

Préférence alimentaire des chauves-souris de Kianjavato, région de Vatovavy-Fitovinany, Madagascar

Mercia Rasoanoro^{1,2}, Beza Ramasindrazana^{1,2,3,4},
Balsama Rajemison⁵, Emilienne
Razafimahatratra² & Steven M. Goodman^{1,6}

¹Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101,
Madagascar

E-mail : rasoumercia@gmail.com, ramasindrazana@
gmail.com, sgoodman@vahatra.mg

²Département de Biologie Animale, Faculté des
Sciences, Université d'Antananarivo, BP 906,
Antananarivo 101, Madagascar

E-mail : remiarisoa@gmail.com

³Centre de Recherche et de Veille sur les maladies
émergentes dans l'Océan Indien, Plateforme de
Recherche CYROI, Sainte Clotilde, La Réunion, France

⁴Université de La Réunion, Unité Mixte de Recherche
« Processus Infectieux en Milieux Insulaire Tropical
(PIMIT) », INSERM 1187, CNRS 9192, IRD 249.
Plateforme de Recherche CYROI, Sainte Clotilde,
Saint-Denis, La Réunion, France

E-mail : Beza.ramasindrazana@ird.fr

⁵Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza, BP
4096, Antananarivo, 101, Madagascar

E-mail : balsama38@hotmail.com

⁶Field Museum of Natural History, 1400 South Lake
Shore Drive, Chicago, Illinois 60605, USA

E-mail : sgoodman@fieldmuseum.org

Résumé

Malgré les diverses études entreprises afin de déterminer le régime alimentaire des chauves-souris de Madagascar, les informations disponibles présentent encore des lacunes importantes pour diverses espèces, voire pour certaines familles de chauves-souris. La présente étude vise à déterminer les préférences alimentaires, qualitatives et quantitatives, des espèces de chauves-souris sympatriques vivant dans la zone de Kianjavato et ses environs, en fonction des proies disponibles. L'échantillonnage de ces dernières a montré une forte proportion de Collemboles, de Lépidoptères et de Diptères. L'analyse du régime alimentaire des huit espèces de chauves-souris a permis de constater qu'elles exploitent au moins 10 ordres d'arthropodes. Les résultats obtenus constituent de nouveaux aperçus sur le régime alimentaire de *Miniopterus egeri*, *Neoromicia matroka*, *Paremballonura atrata* et *Scotophilus robustus*. En outre, les observations

faites sur le régime alimentaire de *Chaerephon atsinanana*, *Myotis goudoti*, *Myzopoda aurita* et *Pipistrellus raceyi* sont confirmées, voire améliorées. La comparaison de l'abondance d'une catégorie de proie avec sa proportion dans le régime alimentaire des chauves-souris a permis de constater une sélection de proies pour certaines espèces, comme *S. robustus*. Cependant, il est à noter que ces résultats représentent le régime alimentaire des différentes espèces uniquement durant la saison chaude. Davantage de recherches devraient être entreprises afin de mieux connaître le régime alimentaire des diverses espèces de chauves-souris de Madagascar ainsi que les variations liées à la saison ou à la géographie.

Mots clés : Chauves-souris, arthropodes, Kianjavato, proies disponibles, préférence alimentaire, Madagascar

Extended abstract

Despite several studies on the dietary regime of Malagasy bats, numerous details remain unknown, including the types of prey consumed by certain species. We undertook a bat inventory in the area of Kianjavato, lowland eastern central Madagascar, to elucidate the diet of insectivorous bats based on arthropod fragments recovered in feces, specifically focusing on their feeding preferences. Bats were captured in the Kianjavato area from January to February 2014, using mist nets at five different sites and occasionally a harp trap. Additionally, a butterfly hand net was used to trap bats inside their day roost sites. In parallel to netting bats during the period they were actively foraging, Malaise traps were installed on the ground and in slightly elevated positions (about 2 m off the ground), in immediate proximity of capture sites, to obtain simultaneous information on arthropod prey availability, diversity and composition.

In total, 1784 individual arthropods were collected from Malaise traps. When the data from the Malaise traps installed at five different sites (S1, S2, S3, S4, and S5 with five nights of trapping at each site) were combined, Collembola and Diptera made up a large proportion of the captured arthropods, 40.4% and 36.9% (respectively). There were significant

differences in the abundance of Lepidoptera and Diptera collected at the five sites. However, no significant difference was observed in the abundance of Collembola, Coleoptera, and Hymenoptera.

The diet analysis of the bat species included in the present study revealed 10 orders of arthropods being consumed by eight species of bats (*Paremballonura atrata*, *Myzopoda aurita*, *Chaerephon atsinanana*, *Myotis goudoti*, *Scotophilus robustus*, *Neoromicia matroka*, *Pipistrellus raceyi*, and *Miniopterus egeri*). These data provide insights into the dietary regime of four species for which no information was previously available: *Paremballonura atrata*, *M. egeri*, *N. matroka*, and *S. robustus*. Additionally, results obtained from this study add further information to previous findings on the dietary composition, based on fecal samples, of *C. atsinanana*, *Myzopoda aurita*, *Pipistrellus raceyi*, and *Myotis goudoti*. A comparison of the types of arthropods identified to the ordinal level in the fecal and Malaise trap samples provide insight into which bat species are dietary generalists or show some degree of prey specialization. *Scotophilus robustus*, with a forearm length of about 64 mm, shows a preference for Coleoptera, representing more than half of prey consumed.

Although Coleoptera were uncommon and Diptera abundant based on the Malaise trap samples, the proportion of these orders in the diet of the analyzed bat feces was not in parallel. The locally occurring bats show a notable degree of prey selectivity. The new information presented herein on the dietary preferences of different bat species during the warm season help to fill in details on the natural history of several taxa for which information was not previously available. Further studies are needed to better document intraspecific variation in the dietary regime of Malagasy insectivorous bats, particularly variation associated with seasonal or geographic variation.

Key words: bats, arthropods, Kianjavato, available prey, diet preference, Madagascar

Introduction

Les chauves-souris exploitent une grande diversité de ressources afin d'assurer leur survie (Patterson *et al.*, 2003). Elles constituent un élément clé de l'écosystème (Kunz *et al.*, 2011). En effet, il y a d'une part les groupes qui se nourrissent majoritairement de fruits et de nectar et assurent la dissémination des graines, ainsi que la régénération forestière (Lopez & Vaughan, 2004 ; Muscarella & Fleming,

2007), d'autre part, les espèces qui exploitent les arthropodes nocturnes et assurent la régulation des populations de ces derniers (Kalka *et al.*, 2008 ; Williams-Guillén *et al.*, 2008 ; Boyles *et al.*, 2011 ; Kasso & Balakrishnan, 2013 ; Taylor *et al.*, 2013).

Le régime alimentaire des chauves-souris varie selon les espèces et leur niche écologique. Si certaines espèces préfèrent chasser près des rivières ou des lacs, plus spécifiquement près des points d'eaux calmes et dégagés (Downs & Racey, 2006), d'autres chassent le long des haies, au-dessus de la canopée ou dans les sous-bois (Racey & Swift, 1985 ; Krull *et al.*, 1991 ; De Jong, 1994 ; Verboom & Huitema, 1997). Les chauves-souris peuvent être ainsi des espèces généralistes ou opportunistes, en exploitant les proies ponctuellement abondantes (Belwood & Fenton, 1976 ; Whitaker, 1994 ; Ramasindrazana *et al.*, 2012) selon les habitats ou les saisons, tandis que d'autres apparaissent plus spécialisées (Schulz, 2000 ; Purnell *et al.*, 2013).

A Madagascar, les études du régime alimentaire sont très inégales à propos des différentes espèces qui vivent sur la Grande Ile. Les espèces de chauves-souris frugivores de la famille des Pteropodidae ont été assez bien étudiées (Raheriarisena, 2005 ; Ratrimomanarivo, 2007 ; Andrianaivoarivelo *et al.*, 2012) alors que celles exploitant les arthropodes nocturnes ont reçu moins d'attention. Néanmoins, diverses études ont été entreprises pour certains groupes comme la famille des Molossidae, des Myzopodidae ou des Hipposideridae (Andrianaivoarivelo *et al.*, 2006 ; Rajemison & Goodman, 2007 ; Rakotoarivelo *et al.*, 2007, 2009 ; Ramasindrazana *et al.*, 2009, 2012 ; Ralisata *et al.*, 2010). Malgré l'existence de ces différents résultats de recherches, les données actuellement disponibles sur le régime alimentaire des chauves-souris de Madagascar présentent encore des lacunes importantes et divers aspects de leur comportement alimentaire restent encore à élucider, notamment en ce qui concerne les espèces de la famille des Emballonuridae, des Miniopteridae et des Vespertilionidae. La connaissance du régime alimentaire des différentes espèces vivant à Madagascar permettrait de répondre à certaines questions écologiques, telles que la répartition de l'espace écologique (ou niche) par les espèces sympatriques ou la préférence alimentaire des espèces présentes en fonction de leur âge ou des saisons. C'est en ce sens que cette étude vise à déterminer la préférence alimentaire (qualitative et quantitative) des chauves-souris sympatriques vivant

dans la région de Kianjavato, par rapport aux proies disponibles.

Matériels et méthodes

Sites d'étude

La commune rurale de Kianjavato, région de Vatovavy-Fitovinany, est localisée dans la partie orientale de Madagascar. Cette zone est topographiquement complexe avec des successions de nombreuses vallées profondes servant de lit aux ruisseaux et rivières de différentes tailles, avec des altitudes allant de 50 à 600 m (Manjaribe *et al.*, 2013). La végétation est caractérisée par des forêts naturelles, des forêts secondaires et des savanes anthropogéniques. Cette zone est soumise à un climat relativement humide, avec des précipitations annuelles d'environ 1 800 mm et une pluviosité maximale entre les mois de décembre et de mars (Manjaribe *et al.*, 2013). La température moyenne annuelle est de 23° C (Morat, 1973).

Capture des chauves-souris

Les chauves-souris ont été échantillonnées de janvier à février 2014. Des séries de captures ont été entreprises pendant la nuit à l'aide de filets japonais et d'un piège harpe, placés le long des trajectoires de

vol des chauves-souris pendant leur phase active de recherche de nourriture. Cinq sites d'échantillonnage ont été choisis en tenant compte de la mobilité des chiroptères (Figure 1). Sur ces cinq sites, les quatre premiers (Sites 1, 2, 3 et 4) sont localisés près de rivières bordées de végétation autochtone ou introduite et ayant une largeur d'au moins 12 m. Le cinquième site (Site 5) est situé dans une zone de riziculture traversée par un petit ruisseau. Pour chaque site, 24 m de filets japonais ont été installés à travers des points d'eau, en utilisant des filets de 6 m et de 12 m de longueur. Pour le site 5, en plus des deux filets de 12 m, un piège harpe a été installé à travers un petit ruisseau. Par ailleurs, un filet à papillons a été utilisé afin de collecter des chauves-souris au sein de leur gîte diurne.

Au total, 12 espèces de chauves-souris ont été recensées pendant l'échantillonnage à Kianjavato et dans ses environs, dont trois frugivores (Goodman *et al.*, 2014).

Echantillonnage des proies disponibles

Afin de déterminer la distribution et l'abondance des proies disponibles, deux pièges Malaise (« Slam trap », Meg View Science, Taiwan) ont été installés à proximité des filets. Un a été installé au sol et l'autre à environ 2 m au-dessus du premier piège. Cette



Figure 1. Localisation dans la région de Kianjavato et des sites de capture des chauves-souris et arthropodes avec pièges Malaise (= sites d'échantillonnage). MBP : « Madagascar Biodiversity Partnership ». (Source : Google Earth, modifiée par H. M. Rakotondratsimba, 2014.)

technique permet d'échantillonner les arthropodes vivant dans les strates basse et moyenne, respectivement. Les piégeages d'arthropodes nocturnes ont été réalisés simultanément avec les captures des chauves-souris. L'extrémité supérieure des pièges Malaise comporte un bocal en plastique contenant de l'éthanol 90° permettant de conserver les arthropodes. Les pièges Malaise ont été ouverts pendant toute la nuit au sein de chaque site de capture de chauves-souris.

Collecte et analyse des matières fécales

Chaque chauve-souris capturée a été gardée séparément dans un pochon en tissu propre pendant une nuit, afin de recueillir ses crottes. Les crottes ont ensuite été récoltées et mises dans des tubes préalablement remplis d'éthanol à 90°.

L'analyse des crottes consiste à identifier les parties non digérées des arthropodes ingérés (fragments de pattes, antennes, pièces buccales ou élytres) par les chauves-souris (Whitaker, 1988 ; Shiel *et al.*, 1997 ; Whitaker *et al.*, 2009). Cinq pelotes fécales par individu ont été individuellement ramollies dans de l'éthanol à 90° sous une loupe binoculaire de grossissement 10 – 40x (Leica, USA) et disséquées avec des aiguilles fines afin d'en isoler les parties identifiables.

L'identification des fragments d'arthropodes a été faite en comparant les fragments non digérés à des échantillons de référence collectés dans les sites d'étude par les pièges Malaise et en se référant aux différentes clés d'identification (Whitaker, 1988 ; Borror *et al.*, 1989 ; Shiel *et al.*, 1997). L'identification des restes d'arthropodes a été limitée au niveau de l'ordre.

Analyse des données

Variation des proies disponibles en fonction des sites de capture

Les différences entre le nombre d'arthropodes en fonction des sites d'échantillonnage ont été déterminées en utilisant le test de Kruskal-Wallis suivi du test de Mann-Whitney (Dytham, 2011).

Volume moyen des arthropodes dans chaque échantillon

Le volume moyen (pourcentage volume) de chaque catégorie de proie, exprime l'abondance relative de chaque groupe ingéré par la chauve-souris. Il a été déterminé comme étant le nombre de fragments identifiables d'un taxon divisé par le nombre total

de fragments identifiables de tous les taxa recensés dans un échantillon, multiplié par 100. Les différences entre la proportion de chaque catégorie de proie dans le régime alimentaire des diverses espèces ont été déterminées en utilisant le test de Kruskal-Wallis et le test de Mann-Whitney (Dytham, 2011).

Préférence alimentaire des chauves-souris

L'indice « L » de sélection alimentaire (Strauss, 1979) a été calculé afin de déterminer si les proies consommées par les chauves-souris reflètent ou pas une sélection. Cet indice, variant de -1 à +1, a été uniquement utilisé pour les chauves-souris capturées pendant leur phase active de recherche de nourriture, du fait que les échantillonnages d'arthropodes ont été faits simultanément aux piégeages nocturnes. L'indice de sélection alimentaire « L » permet de voir la relation entre la proportion de chaque catégorie de proies ingérées et celle observée dans l'environnement (capture dans les pièges Malaise). Une valeur négative montre que l'animal évite de consommer le type de proie considéré ou que le groupe de proie ne lui est pas accessible. A l'inverse, une valeur positive montre une préférence alimentaire par rapport aux proies disponibles. L'indice de sélection alimentaire montre des valeurs extrêmes quand le groupe de proies considéré est rare dans l'environnement alors qu'il est très fortement consommé par l'espèce ou quand une catégorie de proies est présente en grande quantité au sein de l'environnement mais peu ou pas consommée par les chauves-souris. L'indice de préférence alimentaire se calcule selon la formule :

$$L = r_i - p_i$$

r_i : Proportion de l'ordre « i » dans les fèces

p_i : Proportion de l'ordre « i » dans l'environnement

Les araignées et les Orthoptères ont été exclus des analyses parce que ces derniers sont moins représentés dans les échantillonnages de proies disponibles. Cependant, même si la collecte de Coléoptères à l'aide du piège Malaise est faible (Southwood & Henderson, 2000), cet ordre a été inclus parce qu'il constitue une grande partie du régime alimentaire de plusieurs espèces de chauves-souris.

Résultats

Au total, 1784 arthropodes répartis dans neuf ordres ont été collectés dans les pièges Malaise durant 25 nuits de piégeage (Tableau 1) avec une forte prépondérance des Collembolés (40,4 %)

Tableau 1. Effectif des arthropodes collectés par des pièges Malaise par site pendant l'étude dans la région de Kianjavato.

Ordre	Site 1	Site 2	Site 3	Site 4	Site 5	Total
Araneae	6	6	4	1	1	18
Blattidae	0	0	0	0	1	1
Coleoptera	5	6	22	9	6	48
Collembola	86	67	149	199	219	720
Diptera	67	126	302	113	50	658
Homoptera	3	4	20	8	0	35
Hymenoptera	25	26	19	15	8	93
Lepidoptera	22	22	73	64	15	196
Orthoptera	0	2	9	1	3	15
Total	214	259	598	410	303	1784

et des Diptères (36,9 %). Les autres ordres sont représentés dans des proportions variables allant de 0,1 à 11,0 % (Figure 2). Parmi les ordres les plus représentés, l'abondance relative des Diptères et des Lépidoptères montre une différence significative en fonction des sites (Kruskal-Wallis : $H = 15,463$, $df = 4$, $P < 0,05$ et Kruskal-Wallis : $H = 13,672$, $df = 4$, $P < 0,05$, respectivement), avec une différence notable en ce qui concerne le Site 3 dans lequel une grande quantité de Diptères et de Lépidoptères a été capturée par rapport aux quatre autres sites. Seul le nombre de Lépidoptères des Site 3 et Site 4 ne montre pas une différence significative (Tableau 2, Figure 3). L'abondance des Collembolés, des Coléoptères et des Hyménoptères en fonction des sites ne présente pas de différence significative

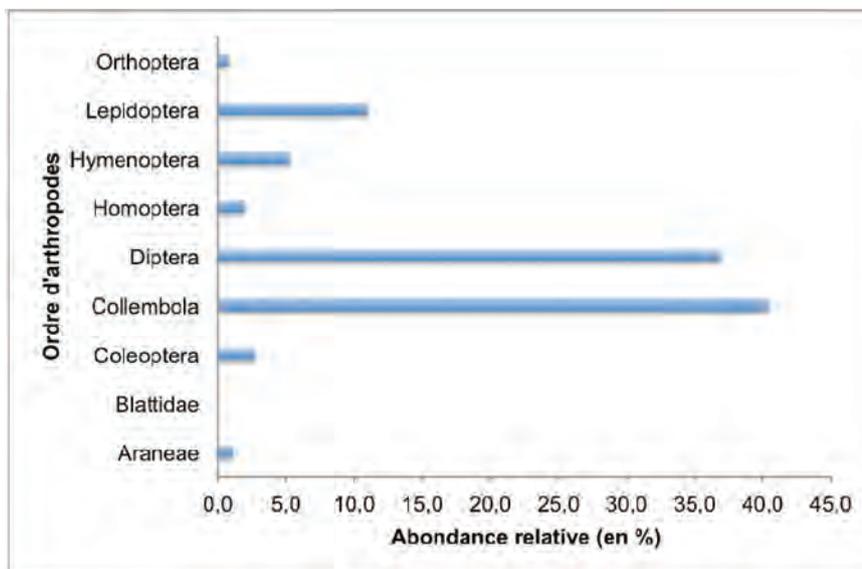


Figure 2. Variation de l'abondance relative des ordres d'arthropodes collectés.

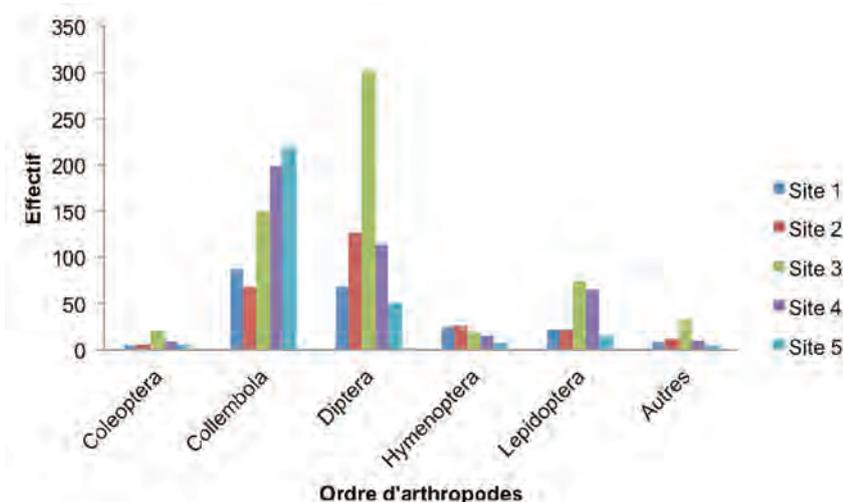


Figure 3. Variation de l'effectif de chaque ordre d'arthropodes en fonction des sites. Autres : Araneae, Blattidae, Homoptera et Orthoptera.

Tableau 2. Comparaison de l'abondance des Diptères et des Lépidoptères du Site 3 par rapport aux autres sites en utilisant le test de Mann-Whitney. n.s. = non significative.

Ordre	Site 1	Site 2	Site 4	Site 5
Site 3 Diptera	U = 0 ; P = 0,009	U = 2 ; P = 0,028	U = 0 ; P = 0,009	U = 0 ; P = 0,009
Lepidoptera	U = 1,5 ; P = 0,020	U = 0 ; P = 0,008	U = 10 ; P = 0,59	U = 0 ; P = 0,009

(Kruskal-Wallis : H = 6,39, df = 4, P = 0,171 ; Kruskal-Wallis : H = 4,75, df = 4, P = 0,314 ; Kruskal-Wallis : H = 3,96, df = 4, P = 0,412, respectivement).

Composition du régime alimentaire des chauves-souris capturées dans leur gîte diurne

Trois espèces de chauves-souris, *Chaerephon atsinanana* (Molossidae), *Paremballonura atrata* (Emballonuridae) et *Neoromicia matroka* (Vespertilionidae), ont été collectées au sein de leur gîte diurne. Peu d'informations sont disponibles sur leur régime alimentaire. Au total, six ordres d'arthropodes ont été identifiés dans les crottes de ces trois espèces (Tableau 3). Pour *C. atsinanana*, six ordres d'arthropodes ont été identifiés, avec une forte abondance de Coléoptères et de Lépidoptères (44,0 % et 25,4 %, respectivement). *Paremballonura atrata* consomme en grande partie des Diptères (40,9 %), des Hyménoptères (31,3 %) et des Coléoptères (26,7 %), alors que *N. matroka* consomme en majorité des Coléoptères (53,4 %), des Hyménoptères (18,0 %) et des Hémiptères (17,6 %). Ces résultats montrent l'importance des Coléoptères dans le régime alimentaire de ces trois espèces, du moins pendant la saison chaude (mois de janvier et février).

Composition du régime alimentaire des chauves-souris capturées à l'aide des filets japonais et du piège harpe

Cinq espèces de chauves-souris ont été capturées pendant leur phase active de recherche de nourriture : *Myzopoda aurita* (Myzopodidae), *Myotis goudoti*, *Pipistrellus raceyi* et *Scotophilus robustus* (Vespertilionidae) et *Miniopterus egeri* (Miniopteridae).

Le régime alimentaire de *Myzopoda aurita* est majoritairement composé par des Lépidoptères, des Coléoptères et des araignées. *Miniopterus egeri* consomme surtout des Coléoptères, des Hyménoptères et des Lépidoptères. Les espèces de la famille des Vespertilionidae montrent une préférence notable des Coléoptères dans leur régime

alimentaire (Tableau 3). Si les araignées constituent une bonne partie du régime alimentaire de *Myotis goudoti*, les Diptères font partie des ordres les plus consommés par *P. raceyi*. Même si les araignées ont été observées dans les fèces des trois espèces de Vespertilionidae, cette occurrence a été plus importante chez *M. goudoti* comparé aux deux autres espèces. La présente étude montre que les quatre espèces, *Myzopoda aurita*, *Myotis goudoti*, *P. raceyi* et *S. robustus*, exploitent de manière variable les araignées. Cette observation montre leur aptitude à glaner des proies posées sur la végétation. Cependant, la proportion des araignées est la plus importante dans le régime alimentaire de *M. goudoti* (Tableau 3).

Préférence alimentaire des chauves-souris

Les différentes espèces analysées exploitent les ressources disponibles de différentes manières. En effet, certaines chauves-souris montrent une préférence (sélection positive) pour les Coléoptères. Chez *Scotophilus robustus*, les Coléoptères constituent 68 % de son régime alimentaire, alors que ce groupe ne constitue qu'environ 3 % des proies disponibles échantillonnées dans la zone d'étude. Cette espèce consomme une grande variété de proies mais montre une préférence particulière pour les Coléoptères (L = 0,65). La présente étude suggère ainsi que *S. robustus* est un prédateur spécialiste de Coléoptères au moins pendant la saison chaude. Il en est de même pour *Miniopterus egeri*, *Myotis goudoti* et *Myzopoda aurita* qui montrent également une sélection positive pour les Coléoptères (Tableau 4).

D'un autre côté, *M. aurita* et *Pipistrellus raceyi* montrent une préférence pour les Lépidoptères. Bien que les Diptères soient abondants dans les échantillonnages de proies disponibles, ce groupe ne constitue pas la majeure partie du régime alimentaire des espèces de chauves-souris analysées (Tableau 4). Cependant, il est important de noter que les Diptères constituent 28 % du régime alimentaire de *P. raceyi* (Tableau 3).

Tableau 3. Volume (exprimé en %) des fragments identifiables des différents ordres d'arthropodes contenus dans les fèces de huit espèces de chauves-souris analysées dans la région de Kianjavato. Quand au moins trois individus ont été analysés, ces données sont exprimées en volume moyen \pm erreur standard ; n : nombre d'individus analysés. * : Espèce capturée dans son gîte diurne. AB : Longueur moyenne (en mm) de l'avant-bras de l'espèce (Goodman, 2011).

	* <i>Chaerephon atsinanana</i> n = 5	<i>Miniopterus egeri</i> n = 2	<i>Myotis goudoti</i> n = 2	<i>Myzopoda aurita</i> n = 5	* <i>Neoromicia matroka</i> n = 2	* <i>Paremballonura atrata</i> n = 5	<i>Pipistrellus raceyi</i> n = 3	<i>Scotophilus robustus</i> n = 3
AB (mm)	39,2	38,5	38,8	47,7	32,0	40,3	29,5	46,5
Araneae	-	-	40,7	15,4 \pm 2,38	-	-	6,8 \pm 1,47	5,7 \pm 0,33
Coleoptera	44,0 \pm 5,08	51,5	43,7	26,7 \pm 4,60	53,4	26,7 \pm 8,09	32,5 \pm 1,36	68,0 \pm 10,08
Diptera	8,3 \pm 4,15	-	-	3,6 \pm 3,59	11,0	40,9 \pm 12,55	28,9 \pm 4,15	1,9 \pm 1,88
Hemiptera	3,1 \pm 1,36	-	-	-	17,6	12,0 \pm 1,16	-	-
Homoptera	19,0 \pm 4,42	-	-	0,3 \pm 0,33	-	-	11,7 \pm 2,18	2,1 \pm 2,06
Hymenoptera	0,3 \pm 0,31	28	8,4	8,4 \pm 3,58	18,0	31,3 \pm 8,76	3,9 \pm 2,20	8,7 \pm 3,87
Isoptera	-	9,7	4,6	-	-	-	-	-
Lepidoptera	25,4 \pm 1,86	10,8	2,5	40,1 \pm 7,31	-	-	16,3 \pm 1,95	9,1 \pm 4,50
Neuroptera	-	-	-	5,5 \pm 5,07	-	-	-	-
Orthoptera	-	-	-	-	-	-	-	4,3 \pm 2,15

Tableau 4. Valeur de l'indice linéaire « L » de la sélection alimentaire pour les proies consommées par les chauves-souris.

Ordre	<i>Myzopoda aurita</i>		<i>Miniopterus egeri</i>	<i>Myotis goudoti</i>	<i>Pipistrellus raceyi</i>	<i>Scotophilus robustus</i>
	Mâle	Femelle				
Coleoptera	0,25	0,27	0,49	0,41	0,30	0,65
Diptera	-0,32	-	-	-	-0,08	-0,35
Homoptera	-0,02	-	-	-	0,10	0,004
Hymenoptera	0,05	-0,02	0,23	0,03	-0,01	0,04
Isoptera	-	-	0,10	0,05	-	-
Lepidoptera	0,26	0,43	-0,009	-0,09	0,05	-0,02
Neuroptera	0,07	-	-	-	-	-

Discussion

Bien que certains groupes de chauves-souris soient capables de réguler considérablement les populations d'insectes (Kalka *et al.*, 2008 ; Williams-Guillén *et al.*, 2008), peu de données écologiques et biologiques concernant les espèces malgaches sont disponibles. Les travaux portant sur le régime alimentaire constituent un volet important afin d'améliorer les données disponibles sur le comportement alimentaire et la séparation des niches entre diverses espèces de chauves-souris sympatriques.

Variation des proies disponibles collectées à Kianjavato

Pendant les échantillonnages à l'aide des pièges Malaise, les Collembolés, les Diptères et les Lépidoptères étaient les plus représentés. Cependant la diversité et l'abondance des proies au niveau de chaque site restent variables. A Madagascar, l'abondance des proies disponibles dénote une variation saisonnière notable en fonction des sites d'étude (Rakotoarivelo *et al.*, 2007 ; Ramasindrazana *et al.*, 2012). Les chiroptères pourraient donc soit

montrer une certaine spécificité dans le spectre de proies consommées (Schulz, 2000), soit adapter de façon opportuniste leur régime en fonction de l'abondance des proies disponibles (Roué & Barataud, 1999 ; Rakotoarivelo *et al.*, 2007, 2009 ; Ramasindrazana *et al.*, 2012). Par ailleurs, le régime alimentaire des chiroptères ne dépend pas uniquement de la disponibilité des proies, puisque d'autres facteurs comme leur morphologie et leur capacité à utiliser des ultrasons pourraient également jouer un rôle important (Belwood & Fenton, 1976 ; Bogdanowicz *et al.*, 1999 ; Mancina *et al.*, 2012).

Régime et sélection alimentaires des chauves-souris de Kianjavato

La présente étude montre une proportion importante de Coléoptères, Lépidoptères et Diptères dans le régime alimentaire des différentes espèces de chauves-souris analysées. Cette étude montre un aspect nouveau du régime alimentaire de *Miniopterus egeri*, une espèce nouvellement décrite (Goodman *et al.*, 2011), de *Paremballonura atrata*, de *Neoromicia matroka* et de *Scotophilus robustus*. En outre, nos

résultats ont permis de confirmer et d'améliorer les observations faites sur le régime alimentaire de *Chaerephon atsinanana*, *Myzopoda aurita*, *Myotis goudoti* et *Pipistrellus raceyi* (Andrianaivoarivelo *et al.*, 2006 ; Ramasindrazana, 2008 ; Ramasindrazana *et al.*, 2009 ; Ralisata *et al.*, 2010).

Ainsi, pour ce qui est de la famille des Emballonuridae, les deux espèces de *Paremballonura* semblent avoir des régimes alimentaires différents. En effet, *P. atrata* chasse particulièrement les petits insectes volants puisque ses fèces contenaient une quantité importante de Diptères. Par contre, le contenu stomacal d'un individu de *P. tiavato* issu de la forêt sèche de Daraina, dans le nord de Madagascar, a révélé la présence de Lépidoptères (Razakarivony *et al.*, 2005).

Pour *Miniopterus egeri*, quatre ordres d'arthropodes ont été identifiés avec une préférence sur les Coléoptères et les Hyménoptères. Bien que ces résultats ne soient pas complets, ils montrent un aspect du régime alimentaire de cette espèce. D'après les études antérieures, *M. manavi sensu lato* consomme une plus grande diversité de proies comme les Coléoptères, les Hémiptères, les Hyménoptères, les Isoptères ou les Lépidoptères (Razakarivony *et al.*, 2005 ; Rakotoarivelo *et al.*, 2007 ; Ramasindrazana *et al.*, 2012).

La présente étude confirme la préférence de *Myzopoda aurita* pour les Lépidoptères, au même titre que les recherches antérieures sur cette espèce (Göpfert & Wasserthal, 1995 ; Ramasindrazana *et al.*, 2009 ; Ralisata *et al.*, 2010).

Les espèces de la famille des Vespertilionidae semblent montrer plusieurs aspects qui méritent d'être élucidés. En effet, les espèces de grande taille chassent une plus grande diversité de proies avec une forte préférence sur les Coléoptères. Tel est le cas de *S. robustus* dont plus de la moitié de son régime alimentaire est composé de Coléoptères. Ceci a été déjà observé chez *Hipposideros commersoni*, une autre espèce de grande taille (Rakotoarivelo *et al.*, 2007, 2009). En outre, nos résultats dénotent que *S. robustus* peut capturer des arthropodes à la surface de la végétation, comme l'atteste la présence d'araignées dans son régime alimentaire. Bien que ces résultats ne proviennent que de trois individus de *S. robustus*, les études entreprises sur le régime alimentaire basées sur l'analyse des contenus stomacaux de deux autres espèces de *Scotophilus* d'Afrique (*S. dinganii* et *S. viridis*) confirment que les espèces de ce genre consomment volontiers ces proies coriaces (Whitaker & Mumford, 1978).

Pour les espèces de petite taille comme *Myotis goudoti*, *Pipistrellus raceyi* et *Neoromicia matroka*, bien que les Coléoptères constituent une grande partie de leur régime alimentaire, d'autres ordres contribuent aussi à leur alimentation, tels les Diptères et les Lépidoptères pour *P. raceyi*, les Hémiptères et les Hyménoptères pour *N. matroka*, les araignées et les Hyménoptères pour *M. goudoti*. Ces diverses observations complètent les informations disponibles sur le régime alimentaire de ces espèces (Razakarivony *et al.*, 2005 ; Rakotoarivelo *et al.*, 2007 ; Ramasindrazana, 2008).

L'analyse du régime alimentaire des chauves-souris permet de comprendre un aspect de leur niche écologique. En effet, elle permet d'obtenir une bonne estimation des proies ingérées, particulièrement pour les catégories les plus consommées (Kunz & Whitaker, 1983 ; Dickmann & Huang, 1988 ; Arlettaz *et al.*, 1997). L'habitude alimentaire de chaque espèce suppose des techniques de chasse particulière. Ainsi, certaines espèces peuvent capturer leurs proies en plein vol ou glaner les proies à la surface des feuilles (Jones & Rydell, 2003).

Conclusion

D'après les observations faites à Kianjavato durant la saison chaude et humide, la consommation des proies par les différentes espèces de chauves-souris sympatriques n'est pas forcément liée à l'abondance des arthropodes dans le milieu d'après les résultats obtenus à l'aide des pièges Malaise. La composition du régime alimentaire observée dans les crottes varie d'une espèce à une autre. Ce qui permet d'avancer que les espèces de chauves-souris présentes dans la zone de Kianjavato et ses environs utilisent différents comportements de chasse et sont capables de chasser plusieurs catégories de proies au sein de leur environnement. Cette étude a également permis d'obtenir plus d'informations sur le régime alimentaire de *Myzopoda aurita* d'une part, et fournit des données préliminaires sur le régime alimentaire de *Miniopterus egeri*, *Neoromicia matroka*, *Paremballonura atrata* et *Scotophilus robustus* qui sont des espèces endémiques à Madagascar d'autre part. Pour compléter l'étude sur le régime alimentaire des chauves-souris de Madagascar, davantage de recherches seraient nécessaires pour comprendre l'importance des chauves-souris dans l'écosystème.

Remerciements

Nous adressons nos vifs remerciements au « Leona B. Helmsley Charitable Trust » pour leur aide financière. Nous remercions également le Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo, la Direction générale des Forêts, et la Direction de la Conservation de la Biodiversité et du Système des Aires Protégées, pour avoir délivré l'autorisation de recherche pour entreprendre cette étude (Permis n° : 313/13/MEF/SG/DGF/DCB. SAP/SCB du 30 décembre 2013). Nous sommes reconnaissants envers « Madagascar Biodiversity Partnership » (MBP) et « California Academy of Sciences » (CAS) pour leur appui logistique et technique. Nous remercions aussi Ratomampianina Randrianasolo et Hantsoa pour leur aide précieuse sur le terrain. Nous sommes reconnaissants envers Mbola Rakotondratsimba pour avoir préparé la Figure 1. Nous remercions vivement Manuel Ruedi pour ses commentaires qui ont permis d'améliorer ce manuscrit.

Références bibliographiques

- Andrianaivoarivelo, A. R., Ranaivoson, N., Racey, P. A. & Jenkins, R. K. B. 2006. The diet of three synanthropic bats (Chiroptera: Molossidae) from eastern Madagascar. *Acta Chiropterologica*, 8: 439-444.
- Andrianaivoarivelo, R. A., Petit, E. J., Razafindrakoto, N. & Racey, P. A. 2012. Alimentation et dispersion de graines chez *Rousettus madagascariensis* G. Grandidier 1928, dans le Nord Ouest de Madagascar. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 67: 179-191.
- Arlettaz, R., Perrin, N. & Hausser, J. 1997. Trophic resource partitioning and competition between the two sibling species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Journal of Animal Ecology*, 66: 897-911.
- Belwood, J. J. & Fenton, M. B. 1976. Variation in the diet of *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Canadian Journal of Zoology*, 54: 1674-1678.
- Bogdanowicz, W., Fenton, M. B. & Daleszczyk, K. 1999. The relationships between echolocation calls, morphology and diet in insectivorous bats. *Journal of Zoology*, 247: 381-393.
- Borror, D. J., Triplehorn, C. A. & Johnson, N. F. 1989. *An introduction to the study of insects*. Harcourt Brace College, Orlando.
- Boyles, J. G., Cryan, P. M., McCracken, G. F. & Kunz, T. H. 2011. Economic importance of bats in agriculture. *Science*, 332: 41-42.
- De Jong, J. 1994. Habitat use, home-range and activity pattern of the northern bat, *Eptesicus nilsoni*, in a hemiboreal coniferous forest. *Mammalia*, 58: 535-548.
- Dickmann, C. R. & Huang, C. 1988. The reliability of fecal analyses as a method for determining the diet of insectivorous mammals. *Journal of Mammalogy*, 69: 108-113.
- Downs, N. C. & Racey, P. A. 2006. The use by bats of habitat features in mixed farmland in Scotland. *Acta Chiropterologica*, 8: 169-185.
- Dytham, C. 2011. *Choosing and using statistics: A biologist's guide*. John Wiley & Sons, Oxford.
- Goodman, S. M. 2011. *Les chauves-souris de Madagascar*. Association Vahatra, Antananarivo.
- 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.
- Goodman, S. M., Rasoanoro, M., Ralisata, M. & Ramasindrazana, B. 2014. The bats of the Kianjavato-Vatovavy region, lowland eastern central Madagascar. *Malagasy Nature*, 8: 89-102.
- Göpfert, C. & Wasserthal, L. T. 1995. Notes on echolocation calls, food and roosting behaviour of the Old World sucker-footed bat *Myzopoda aurita* (Chiroptera, Myzopodidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 60: 1-8.
- Jones, G. & Rydell, J. 2003. Attack and defense: Interactions 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.
- Kalka, M. B., Smith, A. R. & Kalko, E. K. V. 2008. Bats limit arthropods and herbivory in a tropical forest. *Science*, 320: 71.
- Kasso, M. & Balakrishnan, M. 2013. Ecological and economic importance of bats (Order Chiroptera). *ISRN Biodiversity*, doi:10.1155/2013/187415.
- Krull, D., Schumm, A., Metzner, W. & Neuweiler, G. 1991. Foraging areas and foraging behavior in the notch-eared bat, *Myotis emerginatus* (Vespertilionidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28: 247-253.
- Kunz, T. H. & Whitaker, J. O. 1983. An evaluation of fecal analyses for determining food habits of insectivorous bats. *Canadian Journal of Zoology*, 61: 1317-1321.
- Kunz, T. H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T. & Fleming, T. H. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223: 1-38.
- Lopez, J. E. & Vaughan, C. 2004. Observations on the role of frugivorous bats as seed dispersers in Costa Rican secondary humid forests. *Acta Chiropterologica*, 6: 111-119.
- Mancina, C. A., Garcia-Rivera, L. & Miller, B. W. 2012. Wing morphology, echolocation and resource partitioning in syntopic Cuban mormoopid bats. *Journal of Mammalogy*, 93: 1308-1317.
- Manjaribe, C., Frasier, C. L., Rakouth, B. & Louis Jr., E. E. 2013. Ecological restoration and reforestation of fragmented forests in Kianjavato, Madagascar. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, doi:10.1155/2013/726275.

- Morat, P. 1973.** Les savanes du Sud Ouest de Madagascar. *Mémoire ORSTOM*, 68: 1-235.
- Muscarella, R. & Fleming, T. H. 2007.** The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological Reviews*, 82: 573-590.
- Patterson, B. D., Willig, M. R. & Stevens, R. D. 2003.** Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. In *Bat ecology*, eds. T. H. Kunz & M. B. Fenton, pp. 536-579. The University of Chicago Press, Chicago.
- Purnell, M. A., Crumpton, N., Gill, P. G., Jones, G. & Rayfield, E. J. 2013.** Within-guild dietary discrimination from 3-D textural analysis of tooth microwear in insectivorous mammals. *Journal of Zoology*, 291: 249-257.
- Racey, P. A. & Swift, S. M. 1985.** Feeding ecology of *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) during pregnancy and lactation. II. Foraging behaviour. *Journal of Animal Ecology*, 54: 205-215.
- Raheriarisena, M. 2005.** Régime alimentaire de *Pteropus rufus* (Chiroptera: Pteropodidae) dans la région subaride du Sud de Madagascar. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 60: 255-259.
- 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, O. R., 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., Andriambovonjy, F. R., Rakotondravony, D., Ravoahangimalala, O. R., Randrianandrianina, F. H. & Racey, P. A. 2010.** Monastic *Myzopoda*: The foraging and roosting ecology of a sexually segregated Malagasy endemic bat. *Journal of Zoology*, 282: 130-139.
- Ramasindrazana, B. 2008.** Aperçu de la biologie de reproduction, du régime alimentaire et de l'écologie des populations de chauves-souris (Microchiroptera) dans la Station forestière d'Ivoloina, Région Atsinanana. Diplôme d'Etudes Approfondies, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Ramasindrazana, B., Rajemison, B. & Goodman, S. M. 2009.** The diet of the endemic bat *Myzopoda aurita* (Myzopodidae) based on fecal analysis. *Malagasy Nature*, 2: 159-163.
- Ramasindrazana, B., Rajemison, B. & Goodman, S. M. 2012.** Bio-écologie des chauves-souris du Parc National de Tsimanampetsotsa. 2. Variation interspécifique et saisonnière du régime alimentaire. *Malagasy Nature*, 6: 117-124.
- Ratrimomanarivo, F. 2007.** Etude du régime alimentaire d'*Eidolon dupreanum* (Chiroptera: Pteropodidae) dans la région anthropisée des hautes terres du centre de Madagascar. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 62: 229-244.
- Razakarivony, V., Rajemison, B. & Goodman, S. M. 2005.** The diet of Malagasy Microchiroptera based on stomach contents. *Mammalian Biology*, 70: 312-316.
- Roué, S. Y. & Barataud, M. 1999.** Habitat et activités de chasse des chiroptères menacés en Europe: Synthèse des connaissances actuelles en vue d'une gestion conservatrices. *Le Rhinolophe*, volume spécial, 2: 1-136.
- Schulz, M. 2000.** Diet and foraging behavior of the Golden-tipped bat, *Kerivoula papuensis*: A spider specialist? *Journal of Mammalogy*, 81: 948-957.
- Shiel, C., McAney, C., Sullivan, C. & Fairley, J. 1997.** *Identification of arthropods fragments in bat droppings*. Mammal Society, London.
- Southwood, T. R. E. & Henderson, P. A. 2000.** *Ecological methods*. Blackwell Sciences Ltd, Oxford.
- Strauss, R. E. 1979.** Reliability estimates for Ivlev's electivity index, the forage ratio, and a proposed linear index of food selection. *Transactions of the American Fisheries Society*, 108: 344-352.
- Taylor, P. J., Monadjem, A. & Steyn, J. N. 2013.** Seasonal patterns of habitat use by insectivorous bats in a subtropical African agro-ecosystem dominated by macadamia orchards. *African Journal of Ecology*, 51: 552-561.
- Verboom, B. & Huitema, H. 1997.** The importance of linear landscape elements for the pipistrelle *Pipistrellus pipistrellus* and the serotine bat *Eptesicus serotinus*. *Landscape Ecology*, 12: 117-125.
- Whitaker, 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, J. O. 1994.** Food availability opportunistic versus selective feeding in insectivorous bats. *Bat Research News*, 35: 75-77.
- Whitaker, J. O. & Mumford, R. E. 1978.** Food and ectoparasites of bats from Kenya, East Africa. *Journal of Mammalogy*, 59: 632-634.
- Whitaker, 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*, eds. T. H. Kunz & S. Parsons, pp. 567-592. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Williams-Guillén, K., Perfecto, I. & Vandermeer, J. 2008.** Bats limit insects in a Neotropical agroforestry system. *Science*, 320: 70.