont des arthropodes qui ne volent pas mais qui restent accrochés aux feuilles ou entre les petites branches. Cette faculté de saisir des proies sur la végétation a été également signalée chez la famille des Myzopodidae (Rajemison & Goodman, 2007 ; Ramasindrazana *et al.*, 2009 ; Ralisata *et al.*, 2010).

Variation interspécifique du régime alimentaire des chauves-souris sympatriques

L'analyse des pelotes fécales des chauves-souris sympatriques du Parc National de Tsimanampetsotsa révèle l'importance des Lepidoptera, des Coleoptera et des Hymenoptera dans leur régime alimentaire. Cependant, les échantillons provenant des cinq individus de *Hipposideros commersoni* montrent que cette espèce ne se nourrit pas de Lepidoptera mais plutôt, par ordre de préférence, de Coleoptera, de Blattaria, des Homoptera/Hemiptera et rarement des Hymenoptera (Tableau 1). Pour *H. commersoni*, nos données confirment celles que Rakotoarivelo *et al.* (2007) ont obtenues dans le Parc National de Bemaraha, environ 600 km au nord de Tsimanampetsotsa.

Miniopterus mahafaliensis, *Triaenops menamena* et *T. furculus* quant à eux se nourrissent majoritairement de Lepidoptera mais l'importance de cet ordre varie d'une espèce à une autre. En effet, les Lepidoptera constituent plus de 60% du régime alimentaire de *T. menamena* et de *T. furculus* et seulement 48% dans le régime alimentaire de *M. mahafaliensis*.

Les analyses des habitats préférentiels des chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa en utilisant la méthode bioacoustique (Ramasindrazana, 2012 ; Ramasindrazana & Goodman, 2012) montrent que *T. furculus* est plus actif dans le fourré sec qu'au sein de la lisière ou de la savane. *Triaenops menamena* quant à lui est plus généraliste et peut fréquenter le fourré sec, la lisière et la savane. Comme, l'écholocation et la forme des ailes de *T. furculus* est typique d'une espèce adaptée à voler et à chercher sa nourriture près ou à l'intérieur de la végétation (Bambini *et al.*, 2011), elle montre une forte association au milieu fermé. En effet, *T. furculus* émet des écholocations de haute fréquence qui ne peuvent pas traverser de longues distances : le milieu fermé leur permet ainsi de vivre.

Par contre, *M. mahafaliensis* se nourrit principalement de Lepidoptera et de Coleoptera mais exploite également les autres ordres d'invertébrés. Comme *Triaenops* spp., *M. mahafaliensis* est également plus actif au sein du fourré sec qu'au niveau de la lisière et de la savane (Ramasindrazana, 2012 ; Ramasindrazana & Goodman, 2012). De plus, Altridge & Rautenbach (1987) ont démontré que les espèces vivant au sein des mêmes habitats exploitent généralement les mêmes types de proies.

Altridge & Rautenbach (1987) ont affirmé que la taille des proies consommées est proportionnelle à la taille des chauves-souris. Les espèces de grande taille comme *H. commersoni*, se nourrissent principalement de Coleoptera. En effet, les observations entreprises par Rakotoarivelo *et al.* (2009) ont permis de constater que *H. commersoni* chasse des insectes avec une longueur d'environ 20 mm (Cicadidae) sur les troncs d'arbres proche de leur perchoir. Cette observation permet de connaître l'habitude alimentaire de *H. commersoni* notamment sa capacité à extraire des proies sur la végétation. Les blattes contenues dans les crottes de *H. commersoni* proviennent probablement des individus vivant dans la grotte ou qui se reposent sur les troncs d'arbres.

Variation du régime alimentaire des espèces en fonction de la saison et de la disponibilité des proies

Le régime alimentaire des trois espèces à savoir *Miniopterus mahafaliensis*, *Triaenops furculus* et *T. menamena* montre une variation notable en fonction de la saison. En effet, ces trois espèces se nourrissent principalement de Coleoptera pendant la saison sèche et modifient leur régime pendant la saison des pluies en exploitant principalement les Lepidoptera. Dans le cas de Madagascar, Razakarivony *et al.* (2005) ont déjà noté que certaines espèces de chauves-souris insectivores malgaches adaptent leur régime alimentaire en fonction de la disponibilité des proies. Ce changement leur permet de vivre et d'être active pendant toute l'année (Rakotoarivelo *et al.*, 2009) au lieu d'entrer en torpeur ou d'entreprendre des migrations.

En effet, les chauves-souris réagissent différemment aux variations saisonnières de disponibilité des proies. Pour *Hipposideros* du Zimbabwe, par exemple, les mâles réduisent leur déplacement ou entrent en torpeur pour faire face à la diminution des proies disponibles pendant la saison sèche alors que les femelles migrent dans d'autres endroits (Cotterill & Fergusson, 1999).

Conclusion

A l'exception de *Hipposideros commersoni* qui a été peu représenté lors de cette étude, les trois espèces de chauves-souris insectivores sympatriques du Parc National de Tsimanampetsotsa à savoir *Miniopterus mahafaliensis*, *Triaenops menamena* et *T. furculus* adaptent leur régime alimentaire selon leur disponibilité. Si *H. commersoni* mange surtout

des Coleoptera, les trois autres espèces semblent adapter leur régime alimentaire selon les proies disponibles. Ces espèces consomment plutôt les Lepidoptera pendant la saison humide et préfèrent les Coleoptera pendant la saison sèche. Cette capacité à exploiter les ressources disponibles permettent à ces espèces sympatriques d'être actives toute l'année et de ne pas effectuer des migrations pour suivre une ressource particulière. Même si les Diptera se trouvent en abondance, les chauves-souris ne se focalisent pas sur cet ordre. Nous pouvons donc les considérer comme des espèces généralistes au sens large, voire opportunistes. Bien que cette étude ait permis de mieux comprendre les variations du régime alimentaire des espèces de chauves-souris sympatriques, davantage de recherches seraient nécessaires pour mieux comprendre la relation prédateur-proie dans des écosystèmes relativement simples telles que le Parc National de Tsimanampetsotsa.

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, au Ministère de l'Environnement et des Forêts de Madagascar pour avoir délivré une autorisation favorable à l'accomplissement de ce projet. Nous remercions toute l'équipe du campement Andranovao pour leur soutien moral et logistique. Cette étude a été financée par « Volkswagen Foundation » et « Cleveland Biodiversity Alliance ». Jorg U. Ganzhorn et Jean-Marc Duplantier ont apporté des commentaires et critiques constructifs qui ont permis d'améliorer la version antérieure de ce manuscrit.

Références bibliographiques

- Aldridge, H. D. J. N. & Rautenbach, I. L. 1987. Morphology, echolocation and resource partitioning in insectivorous bats. *Journal of Animal Ecology*, 56: 763-778.
- Andrianavoarivelo, A. R., Ranaivoson, N., Racey, P. A. & Jenkins, R. K. B. 2006. The diet of three synanthropic bats (Chiroptera: Molossididae) from eastern Madagascar. *Acta Chiropterologica*, 8: 439-444.
- Bambini, L., Kofoky, A. F., Mbohoahy, T., Ralisata, M., Manjoazy, T., Hosken, D. J. & Jenkins, R. K. B. 2011. Do bats need trees? Habitat use of two Malagasy

- hipposiderid bats *Triaenops furculus* and *T. menamena* in the dry southwest. *Hystrix*, 22: 81-92.
- Borror, D. J. & White, R. E. 1970.** *A field guide to insects: America north of Mexico*. Houghton Mifflin, Boston.
- Borror, D. J., Triplehorn, C. A. & Johnson, N. F. 1989.** *An introduction to the study of insects*, 6th edition. Hartcourt Brace College, Orlando.
- Cotterill, F. P. D. & Fergusson, R. A. 1999.** Reproductive ecology of Commerson's leaf-nosed bats *Hipposideros commersoni* (Chiroptera: Hipposideridae) in south-central Africa: Interactions between seasonality and large body size; and implications for conservation. *South African Journal of Zoology*, 34: 53-63.
- 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., Maminirina, C. P., Bradman, H. M., Christidis, L. & Appleton, B. 2009.** The use of molecular phylogenetic and morphological tools to identify cryptic and paraphyletic species: Examples from the diminutive long-fingered bats (Chiroptera: Miniopteridae: *Miniopterus*) on Madagascar. *American Museum Novitates*, 3669: 1-34.
- Goodman, S. M., 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.
- Jones, G. & Rydell, J. 2003.** Attack and defense interaction between echolocating bats and their prey. In *Bat ecology*, eds. T. H. Kunz & M. B. Fenton, pp. 301-345. The University of Chicago Press, Chicago.
- Kunz, T. H. & Whitaker Jr., J. O. 1983.** An evaluation of fecal analysis for determining food habits of insectivorous bats. *Canadian Journal of Zoology*, 61: 1317-1321.
- Lee, Y.-F. & McCracken, G. F. 2005.** Dietary variation of Brazilian free-tailed bats links to migratory populations of pest insects. *Journal of Mammalogy*, 86: 67-76.
- 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.
- Rajemison, B. & Goodman, S. M. 2007.** The diet of *Myzopoda schliemanni*, a recently described Malagasy endemic, based on scat analysis. *Acta Chiropterologica*, 9: 311-313.
- Rakotoarivelo, A. A., Ranaivoson, N., Ramilijaona, O. R., Kofoky, A. F., Racey, P. A. & Jenkins, R. K. B. 2007.** Seasonal food habits of five sympatric forest microchiropterans in western Madagascar. *Journal of Mammalogy*, 88: 959-966.
- Rakotoarivelo, A. A., Ralisata, M., Ramilijaona R. O., Rakotomalala, M. R., Racey, P. A. & Jenkins, R. K. B. 2009.** The food habits of a Malagasy giant: *Hipposideros commersoni* (E. Geoffroy, 1813). *African Journal of Ecology*, 47: 283-288.
- Ralisata, M., Andriamboavonjy, F. R., Rakotondravony, D., Ravoahangimalala, O. R., Randrianandrianina, F. H. & Racey, P. A. 2010.** Monastic *Myzopoda*: The foraging and roosting ecology of a sexually segregated Malagasy endemic bat. *Journal of Zoology*, 282: 130-139.
- Ramasindrazana, B. 2012.** *Etudes morphologique, taxinomique et bioacoustique des chauves-souris insectivores de Madagascar : cas de bio-écologie des Miniopteridae et des Hipposideridae*. Thèse de doctorat, Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Ramasindrazana, B. & Goodman, S. M. 2012.** Bio-écologie des chauves-souris de Parc National de Tsimanampetsotsa. 1. Identification bioacoustique et habitat préférentiel. *Malagasy Nature*, 6: 103-116.
- Ramasindrazana, B., Rajemison, B. & Goodman, S. M. 2009.** The diet of the endemic bat *Myzopoda aurita* (Myzopodidae) based on fecal analysis. *Malagasy Nature*, 2: 159-163.
- Razakarivony, V., Rajemison, B. & Goodman, S. M. 2005.** The diet of Malagasy Microchiroptera based on stomach contents. *Acta Chiropterologica*, 9: 312-316.
- Shiel, C., McAney, C., Sullivan, C. & Fairley, J. 1997.** *Identification of arthropod fragments in bat droppings*. The Mammal Society, London.
- Weaver, K. N., Alfano, S. E., Kronquist, A. R. & Reeder, D. M. 2009.** Healing rates of wing punch wounds in free-ranging little brown *Myotis* (*Myotis lucifugus*). *Acta Chiropterologica*, 11: 220-223.
- Whitaker Jr., J. O. 1988.** Food habits analysis of insectivorous bats. In *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, ed. T. H. Kunz, pp. 171-189. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Whitaker Jr., J. O., Maser, C. & Cross, S. P. 1981.** Food habits of eastern Oregon bats, based on stomach and scat analysis. *Northwest Science*, 55: 281-292.
- Whitaker Jr., J. O., Shalmon, B. & Kunz, T. H. 1994.** Food and feeding habits of insectivorous bats from Israel. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 59: 74-81.
- Whitaker Jr., J. O., Neefus, C. & Kunz, T. H. 1996.** Dietary variation in the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*). *Journal of Mammalogy*, 77: 716-724.
- Whitaker Jr., J. O., McCracken, G. F. & Siemers, B. M. 2009.** Food habits analysis of insectivorous bats. In *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, 2nd edition, eds. T. H. Kunz & S. Parsons, pp. 567-592. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.