

# Comportement alimentaire des communautés de chauves-souris animalivores de Kirindy (CNFEREF) et d'Antsahabe, Madagascar : répartition, partage et disponibilité de niche alimentaire

Claude Fabienne Rakotondramanana<sup>1,2</sup>, Balsama Rajemison<sup>3</sup> & Steven M. Goodman<sup>2,4</sup>

<sup>1</sup>Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo 101, Madagascar

E-mail : claudefab@gmail.com

<sup>2</sup>Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar

E-mail : sgoodman@vahatra.mg

<sup>3</sup>Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza, BP 4096, Antananarivo 101, Madagascar

E-mail : balsama38@hotmail.com

<sup>4</sup>Field Museum of Natural History, 1400 South Lake Shore Drive, Chicago, IL, 60605, USA

E-mail : sgoodman@fieldmuseum.org

## Résumé

Des inventaires de chauves-souris animalivores et de leurs proies potentielles ont été effectués dans la forêt sèche de Kirindy (CNFEREF), Morondava, et dans une zone de contact forêt humide-rizières d'Antsahabe, Anjozorobe. Les échantillons fécaux de la majorité des chauves-souris capturées, ont également été collectés. Parmi les taxa recensés au sein de ces deux communautés de chiroptères, des espèces cryptiques constituées par les petites Vespertilioninae ont été un groupe cible pour une récente étude de résolution taxinomique. Afin d'étudier la séparation éventuelle de leur niche, plus d'investigations ont été orientées sur leur régime alimentaire. Cet aspect a permis d'évaluer des cas de variations intraspécifique et interspécifique, d'en savoir davantage sur la diversité, la distribution, les variations d'abondance et la co-occurrence de leurs proies. Ces études ont été basées sur la méthode classique d'identification sous loupe binoculaire des échantillons d'arthropodes collectés par des pièges Malaise, ainsi que par la détermination des restes non digérés dans les pelotes fécales des chauves-souris. A travers des analyses comparatives, suivant les principes des modèles nuls ou à l'aide des estimateurs d'indice écologique, les informations sur les niches alimentaires des petites espèces de Vespertilioninae au sein de l'assemblage de chauves-souris animalivores occupant le même biotope sont

détaillées. Ainsi, l'importance d'un type de proie, le degré de spécialisation, la taille et le chevauchement de leur niche alimentaire ont été décortiqués. Il en découle l'existence d'une répartition de niche alimentaire à Kirindy contre un partage de celle-ci à Anjozorobe. Les populations de chauves-souris de ces localités montrent des tendances de préférence alimentaire, pour certaines catégories d'insectes, sans en être des spécialistes strictes.

**Mots clés** : modèle nul, niche écologique, arthropodes, insectes, chauves-souris, chevauchement, taille de niche, co-occurrence, communauté

## Extended abstract

Surveys were conducted of animalivorous bats and their available prey in the dry deciduous forest of Kirindy (CNFEREF), Morondava, and the humid dense forest of Antsahabe, Anjozorobe. Fecal samples from the majority of captured bats were collected. Fieldwork in the Kirindy Forest was conducted in October and November 2012, the intermediate period between the dry and wet seasons, and a second visit in January and February 2013, during the rainy season. The fieldwork at Antsahabe was performed in January and March 2013, during the rainy season. Bats were captured with mist nets and nocturnal arthropods with Malaise traps. The bioclimatic differences between the two study sites provide the means to compare variation in prey choice between two bat communities living under different ecological conditions. An additional contrast between the two sites is available water -- in the Kirindy Forest all river courses are seasonal, only flowing during periods of rain, while at Antsahabe there is permanent water.

The majority of captured bats in the two communities belong to the subfamily Vespertilioninae, composed mostly of cryptic species and the subject of recent in-depth taxonomic studies. In order to study possible niche separation within these communities, our research was orientated on the diets of the individual taxa. Moreover, given differences in species richness between the two communities, it was predicted that there should be more functional

diversity within the community with the highest species richness.

Concerning measures of prey diversity and availability, arthropod inventories with Malaise traps were carried out in different microhabitats and in two vertical strata (1 - level of the soil and 2 - mid-canopy or in open areas between 3 and 5 m off the ground). These parameters combined with scat analyses provided the means to evaluate intraspecific and interspecific variation in the diet of animalivores bats at the two study sites, more precisely aspects associated with the diversity, distribution, abundance variation and co-occurrence of prey. This dietary study was based on the identification of non-digested arthropod remains in fecal pellets, in part using the specimens collected in the Malaise traps for reference material.

Through comparative analysis, following the principles of null models or using ecological index estimators, information on food niches of small species of Vespertilioninae occurring within these two different bat communities were studied in detail. The importance of prey type, the degree of specialization, and the size and overlap of feeding niche were examined. The results indicate that in the more speciose community at Kirindy (CNFEREF) ( $n = 6$  species), there is a division between sympatric taxa in the calculated niche space, as compared to the less speciose community at Antsahabe ( $n = 3$  species), which demonstrates broad overlap. The bats occurring at these two localities show different patterns in food preferences, particularly certain insect types, but without being strict specialists. Moreover, our data indicates that the space where bats hunt prey include areas where their preferred prey types are concentrated.

**Key words:** null model, ecological niche, arthropods, insects, bats, overlap, niche breadth, co-occurrence, community

## Introduction

L'avancée des recherches systématiques, appuyée par les efforts d'inventaire sur les chauves-souris de Madagascar, continue de révéler de nouvelles espèces à décrire, parfois à la lumière d'un groupement d'espèces cryptiques (Goodman *et al.*, 2015a). L'augmentation de la diversité taxinomique découlant de ces recherches induit aux investigations de la diversité fonctionnelle selon les actions des organismes au sein des communautés et des écosystèmes, mais non obligatoirement

par rapport à leur histoire évolutive (Petchey & Gaston, 2006). En 1993, Norse explique la dite diversité comme un moyen de regroupement des espèces en rapport à leur similarité de fonction. Petchey & Gaston (2002) soulignent que les variations entre génotypes, populations et espèces sont incluses parmi les propriétés de la diversité fonctionnelle. Ces auteurs ont aussi mis en exergue la relation entre la composition spécifique, la richesse spécifique et la variation de ce paramètre d'intérêt à travers les ressources spatiales et alimentaires. La proportionnalité entre diversité de niches et diversité systématique est de ce fait, une prédiction adéquate pour les éventuelles comparaisons auprès des communautés de chauves-souris à richesse spécifique différente. Par ailleurs, la niche écologique est définie comme un hypervolume à  $n$ -dimensions au sein de laquelle les populations qui constituent les espèces peuvent perpétuer leur existence avec leur descendance (Hutchinson, 1957 ; Dolédec *et al.*, 2000). Une niche devrait ainsi contenir plus d'informations sur « le résumé de comment les membres d'une espèce interagissent, avec les éléments vivants et non vivants qui constituent leur environnement », ce qui amène à la considérer telle la base du concept écologique de l'espèce (Ridley, 2004). En outre, la mesure de l'importance d'une niche pour chaque espèce est susceptible d'éclairer la coexistence des espèces sympatriques. Ce qui permettrait de se joindre aux propos d'Hurlbert (1978) stipulant que le concept de niche bien défini conduit les auteurs à promouvoir différentes mesures et devrait permettre à estimer tant leur séparation que leur importance.

Avec l'exemple de Colwell & Futuyma (1971), l'importance de la niche peut être mesurée à l'aide de l'uniformité de la distribution individuelle selon une dimension. Cette mesure permet de porter une interprétation quantitative au degré de spécialisation des organismes partageant les mêmes types de ressources (Krebs, 2014). En effet, plus une espèce utilise une large gamme de ressources, elle est qualifiée de généraliste, par contre, une espèce qui restreint les catégories de ressources à exploiter est dite spécialiste. Comme les ressources alimentaires se trouvent être le facteur vital/limitant au centre de diverses investigations relatives aux aspects de la diversité fonctionnelle, nous nous intéresserons particulièrement à ce domaine.

En termes d'analyses basées sur l'écologie alimentaire des 43 espèces de chauves-souris animalivores décrites à Madagascar actuellement

(Goodman, 2011 ; Goodman *et al.*, 2011, 2012a, 2012b, 2015a, 2015b), davantage de recherches doivent être encore entreprises. Dans la Grande Ile, les études initiatrices effectuées sur ces chiroptères ont débuté il y a à peine une décennie avec les contenus stomacaux de cinq espèces de la partie occidentale (Razakarivony *et al.*, 2005). D'autres chercheurs ont par la suite travaillé sur les pelotes fécales afin de présenter les informations descriptives telle la composition alimentaire des espèces sympatriques provenant de différentes localités (Andrianaivoarivelo *et al.*, 2006 ; Rakotoarivelo *et al.*, 2007 ; Ramasindrazana *et al.*, 2012) ou encore pour fournir plus de renseignements sur une espèce particulière (Rajemison & Goodman, 2007 ; Ramasindrazana *et al.*, 2009). Si toutes ces études renseignent sur le régime alimentaire des chauves-souris au niveau spécifique, peu d'informations sont actuellement publiées sur l'écologie des communautés ainsi que sur les aspects dont diverses espèces en coexistence utilisent leurs ressources alimentaires (Dammhahn & Goodman, 2014 ; Dammhahn *et al.*, 2015). Pourtant, de telles données avec les analyses correspondantes sont largement à mesure d'éclairer l'histoire évolutive des espèces complexes et les communautés écologiques.

Dans la présente étude, deux sites ont été considérés pour mettre en exergue leurs différences au niveau de l'écologie des communautés de chauves-souris animalivores. Pour ce faire, les analyses basées sur le régime alimentaire de ces animaux sont conduites sous trois aspects : i) La composition alimentaire des espèces à l'aide des proportions de proies non digérées dans leurs pelotes fécales ; ii) Le chevauchement de leur niche alimentaire par le biais d'un modèle nul. Ce modèle stipule que la variation de l'utilisation de la niche dans une communauté simulée serait indépendante de toute particularité écologique, de procédure évolutif ou des effets d'échantillonnage par rapport à la communauté réelle (Gotelli & Graves, 1996 ; Entsminger, 2014) ; et iii) la taille (importance) de leur niche alimentaire en se basant sur des indices de diversité et d'estimation recalculée par la technique de « Jack-knife » (Krebs, 2014). Par ailleurs, les variations taxonomiques et structurelles des proies potentielles au sein des deux communautés sont également documentées. La co-occurrence des proies réellement consommées est également analysée à l'aide de modèle nul. Ce dernier aspect permettra de confronter d'éventuelle préférence

alimentaire, alternativement à une préférence de site de chasse par les communautés de chauves-souris,

## Méthodologie

### Sites d'étude et collectes des matériels

Les études ont été réalisées dans la forêt humide sempervirente d'Antsahabe, Anjozorobe, implantée entre 1200 à 1500 m d'altitude dans un corridor forestier, intermédiaire entre les Hautes Terres centrales et la partie orientale de l'Ile et dans la forêt sèche caducifoliée de l'Ouest de Kirindy (CNFEREF) [ci-après « Kirindy »], Morondava, à 60 m d'altitude dans la région occidentale (Figure 1). Plus d'informations sur l'écologie des deux sites sont disponibles dans Ganzhorn & Sorg (1996) pour Kirindy et Goodman *et al.* (2007) pour Anjozorobe.

Par rapport aux délimitations des zones bioclimatiques de Madagascar, un grand contraste est noté entre les deux sites : la forêt d'Antsahabe dans la zone humide tandis que celle de Kirindy est située dans la zone subaride (Cornet, 1974). Par ailleurs, le corridor forestier d'Antsahabe est parcouru par des ramifications de petits cours d'eau permanents tandis que la forêt de Kirindy est traversée par une rivière saisonnière. Les études sur terrain à Antsahabe ont été effectuées en janvier et mars 2013, pendant la saison des pluies. Quant à Kirindy, les travaux ont été menés en deux périodes : en octobre et novembre 2012, durant la phase intermédiaire séparant les saisons sèche et humide, puis durant la saison pluvieuse en janvier et février 2013.

Les chauves-souris ont été piégées à l'aide de filets japonais. Chaque animal capturé a été gardé dans un pochon individuel en tissu afin de récolter ses fèces dans un tube rempli au préalable d'éthanol 90 %. Après une utilisation, le sac individuel est retourné sur son revers puis séché au soleil afin de débarrasser des restes de pelotes fécales. Compte tenu de la difficulté à discerner les espèces cryptiques de Vespertilioninae, les individus ayant des identifications moléculaires ont été priorisés parmi les échantillons à analyser. Dans le but de maximiser les échantillons, ceux à baculum extrait ou éventuellement à identification spécifique basée sur les critères crânio-dentaires ont aussi été intégrés dans les analyses (Goodman *et al.*, 2015a). Une partie des échantillons de fèces utilisés ici a également fait objet d'études sur la structure communautaire des espèces de Vespertilionidae d'Antsahabe et de Kirindy, à l'aide des isotopes stables (Dammhahn *et al.*, 2015).

La présente étude concerne deux communautés de chauves-souris animalivores, celle d'Antsahabe est constituée par *Neoromicia matroka*, *N. robertsi* et *Scotophilus robustus* (Vespertilionidae). Celle de Kirindy, quant à elle, est formée par *Pipistrellus raceyi*, *Hypsugo bemaity* et *Myotis goudoti* (Vespertilionidae), *Triaenops menamena* (Rhinonycteridae), *Hipposideros commersoni* (Hipposideridae) et *Mops leucostigma* (Molossidae).

Concernant les petits arthropodes nocturnes constituant les proies potentielles des chauves-souris, deux pièges Malaise (SLAM Trap Standard, 110 x 110 x 110 cm, MegaView Science, Taiwan) ont été ouverts au moment précédant de peu la sortie des chauves-souris jusqu'à la fin de leurs activités avant le lever du soleil.

Dans la forêt d'Antsahabe et ses environs, un suivi des arthropodes avec les pièges Malaise en deux strates (1-au sol et 2-vers la mi-canopée ou à partir de 3 à 5 m de hauteur dans les zones ouvertes), a été réalisé autour de la zone Est du village. Trois types de microhabitat ont été inventoriés : 1) un milieu forestier, à travers des pistes ou au sein de petites clairières ou en périphérie de forêt, 2) une zone dégagée de la vallée, exploitée en riziculture et 3) une zone dégagée de la vallée traversée par un cours d'eau permanent (Figure 1).

Dans la forêt de Kirindy, les échantillonnages des arthropodes ont été réalisés en deux strates (1-au sol et 2-vers la mi-canopée, environ 2 à 3 m au-dessus du sol). Un suivi de la variation des proies disponibles entre la fin de la saison sèche et la saison pluvieuse, suivant trois types de microhabitat a aussi été étudié : 1) au niveau de la rivière Kirindy correspondant au point d'échantillonnage des chauves-souris où leurs activités sont intenses (selon les études de suivi de Rakotondramanana & Goodman, 2011), 2) auprès d'une piste traversant le bloc forestier, située à mi-chemin entre la rivière Kirindy et le troisième microhabitat et 3) à l'exutoire sur la piste CONOCO, large de 6 à 12 m et qui longe la concession forestière en son milieu (Figure 1).

## Analyses des données

### Analyses des pelotes fécales

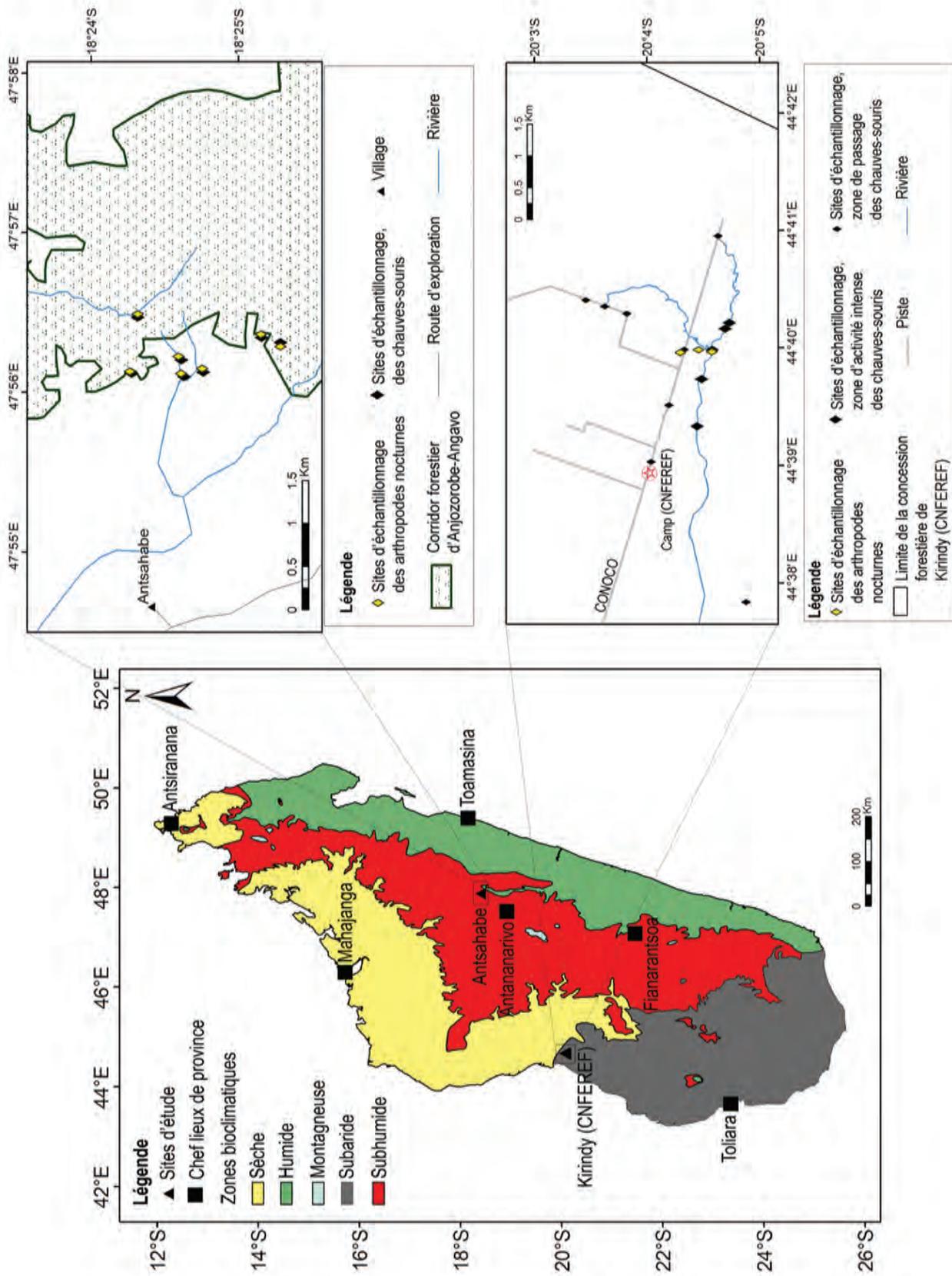
Les données brutes correspondent aux proportions de proies non digérées et identifiées sous loupe binoculaire (Whitaker, 1988 ; Shiel *et al.*, 1997) provenant de cinq pelotes fécales par chauve-souris, les plus larges et intactes (Whitaker *et al.*, 1996 ; Lee & McCracken, 2005). Le pourcentage de volume (PV) de chaque type de proie (ici, représenté au

niveau de l'ordre) découle d'une estimation visuelle, personnalisée par un système de grille et se traduit par la somme des volumes individuels par pelote, divisée par le volume total et le tout multiplié par 100 (Whitaker *et al.*, 2009). Le pourcentage de fréquence (PF) ou d'occurrence de consommation d'une chauve-souris pour chaque ordre de proie peut également être déduit à partir de ces données, telle que la présence d'une catégorie dans une pelote fécale est estimée à une consommation de 20 % de cette proie par la chauve-souris et jusqu'à 100 % pour sa présence dans les cinq pelotes fécales (Whitaker *et al.*, 2009). En intégrant ces deux estimations, le pourcentage de contribution de chaque ordre de proie a été calculée, il s'agit de la valeur significative (IV, ou « important value ») pour une espèce et qui se traduit par le produit de PV et de PF, le tout divisé par cent (Cooper & Skinner, 1978 ; Mulungu *et al.*, 2011).

Afin de détecter une éventuelle variation intraspécifique, des tests de Mann-Whitney ont été effectués sur les valeurs de proportions IV des espèces à effectif représentatif entre les échantillons mâles et femelles. Ensuite, la valeur de contribution de chaque catégorie de proie exprimée en pourcentage a été transformée en données angulaires afin de travailler dans les marges normalisées. Puis, des analyses sur ANOVA ont été réalisées séparément sur les chauves-souris animalivores capturées à Kirindy d'un côté et à Antsahabe d'un autre côté. Ces deux analyses ont été suivies des tests post-hoc de Tukey, internes à ANOVA pour mettre en contraste les variations interspécifiques selon PV, PF et IV. *Myotis goudoti* et *Mops leucostigma* n'étant représentés que par un échantillon chacun n'ont pas été utilisés dans les analyses de niche.

### Analyse de taille de niche

Lors de l'estimation de l'importance de la niche alimentaire (B), l'indice de Levin correspondant à la formule  $B = 1/\sum P_i^2$ , (Levins, 1968) avec P : pourcentage volume de chaque type de proie et équivalant à l'inverse de l'indice de Simpson (Krebs, 2014) a été étudié. En suivant la méthode de Hurlbert (1978), la valeur de B a été standardisée (B\*) entre 0 à 1,0 et selon la formule  $B^* = B-1/n-1$ , où B est l'indice de Levin et n correspond au nombre de types de proies (ordre des Arthropodes) consommés par chaque espèce. La standardisation des indices facilite également les éventuelles interprétations reposant sur le principe selon lequel, une taille de niche minimale indique une spécialisation maximale, inversement un indice maximal correspond à une



**Figure 1.** Carte des sites d'étude avec la forêt sèche de Kirindy (CNFEREF) située dans la zone bioclimatique subaride et la forêt humide d'Antsahabe dans la zone humide selon les délimitations de Cornet (1974).

tendance généraliste (Krebs, 2014). Ces indices ont été recalculés par « Jack-knife-1 » (Burnham & Overton, 1979), un estimateur non-paramétrique (T) qui se base sur la richesse taxonomique observée et qui est utilisé pour compenser le biais inhérent à un échantillonnage susceptible d'être non exhaustif. Finalement, la procédure est achevée par « Jack-knife without pseudo value », utilisant la technique de « partial estimate » (T\*) (Abdi & Williams, 2010) et pour un intervalle de confiance de 95 % (Sokal & Rohlf, 1981 ; Krebs, 2014). Les éventuelles différences significatives sur les indices ont été testées à l'aide de Kruskal-Wallis.

### **Analyse de chevauchement de niche**

Les analyses de chevauchement suivent les hypothèses basées sur le principe des modèles nuls, qui considère que la communauté simulée utiliserait les niches au hasard. Les simulations à raison de 1000 itérations ont été portées sur les indices de Pianka. Le but est de pouvoir comparer les moyennes des valeurs observées à celles des valeurs simulées suivant les hypothèses de départ et les alternatives.  $H_0$  = le chevauchement de niche ne diffère pas significativement par rapport au degré de chevauchement attendu même en absence d'interactions entre espèces ;  $H_{A1}$  = le chevauchement de niche est inférieur au degré attendu même en absence d'interactions entre espèces (ce qui signifie en général que les espèces se départagent la niche) ;  $H_{A2}$  = le chevauchement de niche est supérieur au niveau de degré attendu même en absence d'interactions entre espèces (ce qui signifie en général que les espèces utilisent/se partagent la même niche) (Entsminger, 2014).

### **Analyse de la variation structurelle des proies**

Concernant l'analyse de la variation des proies nocturnes potentielles récoltées dans les pièges Malaise, les insectes et les petits arthropodes ont d'abord été identifiés à l'aide des clés d'identification (exemples, Whitaker, 1988 ; Borror *et al.*, 1989) au laboratoire de « California Academy of Science », Tsimbazaza, Antananarivo. Par la suite, les analyses statistiques appliquées ont été le test de chi-deux de Pearson afin de vérifier d'éventuelle dépendance sur la variation de l'abondance des ordres d'Arthropodes collectés entre les types d'habitat, les strates et les saisons.

Les données de leur présence ou absence par site échantillonné ont servi aux analyses de co-

occurrence des proies réellement consommées grâce au modèle nul stipulant une communauté simulée structurée par le hasard (Gotelli & Graves, 1996 ; Entsminger, 2014). Ce test a été réalisé sur une simulation de 5000 itérations portées sur C-score dans le but de pouvoir comparer les moyennes observées et simulées des indices. C-score est définie comme étant la moyenne (normalisée) des nombres de « checkerboard » combinés (Dormann *et al.*, 2009). Ainsi, les valeurs les plus proches de 1 indiquent l'évidence d'une forte désagrégation, tandis que les valeurs proches de 0 indiquent une forte agrégation (Stone & Roberts, 1992). Par ailleurs, les valeurs de co-occurrence faibles sont les témoins de déplacement compétitifs entre espèces (Diamond, 1975). Les hypothèses à vérifier pour cette partie sont :  $H_0$  = les espèces sont distribuées au hasard les unes par rapport aux autres ;  $H_{A1}$  = les espèces semblent se trouver en présence les unes des autres auprès d'un site déterminé (faible indice de co-occurrence), une faible fréquence de « checkerboard units » ;  $H_{A2}$  = les espèces semblent ne pas se trouver ensemble dans un même site déterminé (important indice de co-occurrence), une haute fréquence de « checkerboard units » (Entsminger, 2014).

La synthèse de B et T ont requit l'utilisation de « Biodiversity Professional, version 2 » (MacAleece *et al.*, 1997) ; « EcoSim Professional version 1.2d » (Entsminger, 2014) a été utilisé pour les analyses de chevauchement et de co-occurrence. Les autres tests statistiques ont été traités sous R version 3.1.0 (R Core Team, 2014).

## **Résultats**

### **Communauté des chauves-souris animalivores d'Antsahabe**

Les différentes proportions analysées à partir des cinq pelotes fécales proviennent de 33 individus répartis en trois espèces dont : 25 *Neoromicia matroka*, six *N. robertsi* et deux *Scotophilus robustus*. Aucune variation significative n'a été enregistrée sur le paramètre IV des populations mâle et femelle de *N. matroka* (Tableau 1), mais seuls les mâles se nourrissent d'Araignées. A part leurs proies, d'autres éléments ne constituant pas de ressources alimentaires, à savoir des traces de poils et des grains de sable ont été observés dans les pelotes de cinq individus de *N. matroka*. L'un de ces individus avait également un ectoparasite (Acarien) entier dans une de ses pelotes fécales.

En se basant sur PV (Tableau 1) et par le biais des tests ANOVA, il existe une variation de

**Tableau 1.** Composition alimentaire des chauves-souris animalivores d'Antsahabe. PV : proportion en volume des proies identifiées sous loupe binoculaire, PF : proportion en fréquence des proies identifiées sous loupe binoculaire, IV : « important value », valeur en pourcentage sur la contribution de chaque type de proie par espèce. ARA : Araignées ; BLA : Blattes ; COLE : Coléoptères ; HOM : Homoptères ; HYM : Hyménoptères ; LEP : Lépidoptères ; TRI : Trichoptères. Les différences statistiques entre les sexes par espèce lorsque la taille des échantillons est suffisante est examinée par le test-U de Mann-Whitney sur IV, n.s. = non significative.

		COL	HYM	LEP	TRI	HOM	BLA	ARA
<i>Neoromicia matroka</i>	PV	49,7 ± 22,44	18,7 ± 17,57	16,3 ± 16,34	9,2 ± 8,74	5,5 ± 6,93		0,2 ± 0,80
n <sub>♂♂ + ♀♀</sub> = 25	PF	97,6 ± 6,63	64,0 ± 37,86	55,2 ± 42,54	48,0 ± 40,82	25,6 ± 28,0		0,8 ± 4,00
	IV	48,5 ± 23,12	12,0 ± 17,44	9,0 ± 16,57	4,4 ± 8,78	1,4 ± 4,87		0,002 ± 0,16
n <sub>♂♂</sub> = 8	PV	45,9 ± 24,69	28,3 ± 24,06	15,1 ± 15,34	6,8 ± 6,94	3,5 ± 5,83		0,5 ± 1,41
	PF	95,0 ± 9,26	72,5 ± 28,16	52,5 ± 44,00	37,5 ± 39,19	15,0 ± 20,70		2,5 ± 7,07
n <sub>♀♀</sub> = 17	IV	44,6 ± 25,84	25,6 ± 26,16	13,3 ± 16,33	4,8 ± 6,41	1,4 ± 2,33		0,1 ± 0,28
	PV	51,5 ± 21,87	14,2 ± 11,97	16,9 ± 17,21	10,3 ± 9,45	6,5 ± 7,36		
Test-U	PF	98,8 ± 4,85	60,0 ± 41,83	56,5 ± 43,15	52,9 ± 41,80	30,6 ± 30,10		
	IV	51,3 ± 22,23	11,8 ± 9,57	15,2 ± 17,14	11,8 ± 9,57	3,8 ± 5,59		
	IV	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		
<i>N. robertsi</i>	PV	55,0 ± 9,01	25,3 ± 15,73	7,5 ± 7,87	2,5 ± 2,95	9,7 ± 14,00		
n <sub>♂♂</sub> = 6	PF	96,7 ± 8,16	80,0 ± 25,30	50,0 ± 45,16	26,7 ± 30,11	40,0 ± 33,47		
	IV	53,2 ± 9,25	20,2 ± 17,03	3,8 ± 8,21	4,2 ± 1,72	3,9 ± 11,37		
<i>Scotophilus robustus</i>	PV	14,5 ± 20,51		50,0 ± 70,71		8,0 ± 11,31	27,5 ± 38,90	
n <sub>♀♀</sub> = 2	PF	50,0 ± 70,71		50,0 ± 70,71		60,0 ± 42,43	50,0 ± 70,71	
	IV	7,3 ± 20,51		25,0 ± 70,71		4,8 ± 6,79	13,8 ± 38,89	

la consommation de types de proies entre les trois espèces de Vespertilionidae, notamment avec les Lépidoptères ( $F_{2, 30} = 6,2$ ,  $P < 0,01$ ). Les comparaisons multiples montrent des différences significatives entre *S. robustus* / *N. robertsi* et *S. robustus* / *N. matroka* ( $P < 0,01$ ) (avec *S. robustus* > *N. matroka* > *N. robertsi*) ; les abondances des Coléoptères ( $F_{2, 30} = 1,9$ ,  $P = 0,2$ ) et Homoptères ( $F_{2, 30} = 0,6$ ,  $P = 0,5$ ) n'ont pas été significatives entre les trois espèces. Par ailleurs, les Blattes ne sont pas consommées par le genre *Neoromicia* ; les Araignées le sont uniquement par *N. matroka*. Les Hyménoptères et Trichoptères ont été identifiés dans la composition alimentaire de *N. matroka* et *N. robertsi*, mais sans variation significative entre les deux espèces (respectivement,  $F_{1, 29} = 0,6$ ,  $P = 0,4$  ;  $F_{1, 29} = 3,3$ ,  $P = 0,1$ ).

Les PF (Tableau 1) des types de proies partagées entre les trois espèces ont été significativement différentes avec les Coléoptères ( $F_{2, 30} = 6,2$ ,  $P < 0,05$ ). Les tests de Tukey, internes à l'ANOVA ont révélé d'importantes variations entre *S. robustus* / *N. robertsi* ( $P < 0,05$ ) et *S. robustus* / *N. matroka* ( $P < 0,01$ ) (avec *N. matroka* > *N. robertsi* > *S. robustus*). Les proies consommées uniquement par le genre *Neoromicia* n'ont pas montré de variation significative, Hyménoptères ( $F_{1, 29} = 0,9$ ,  $P = 0,4$ ) et Trichoptères ( $F_{1, 29} = 1,8$ ,  $P = 0,2$ ).

Les variations de IV (Tableau 1) ou la contribution de chaque ordre de proie ont été significatives avec les Lépidoptères ( $F_{2, 30} = 6,4$ ,  $P < 0,001$ ) entre les trois espèces de Vespertilionidae. Les comparaisons multiples ont dénoté des variations significatives entre *S. robustus* / *N. robertsi* et *S. robustus* / *N. matroka* avec  $P < 0,001$  (avec *S. robustus* > *N. matroka* > *N. robertsi*). Il n'y a pas eu de différence marquante sur la contribution des proies consommées uniquement par le genre *Neoromicia*, Hyménoptères ( $F_{1, 29} = 0,7$ ,  $P = 0,4$ ) et Trichoptères ( $F_{1, 29} = 2,8$ ,  $P = 0,1$ ).

Les indices relatifs à la taille de niche (« jack-knife estimate ») entre les trois espèces coexistant ont été significativement différents (Kruskal-Wallis  $\chi^2 = 14,2$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0,001$ ). Parmi les trois espèces sympatriques, *S. robustus* possède l'indice, relativement le plus petit ( $T^* = 0,5 \pm 0,99$ ) et donc le plus haut degré de spécialisation (Tableau 2).

Concernant le degré de chevauchement alimentaire, celui-ci est supérieur au niveau de degré attendu même en absence d'interactions entre espèces. Ce qui signifie en général que les espèces utilisent / se partagent la même niche. La seconde hypothèse alternative est ainsi retenue. Autrement dit, la moyenne des indices observés est supérieure à la moyenne des indices simulés donc, la communauté de chauves-souris occupe la même niche alimentaire avec un chevauchement significatif

(Tableau 3). La Figure 2 montre l'importance de ce chevauchement qui dépendrait largement des types de proies communes, de la taille de niche ainsi que du degré de spécialisation de chaque espèce. La schématisation indique également le chevauchement total entre *N. matroka* et *N. robertsi* (Figure 2).

### Communauté des chauves-souris animalivores de Kirindy

Les différentes proportions analysées à partir des pelotes fécales intactes proviennent de 74 individus de six espèces dont : 26 *Hipposideros commersoni*, 16 *Trienops menamena*, 12 *Hypsugo bemaity*, 18 *Pipistrellus raceyi*, un *Myotis goudoti* et un *Mops leucostigma*. Ces deux dernières espèces ne sont pas utilisées dans les analyses statistiques proprement dites compte tenu de leur faible effectif. Concernant les variations intraspécifiques, aucune variation n'a été enregistrée sur *Hipposideros commersoni* mais les populations mâles et femelles de *P. raceyi* ont montré des différences significatives sur la proportion IV avec les Lépidoptères en faveur

des mâles ( $U = 4,5$ ,  $P < 0,05$ ) et les Isoptères en faveur des femelles ( $U = 14,0$ ,  $P < 0,05$ ) (Tableau 4).

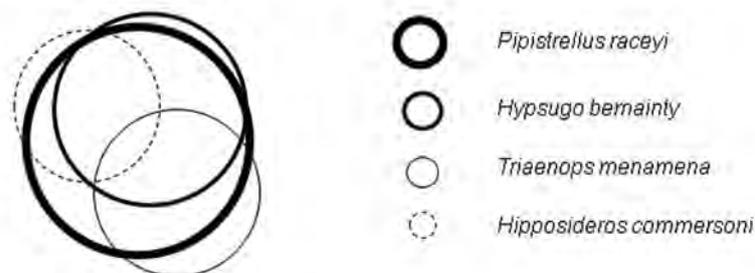
En se basant sur PV (Tableau 4) et par le biais des analyses ANOVA, les quatre espèces montrent des cas de variation significative, notamment avec les Coléoptères ( $F_{3,68} = 6,9$ ,  $P < 0,001$ ). Les comparaisons multiples ont montré les contrastes entre *Hypsugo bemaity* / *Hipposideros commersoni* ( $P < 0,01$ ), *P. raceyi* / *H. commersoni* ( $P < 0,05$ ) et *T. menamena* / *H. commersoni* ( $P < 0,001$ ) (avec *H. commersoni* > *P. raceyi* > *Hypsugo bemaity* > *T. menamena*). Avec les Lépidoptères ( $F_{3,68} = 22,6$ ,  $P < 0,001$ ) où les différences sont significatives entre *T. menamena* / *Hipposideros commersoni*, *T. menamena* / *Hypsugo bemaity* et *T. menamena* / *P. raceyi* ( $P < 0,001$ ) (avec *T. menamena* > *Hipposideros commersoni* > *P. raceyi* > *Hypsugo bemaity*). Il n'y a pas de variation significative sur la consommation des proportions en volume des Hyménoptères ( $F_{3,68} = 0,6$ ,  $P = 0,6$ ), Isoptères ( $F_{3,68} = 2,7$ ,  $P = 0,05$ ), Homoptères ( $F_{3,68} = 0,8$ ,  $P = 0,5$ ) et Araignées ( $F_{3,68} = 0,8$ ,  $P = 0,5$ ) par la communauté locales de chauves-

**Tableau 2.** Taille de niche alimentaire des chauves-souris animalivores d'Antsahabe.

	Indice de Levin (B)	B standardisé (B*)	Jackknife-1 ± SD (T)	B-jack-knifed ± SE (T*)	95 % CI
<i>Neoromicia matroka</i> , n = 25	2,754	0,292	7,122 ± 1,2430	1,020 ± 0,0700	0,979 - 1,091
<i>N. robertsi</i> , n = 6	2,417	0,354	4,983 ± 0,5740	0,664 ± 0,0790	0,585 - 0,743
<i>Scotophilus robustus</i> , n = 2	1,731	0,244	4,100 ± 2,6900	0,516 ± 0,9900	0,474 - 1.506

**Tableau 3.** Chevauchement de niche alimentaire au sein des chauves-souris animalivores d'Antsahabe.

Comparaison deux-à-deux du chevauchement relatif		Indice de Pianka (moyenne des indices observés)	Histogramme (« low-high »)	Indice de Pianka (moyenne des indices simulés)	Ecart-type (Indice simulé)	
<i>Neoromicia matroka</i>	<i>N. robertsi</i>	0,955	0,597	0,5730 - 0,6410	0,262	0,0160
<i>N. matroka</i>	<i>Scotophilus robustus</i>	0,495				
<i>N. robertsi</i>	<i>S. robustus</i>	0,340				



**Figure 2.** Schématisation du degré de chevauchement relatif, ayant abouti à une répartition de niche alimentaire entre les espèces en sympatrie à Kirindy (CNFEREF). La taille de niche est proportionnelle à la taille de l'espace occupée par chaque espèce sur le schéma.

souris. Par ailleurs, seul *H. bemaity* consomme les orthoptères et seul *Hipposideros commersoni* consomme les Blattes ; les Trichoptères sont utilisés uniquement par *T. menamena* et *P. raceyi* avec une variation non significative ( $F_{1,32} = 1,1$ ,  $P = 0,3$ ).

Les variations en PF (Tableau 4) des types de proies entre les quatre espèces sont significativement différentes avec les Coléoptères ( $F_{3,68} = 5,1$ ,  $P < 0,01$ ). Les comparaisons multiples ont démontré les contrastes entre *T. menamena* / *H. commersoni* ( $P < 0,01$ ) et *T. menamena* / *P. raceyi* ( $P < 0,01$ ) (avec *P. raceyi* > *H. commersoni* > *Hypsugo bemaity* > *T. menamena*). Avec les Lépidoptères ( $F_{3,68} = 4,7$ ,  $P < 0,01$ ) où les post hoc tests se sont révélés significatifs entre *P. raceyi* et *Hipposideros commersoni* ( $P < 0,01$ ) et *T. menamena* / *H. commersoni* ( $P < 0,001$ ) (avec *T. menamena* > *P. raceyi* > *Hypsugo bemaity* > *Hipposideros commersoni*). Avec les Isoptères ( $F_{3,68} = 4,6$ ,  $P < 0,05$ ) où les comparaisons multiples ont dénoté des variations significatives entre *T. menamena* / *Hypsugo bemaity* ( $P < 0,01$ ) (avec *H. bemaity* > *Hipposideros commersoni* > *P. raceyi* > *T. menamena*). Il n'y a pas de variation significative sur les proportions en fréquence des Hyménoptères ( $F_{3,68} = 1,2$ ,  $P = 0,3$ ), Homoptères ( $F_{3,68} = 0,6$ ,  $P = 0,6$ ) et Araignées ( $F_{3,68} = 1,1$ ,  $P = 0,3$ ). Les Trichoptères sont utilisés uniquement par *T. menamena* et *P. raceyi* avec une variation non significative ( $F_{1,32} = 0,8$ ,  $P = 0,3$ ).

Les variations de IV (Tableau 4) ou la contribution de chaque ordre de proie ont été significatives avec les Coléoptères ( $F_{3,68} = 6,7$ ,  $P < 0,001$ ). Les comparaisons multiples ont dénoté des différences significatives entre *Hypsugo bemaity* / *Hipposideros commersoni*, *T. menamena* / *H. commersoni* ( $P < 0,001$ ) et *P. raceyi* / *H. commersoni* ( $P < 0,05$ ) (avec *H. commersoni* > *P. raceyi* > *Hypsugo bemaity* > *T. menamena*). Avec les Lépidoptères ( $F_{3,68} = 22,6$ ,  $P < 0,001$ ) où les comparaisons multiples ont été significatives entre *T. menamena* / *Hipposideros commersoni*, *T. menamena* / *P. raceyi* et *T. menamena* / *Hypsugo bemaity* ( $P < 0,001$ ) (avec *T. menamena* > *P. raceyi* > *H. bemaity* > *Hipposideros commersoni*). Il n'y a pas eu de différence significative avec les Araignées ( $F_{3,68} = 1,6$ ,  $P = 0,2$ ), Homoptères ( $F_{3,68} = 0,3$ ,  $P = 0,8$ ) ni Hyménoptères ( $F_{3,68} = 0,6$ ,  $P = 0,6$ ).

Les indices relatifs à l'importance de niche (« Jack-knife estimate ») entre les quatre espèces utilisant le même biotope à Kirindy ont varié significativement (Kruskal-Wallis  $\chi^2 = 46,1$ ,  $df = 3$ ,

$P < 0,001$ ). *Hipposideros commersoni* possède l'indice, relativement le plus petit ( $T^* = 0,8 \pm 0,05$ ) et détient donc le plus haut degré de spécialisation, suivi de *T. menamena* ( $T^* = 0,8 \pm 0,10$ ), puis de *Hypsugo bemaity* ( $T^* = 0,9 \pm 0,07$ ) et de *P. raceyi* ( $T^* = 0,9 \pm 0,08$ ) qui serait ainsi l'espèce la plus généraliste (Tableau 5).

Selon les valeurs des indices de Pianka (Tableau 6), l'indice issu de la communauté réelle est inférieur à celui de la communauté simulée. Ce qui signifie que le degré de chevauchement alimentaire est en-dessous du niveau attendu. L'hypothèse nulle stipulant l'égalité du chevauchement de niche entre les deux communautés gérées sous modèle nul est ainsi rejetée. En effet, le chevauchement de niche est inférieur au degré attendu même en absence d'interactions entre espèces, ce qui signifie en général que malgré le chevauchement, il existe une répartition au sein de la communauté. Ce degré de chevauchement à répartition significative pourrait être largement géré par les types de proies non partagées entre les espèces, les variations en proportion des proies communes, les éventuelles préférences alimentaires ainsi que la taille de niche de chaque espèce (Figure 3).

Le plus important chevauchement est situé entre les deux espèces de Vespertilioninae *P. raceyi* et *H. bemaity* avec un indice de 0,873, suivi de *P. raceyi* et *H. commersoni* avec 0,872 et de *H. bemaity* et *Hipposideros commersoni* avec un indice de 0,801. Le chevauchement le plus faible, avec un indice de 0,386 se trouve entre, *T. menamena* et *H. commersoni* (Tableau 6).

### Variation structurelle des proies potentielles Cas de la communauté d'arthropodes nocturnes d'Antsahabe

Les pièges Malaise installés en deux strates et en trois microhabitats différents autour de la zone forestière d'Antsahabe ont permis de recenser 12 ordres d'Arthropodes dont 10 insectes (Diptères, Collemboles, Hémiptères, Lépidoptères, Coléoptères, Homoptères, Hyménoptères, Trichoptères, Plécoptères et Psocoptères), deux arachnides (Araignées et Acariens de type phytophage), ainsi que des larves (Tableau 7). Les ordres les plus représentés, à effectif suffisant (ici,  $n \geq 5$ ) pour des appréciations statistiques sont tenus en compte. Ainsi, les Trichoptères, Plécoptères, Psocoptères, Araignées et Acariens ont été exclus des analyses statistiques.

**Tableau 4.** Composition alimentaire des chauves-souris animalivores de Kirindy. PV : proportion en volume des proies identifiées sous loupe binoculaire, PF : proportion en fréquence des proies identifiées sous loupe binoculaire, IV : « important value », valeur en pourcentage sur la contribution de chaque type de proie par espèce. ARA : Araignées ; BLA : Blattes ; COL : Coléoptères ; HOM : Homoptères ; HYM : Hyménoptères ; ISO : Isoptères ; LEP : Lépidoptères ; ORT : Orthoptères ; TRI : Trichoptères. Les différences statistiques entre les sexes sont indiquées lorsque la taille des échantillons est suffisante et examinée par le test-u de Mann-Whitney sur IV, n.s. = non significative.

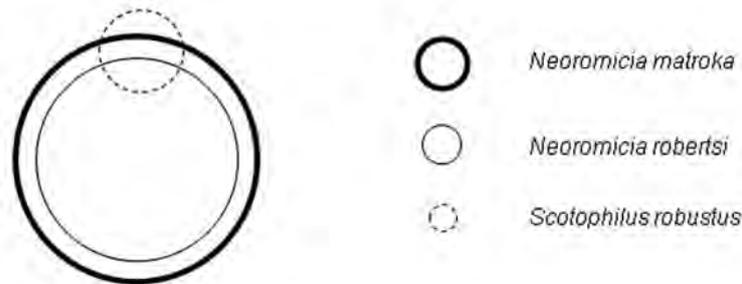
Espèces	COL	HYM	LEP	TRI	ISO	HOM	BLAT	ARA	ORT
<i>Pipistrellus raceyi</i>	PV 27,8 ± 20,00	12,5 ± 17,15	26,1 ± 23,05	1,9 ± 4,80	30,0 ± 40,71	1,5 ± 3,31		0,1 ± 0,24	
	PF 78,9 ± 29,48	47,8 ± 41,81	65,6 ± 44,35	10,0 ± 23,01	37,8 ± 48,94	12,2 ± 27,56		1,7 ± 4,71	
$n_{\text{♂♂}} + n_{\text{♀♀}} = 18$	IV 22,0 ± 29,48	6,0 ± 17,37	17,1 ± 23,74	0,2 ± 2,88	11,3 ± 40,70	0,2 ± 2,78		0,001 ± 0,05	
<i>Pipistrellus raceyi</i>	PV 34,6 ± 16,78	10,9 ± 11,50	41,1 ± 18,68	3,4 ± 6,13	7,9 ± 24,98	2,0 ± 3,74		0,1 ± 0,32	
$n_{\text{♂♂}} = 10$	PF 96,0 ± 12,65	58,0 ± 34,58	96,0 ± 12,65	18,0 ± 28,98	10,0 ± 31,62	16,0 ± 32,39		2,0 ± 6,32	
	IV 34,4 ± 17,25	9,4 ± 11,48	40,8 ± 19,33	2,1 ± 3,68	7,9 ± 24,98	1,4 ± 3,46		0,02 ± 0,06	
$n_{\text{♀♀}} = 8$	PV 19,3 ± 21,46	14,6 ± 23,14	7,4 ± 10,95		57,7 ± 40,56	1,0 ± 2,83			
	PF 57,5 ± 31,05	35,0 ± 48,70	27,5 ± 39,91		72,5 ± 45,28	7,5 ± 21,21			
	IV 16,2 ± 22,36	14,2 ± 23,16	5,8 ± 10,65		56,9 ± 41,19	0,6 ± 1,70			
Test-U	IV n.s.	n.s.	U = 4,5, P < 0,05		U = 4,5, P < 0,05	n.s.			
<i>Hypsugo beainity</i>	PV 14,1 ± 12,56	12,0 ± 14,60	18,6 ± 20,27		52,0 ± 33,78	2,2 ± 3,59		0,5 ± 1,73	0,5 ± 1,73
$n_{\text{♂♂}} = 12$	PF 61,7 ± 37,62	53,3 ± 47,74	58,3 ± 48,59		80,0 ± 39,08	13,3 ± 23,09		6,7 ± 23,09	6,7 ± 23,09
	IV 8,7 ± 12,88	6,0 ± 13,65	10,8 ± 20,36		41,6 ± 34,29	0,30 ± 1,58		0,03 ± 1,39	0,03 ± 1,39
<i>Triadenops menamena</i>	PV 11,6 ± 19,46	11,7 ± 24,20	64,1 ± 32,64	0,6 ± 2,25	11,5 ± 26,32	0,5 ± 1,55		0,06 ± 0,25	
	PF 35,0 ± 43,51	42,5 ± 40,58	88,8 ± 30,96	3,8 ± 15,00	17,5 ± 37,86	3,75 ± 10,88		1,2 ± 5,00	
$n_{\text{♂♂}} + n_{\text{♀♀}} = 16$	IV 4,1 ± 18,85	5,0 ± 24,45	57,0 ± 32,85	0,02 ± 1,35	2,0 ± 25,98	0,02 ± 0,60		0,01 ± 0,05	
$n_{\text{♂♂}} = 2$	PV 32,5 ± 3,53	1,5 ± 2,12		0,6 ± 2,25					
	PF 90,0 ± 14,14	30,0 ± 42,43		3,8 ± 15,00					
	IV 29,5 ± 7,78	2,7 ± 3,82		0,02 ± 1,35					
$n_{\text{♀♀}} = 14$	PV 8,64 ± 18,95	13,1 ± 25,64	64,1 ± 32,64		11,5 ± 26,32	0,5 ± 1,55		0,06 ± 0,25	
	PF 27,1 ± 40,46	44,3 ± 41,64	88,8 ± 30,96		17,5 ± 37,86	3,75 ± 10,88		1,2 ± 5,00	
	IV 7,7 ± 18,48	12,4 ± 25,92	57,0 ± 32,85		2,0 ± 25,98	0,02 ± 0,60		0,01 ± 0,05	

Tableau 4. (suite)

Espèces	COL	HYM	LEP	TRI	ISO	HOM	BLAT	ARA	ORT
<i>Hipposideros commersoni</i>	PV 46,6 ± 38,85	6,6 ± 11,49	8,2 ± 13,34		37,4 ± 40,53	0,9 ± 3,49	0,2 ± 0,98	0,04 ± 0,20	
	PF 77,7 ± 36,36	26,1 ± 40,70	26,1 ± 37,85		49,2 ± 48,41	36,7 ± 19,85	0,2 ± 0,98	0,77 ± 3,92	
$n_{\text{♂}} + n_{\text{♀}} = 26$	IV 36,2 ± 36,36	1,7 ± 11,17	2,1 ± 11,09		18,4 ± 39,96	0,3 ± 3,33	0,0004 ± 0,01	0,0001 ± 0,04	
$n_{\text{♂}} = 19$	PV 40,4 ± 38,87	5,2 ± 11,19	8,6 ± 14,70		44,6 ± 42,04	0,9 ± 3,90	0,2 ± 0,98	0,04 ± 0,20	
	PF 77,9 ± 38,24	22,1 ± 39,38	25,3 ± 39,35		57,9 ± 48,02	5,3 ± 22,94	0,2 ± 0,98	0,77 ± 3,92	
	IV 39,9 ± 39,28	5,0 ± 11,21	6,9 ± 12,41		43,1 ± 41,92	0,9 ± 3,90	0,0004 ± 0,01	0,0001 ± 0,04	
$n_{\text{♀}} = 7$	PV 63,4 ± 36,13	10,6 ± 12,24	7,2 ± 9,53		17,9 ± 30,51	0,9 ± 2,27			
	PF 77,1 ± 33,52	37,1 ± 45,36	28,6 ± 36,25		25,7 ± 44,29	2,9 ± 7,56			
	IV 58,7 ± 40,27	7,8 ± 11,66	4,2 ± 6,60		16,0 ± 27,52	0,2 ± 0,45			
Test-U	IV n.s.	n.s.	n.s.		n.s.	n.s.			
<i>Myotis goudoti</i>	PV 34,0	4,0	62,0						
$n_{\text{♀}} = 1$	PF 100	60,0	100						
	IV 34,0	2,4	62,0						
<i>Mops leucostigma</i>	PV 64,0		30,0	6,0					
	PF 100		100	60,0					
$n_{\text{♀}} = 1$	IV 64,0		30,0	3,6					

**Tableau 5.** Taille de niche alimentaire de l'assemblage des chauves-souris animalivores échantillonnées au sein de la rivière Kirindy.

Espèces	Indice de	B	Jack-knife-1 ± SD	B-jack-knifed ± SE	95% CI
	Levin	standardisé			
	(B)	(B*)	(T)	(T*)	
<i>Pipistrellus raceyi</i> , n = 18	2,135	0,162	7,547 ± 1,5450	0,936 ± 0,0790	0,857 - 1,015
<i>Hypsugo bemaity</i> , n = 12	2,283	0,214	6,971 ± 1,3090	0,860 ± 0,0730	0,787 - 0,934
<i>Trienops menamena</i> , n = 16	1,523	0,087	7,221 ± 1,7760	0,777 ± 0,0970	0,680 - 0,875
<i>Hipposideros commersoni</i> , n = 26	1,709	0,142	6,045 ± 1,2310	0,751 ± 0,0510	0,699 - 0,802

**Figure 3.** Schématisation du degré de chevauchement relatif, ayant abouti au partage de la même niche alimentaire entre les espèces en sympatrie à Antsahabe. La taille de niche est proportionnelle à la taille de l'espace occupée par chaque espèce sur le schéma.**Tableau 6.** Chevauchement de niche alimentaire entre les espèces de chauves-souris animalivores échantillonnées dans le même biotope, incluant deux espèces de Vespertilioninae à Kirindy.

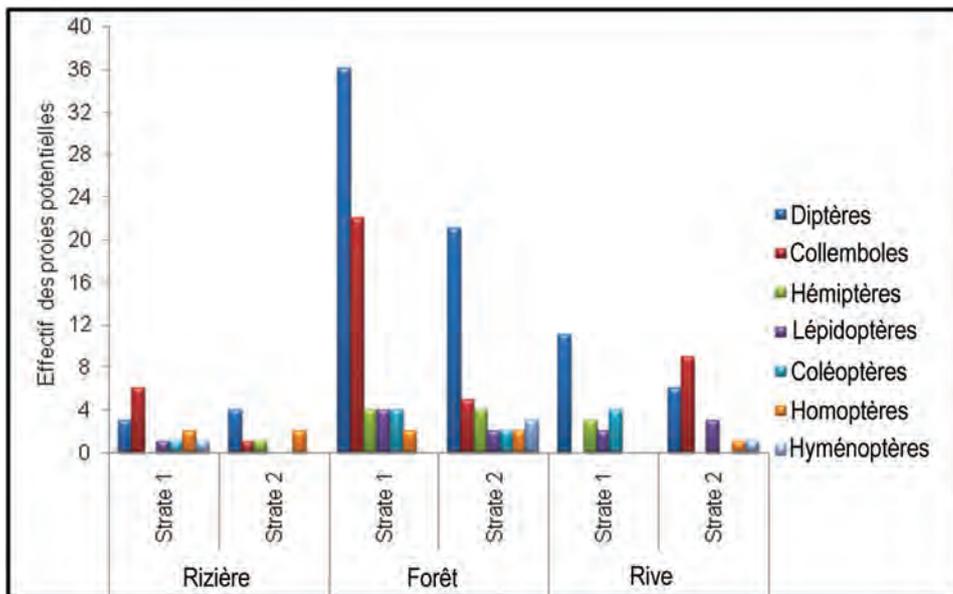
Comparaison deux-à-deux du chevauchement relatif		Indice de Pianka (moyenne des indices observés)	Histogramme (« low-high »)	Indice de Pianka, (moyenne des indices simulés)	Ecart-type (Indice simulé)
<i>Hypsugo bemaity</i>	<i>Pipistrellus raceyi</i>	0,873	0,040	0,365 - 0,422	0,056
<i>H. bemaity</i>	<i>Trienops menamena</i>	0,534			
<i>H. bemaity</i>	<i>Hipposideros commersoni</i>	0,801			
<i>Pipistrellus raceyi</i>	<i>T. menamena</i>	0,770			
<i>P. raceyi</i>	<i>H. commersoni</i>	0,872			
<i>T. menamena</i>	<i>H. commersoni</i>	0,386			

**Tableau 7.** Aperçu cumulatif de l'abondance relative et de la diversité des proies potentielles dans la forêt d'Antsahabe entre trois microhabitats et par strate. Habitat 1 : vallée avec rizières dans une zone non forestière ; habitat 2 : zone forestière, lisière et clairière et habitat 3 : vallée traversée par une rivière dans une zone non forestière. Strate 1 : mi-canopée ou entre 3 à 5 m du sol et strate 2 : au niveau du sol. ACA : Acariens ; ARA : Araignées ; COL : Collembolles ; COLE : Coléoptères ; DIP : Diptères ; HEM : Hémiptères ; HOM : Homoptères ; HYM : Hyménoptères ; LAR : larves ; LEP : Lépidoptères ; PLE : Plécoptères ; PSO : Psocoptères ; TRI : Trichoptère.

Habitat	Strate	DIP	COL	HEM	LEP	COLE	HOM	HYM	TRI	PLE	PSO	ARA	ACA	LAR	TOT
1	1	3	6	0	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	14
	2	4	1	1	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	9
2	1	36	22	4	4	4	2	0	0	1	1	0	0	0	74
	2	21	5	4	2	2	2	3	0	0	0	1	0	1	41
3	1	11	0	3	2	4	0	0	0	0	0	0	0	0	20
	2	6	9	0	3	0	1	1	0	0	0	0	1	0	21
<b>Total</b>		<b>81</b>	<b>43</b>	<b>12</b>	<b>12</b>	<b>11</b>	<b>9</b>	<b>5</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>179</b>

Par rapport à un aperçu quantitatif de la distribution horizontale des proies potentielles collectées dans cette localité, il s'avère qu'une plus grande concentration des insectes dans le type

forestier (habitat 2) a été enregistrée par rapport aux zones ouvertes (habitat 1 et habitat 3) (Figure 4). En outre, les analyses en fonction de leur répartition verticale sont significatives au niveau de la vallée



**Figure 4.** Proies potentielles les plus représentées (effectif total cumulé  $\geq 5$ ) par type d'habitat et par strate à Antsahabe. Habitat 1 (rizières) : vallée avec rizières dans une zone non forestière ; habitat 2 (forêt) : zone forestière, lisière et clairière et habitat 3 (rive) : vallée traversée par une rivière dans une zone non forestière. Strate 1 : mi-canopée ou entre 2 à 5 m du sol et strate 2 : au niveau du sol.

traversée par une rivière (habitat 3) ( $\chi^2 = 18,6$ ,  $df = 5$ ,  $P < 0,001$ ), avec notamment une plus grande abondance des Diptères et des Lépidoptères collectés au niveau du sol (strate 2) par rapport au contenu des pièges placés en hauteur (strate 1). Il n'y a pas de variation significative auprès de la vallée exploitée en rizières (habitat 1) ni dans les zones forestières (habitat 2) ( $\chi^2 = 5,8$ ,  $df = 5$ ,  $P = 0,4$  ;  $\chi^2 = 4,5$ ,  $df = 5$ ,  $P = 0,5$ ).

#### **Cas de la communauté d'arthropodes nocturnes de Kirindy**

Les pièges Malaise, installés en deux strates au sein de trois microhabitats et en deux saisons différentes ont permis de recenser 2294 arthropodes répartis en 15 ordres (Tableau 8) ainsi que leurs larves.

Les analyses sur la variation horizontale des proies potentielles y ont montré que l'abondance relative des différents groupes d'arthropodes diffère significativement entre les trois types d'habitat (habitat 1 : rivière saisonnière Kirindy, habitat 2 : piste en profondeur de forêt, habitat 3 : lisière forestière) à chaque saison avec  $\chi^2 = 130,8$ ,  $df = 30$ ,  $P < 0,001$  lors de la saison intermédiaire et  $\chi^2 = 89,6$ ,  $df = 22$ ,  $P < 0,001$  lors de la saison des pluies. Ces variations se révèlent par une diminution en diversité et en abondance d'arthropodes nocturnes au niveau de la rivière et la lisière (avec habitat 2 > habitat 3 > habitat 1, Tableau 8). Par ailleurs, la saison influe significativement sur l'abondance relative des proies

disponibles collectées dans les pièges Malaise entre ces trois microhabitats tel qu'au sein de l'habitat 1 :  $\chi^2 = 316,1$ ,  $df = 12$ ,  $P < 0,001$ , habitat 2 :  $\chi^2 = 457,8$ ,  $df = 12$ ,  $P < 0,001$  et habitat 3 :  $\chi^2 = 406,2$ ,  $df = 12$ ,  $P < 0,001$ . En général, les arthropodes sont moins abondants et moins diversifiés en pleine saison des pluies que durant la saison intermédiaire aux saisons sèche et pluvieuse.

Par rapport à la stratification, les variations de l'abondance des proies sont significatives à chaque saison auprès des trois types d'habitat (habitat 1 : rivière saisonnière Kirindy, habitat 2 : piste en profondeur de forêt, habitat 3 : lisière forestière), respectivement,  $\chi^2 = 52,3$ ,  $df = 12$ ,  $P < 0,001$  ;  $\chi^2 = 113,9$ ,  $df = 15$ ,  $P < 0,001$  ;  $\chi^2 = 37,7$ ,  $df = 12$ ,  $P < 0,001$  durant la saison intermédiaire (saison 1). Durant la saison pluvieuse (saison 2), les différences entre les strates au sein des habitats 1, 2 et 3 sont respectivement  $\chi^2 = 64,1$ ,  $df = 8$ ,  $P < 0,001$  ;  $\chi^2 = 21,0$ ,  $df = 9$ ,  $P < 0,05$  ;  $P < 0,001$  ;  $\chi^2 = 88,1$ ,  $df = 9$ ,  $P < 0,001$ . Concernant les variations saisonnières au niveau des strates, l'abondance des arthropodes présents au niveau de la mi-canopée de la rivière Kirindy (strate 1 de l'habitat 1) ne varie pas en fonction de la saison ( $\chi^2 = 11,8$ ,  $df = 9$ ,  $P = 0,2$ ). Le cas contraire est observé au niveau de chaque strate et pour chaque type d'habitat : strate 1 de l'habitat 2,  $\chi^2 = 140,2$ ,  $df = 12$ ,  $P < 0,001$  ; strate 1 de l'habitat 3,  $\chi^2 = 36,1$ ,  $df = 10$ ,  $P < 0,001$  ; strate 2 de l'habitat 1,  $\chi^2 = 292,5$ ,  $df = 11$ ,  $P < 0,001$  ; strate 2 de l'habitat 2,

**Tableau 8.** Aperçu cumulatif de l'abondance relative et de la diversité des proies potentielles dans la forêt de Kirindy entre trois microhabitats, deux strates et par saison : habitat 1 : rivière saisonnière Kirindy, habitat 2 : piste en profondeur de forêt, habitat 3 : lisière forestière ; strate 1 : mi-canopée et strate 2 : au sol ; saison 1 : fin saison sèche à début saison de pluie et saison 2 : saison des pluies. ACA : Acariens ; ARA : Araignées ; BLA : Blattes ; COL : Collemboles ; COLE : Coléoptères ; DIP : Diptères ; HEM : Hémiptères ; HOM : Homoptères ; HYM : Hyménoptères ; ISO : Isoptères ; LAR : larves ; LEP : Lépidoptères ; NEU : Neuroptères ; ORT : Orthoptères ; PSO : Psocoptères ; TRI : Trichoptères.

Habitat	Saison	Strate	COL	DIP	HOM	ACA	HYM	COLE	LEP	ORT	ARA	LAR	HEM	BLA	PSO	ISO	TRI	NEU	Total
1	1	1	9	20	25	1	13	9	4	0	2	0	1	1	0	0	0	0	85
		2	2	84	21	28	14	10	4	2	5	2	1	0	0	1	0	0	174
	2	1	5	9	2	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	19
		2	197	18	4	2	0	4	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	229
2	1	1	5	71	20	6	4	7	11	1	1	0	1	3	2	0	1	0	133
		2	81	38	46	48	13	8	7	7	2	10	1	3	0	1	0	1	266
	2	1	60	6	3	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	71
		2	476	11	17	16	0	8	7	3	1	0	2	0	0	0	0	0	541
3	1	1	0	36	16	4	1	6	5	0	1	0	0	0	1	0	0	0	70
		2	11	101	76	57	26	14	4	10	7	5	4	2	0	0	0	0	317
	2	1	7	11	2	1	3	5	1	0	0	0	4	1	0	0	0	0	35
		2	268	49	9	8	6	4	3	4	0	1	2	0	0	0	0	0	354
Total			1121	454	241	171	82	76	50	27	20	18	17	10	3	2	1	1	2294

$\chi^2 = 295,3$ ,  $df = 13$ ,  $P < 0,001$  et strate 2 de l'habitat 3,  $\chi^2 = 376,7$ ,  $df = 11$ ,  $P < 0,001$ . Les diverses fluctuations à l'origine des différences varient entre les ordres des proies collectées (Tableau 8).

### Co-occurrence des proies réellement consommées

#### Cas des proies provenant d'Antsahabe

Les analyses faites sur EcoSimPro ont permis de comparer la valeur observée de l'indice (C-score) et celle de la simulation. Ces deux indices sont relativement proches (respectivement, 1,14 et 1,15) et se rapprochent plus de 1 que de 0. Ils indiquent ainsi une faible co-occurrence. Ce qui signifie que les catégories de proies tendent à s'éparpiller à travers les différents types d'habitat. Toutefois, aucune des probabilités relatives aux deux hypothèses alternatives indiquant que les indices observés soient inférieurs ( $P = 0,6$ ) ou que ceux-ci soient supérieurs ( $P = 0,6$ ) aux valeurs attendues par rapport à une distribution due aux chances ne sont significatives. Ainsi, l'hypothèse de départ «  $H_0$  = Les espèces sont distribuées au hasard les unes par rapports aux autres » est retenue.

Néanmoins, les comparaisons deux à deux des fréquences des « checkerboard units », internes aux simulations de co-occurrence ont permis de repérer les catégories à forte désagrégation. Ce sont les Lépidoptères et les Trichoptères qui se retrouvent donc très rarement ensemble dans un même site, avec l'indice de fréquence la plus élevée équivalent à 5, suivis des Trichoptères et des

Coléoptères avec une fréquence de 4. Quant aux autres catégories de proies, elles sont distribuées au hasard mais généralement en forte co-occurrence dans les différents sites du fait du nombre de leurs « checkerboard units » moindre.

#### Cas des proies provenant de Kirindy en fin de saison sèche

La valeur observée de l'indice et celle de la simulation sont relativement proches (respectivement, 0,09 et 0,10) et tendent vers 0, indiquant ainsi un important indice de co-occurrence. Ainsi, les catégories de proies tendent à s'agréger au sein des différents types d'habitat. Toutefois, aucune des probabilités relatives aux hypothèses alternatives indiquant que les indices observés soient inférieurs ( $P = 0,8$ ) ou soient supérieurs ( $P = 1,0$ ) aux valeurs attendues par rapport à une distribution due aux chances ne sont significatives. Ainsi, l'hypothèse de départ «  $H_0$  = Les espèces sont distribuées au hasard les unes par rapports aux autres » est retenue. Néanmoins, les comparaisons deux à deux entre les fréquences des « checkerboard units » ont permis de repérer les catégories de proies qui semblent se retrouver rarement ensemble auprès d'un même site. A cet effet, la fréquence maximale équivalant à 3 se trouve entre les Blattes et les Isoptères. Il s'avère en effet que ces deux catégories n'ont pas été échantillonnées au même type d'habitat durant la fin de la saison sèche.

### **Cas des proies provenant de Kirindy en saison pluvieuse**

La valeur de l'indice observée et celle de la simulation sont relativement proche (respectivement, 0,6 et 0,7) et se rapprochent plus de 1 que de 0. Ce qui indique une co-occurrence plutôt faible. Ainsi, les catégories de proies tendent à se disperser au sein des types d'habitat. Toutefois, aucune des probabilités relatives aux hypothèses alternatives indiquant que les indices observés soient inférieurs ( $P = 0,2$ ) ou que ceux-ci soient supérieurs ( $P = 1,0$ ) aux valeurs attendues par rapport à une distribution due aux chances ne sont significatives. Ainsi, l'hypothèse de départ «  $H_0$  = les espèces sont distribuées au hasard les unes par rapports aux autres » est retenue. Néanmoins, les comparaisons deux à deux entre les fréquences des « checkerboard units », internes au test de co-occurrence permettent de repérer les catégories de proies qui se retrouvent rarement ensemble dans un même site. En effet, avec les fréquences les plus importantes variant de 3 à 4, les Coléoptères ne se retrouvent pas habituellement en co-occurrence avec les Hyménoptères et Hémiptères ; les Lépidoptères se retrouvent rarement avec les Orthoptères et Blattes. Les autres types de proies sont alors distribués au hasard et généralement en co-occurrence au sein des différents sites. Toutefois, les Diptères témoignent une grande aptitude écologique par sa présence dominante et par un nombre de « checkerboard units » nul par rapport aux autres ordres.

## **Discussion**

### **Relation entre proies potentielles, proie consommées et préférences alimentaires**

#### **Cas de la communauté d'arthropodes nocturnes d'Antsahabe**

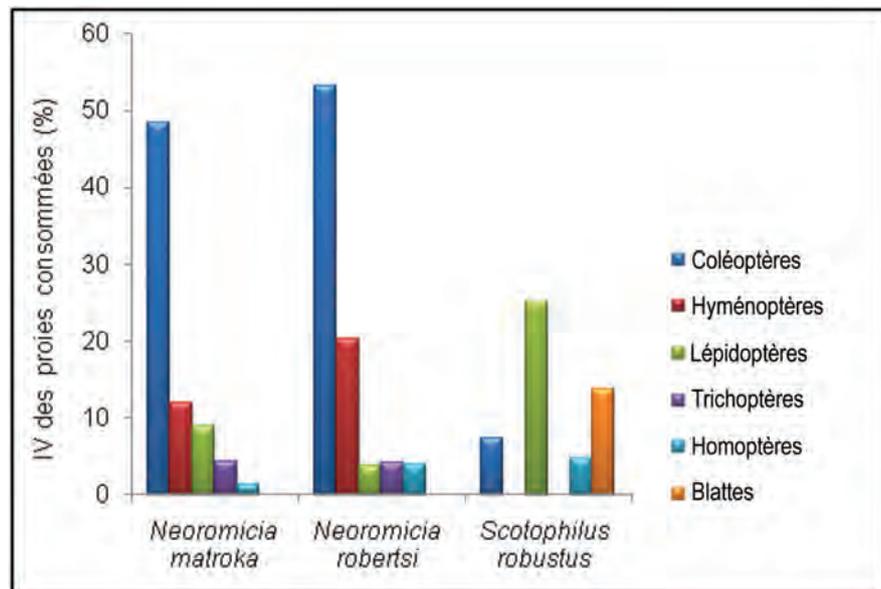
Les variations sur les proies disponibles ont été largement notées avec la prépondérance des Diptères qui constituent 45 % des échantillons collectés avec les pièges Malaise (Tableau 1). L'ordre des Collembolés est en deuxième position, atteignant les 25 % des proies potentielles échantillonnées, tandis que les Hémiptères, les Lépidoptères, les Coléoptères et les Homoptères à proportions de fréquence plus ou moins égales constituent dans leur ensemble 25 % de l'entomofaune des lieux. Les 5 % restants des proies disponibles collectées ont été réparties entre les Hyménoptères, les Trichoptères, les Plécoptères, les Psocoptères, les Araignées et

les larves. Les quatre derniers ordres ont les mêmes taux de fréquence.

Cependant, les différentes proportions des restes de proies identifiées dans les pelotes fécales des chauves-souris, indiquent clairement une préférence alimentaire des petites espèces de Vespertilioninae (*Neoromicia matroka* et *N. robertsi*) en Coléoptères, suivis des Hyménoptères et des Lépidoptères. *Scotophilus robustus* consomme principalement des Lépidoptères et des Blattes (Figure 5). Cette dernière catégorie ne figure pas parmi les échantillons d'arthropodes obtenus dans les lieux d'études. En outre, aucune observation des Diptères n'a été faite dans les pelotes fécales des chauves-souris même si comme la majorité des insectes, cet ordre est doté de partie dure facilement reconnaissable, telles les ailes, les segments des antennes ou des pattes. Les Collembolés étant spécifiquement des insectes mous, il a été difficile de détecter leurs traces dans les restes non digérées. Par ailleurs, aucun résultat ne les a encore mentionnés comme un type de proie consommée par les chauves-souris animalivores.

En outre, la majorité des Vespertilionidae provenant d'Antsahabe a été échantillonnée dans les vallées dans une zone non forestière exploitée en riziculture. Par rapport aux arthropodes collectés dans les pièges Malaise au sein de ce type de biotope, les proies réellement consommées en préférence par les chauves-souris n'y ont pas été les plus abondantes, voire souvent rares. Tel est le cas des Trichoptères, rarement échantillonnés mais figurant parmi les proies optées par les petites Vespertilioninae. Toutefois, selon les résultats d'échantillonnage par piège Malaise, tous les types d'habitat ont indiqué une forte proportion de proies potentielles non exploitées par la communauté. De ce fait, les chauves-souris animalivores du site semblent se spécialiser sur des catégories particulières. Ce résultat diffère de la tendance généraliste des chauves-souris animalivores de la région occidentale de Madagascar (Razakarivony *et al.*, 2005).

Cependant, dans le cas de la présente étude, il se pourrait que ce soit les pièges utilisés lors des échantillonnages de l'entomofaune nocturne qui aient été sélectifs. Toujours est-il que la domination des Coléoptères et des Hyménoptères dans la composition du régime alimentaire de *Neoromicia* souligne leur préférence commune à ces deux catégories si ce sont les Lépidoptères et les Blattes qui sont les plus consommées par *S. robustus*. La tendance d'éparpillement de ces types de proies malgré leur importante co-occurrence entre les



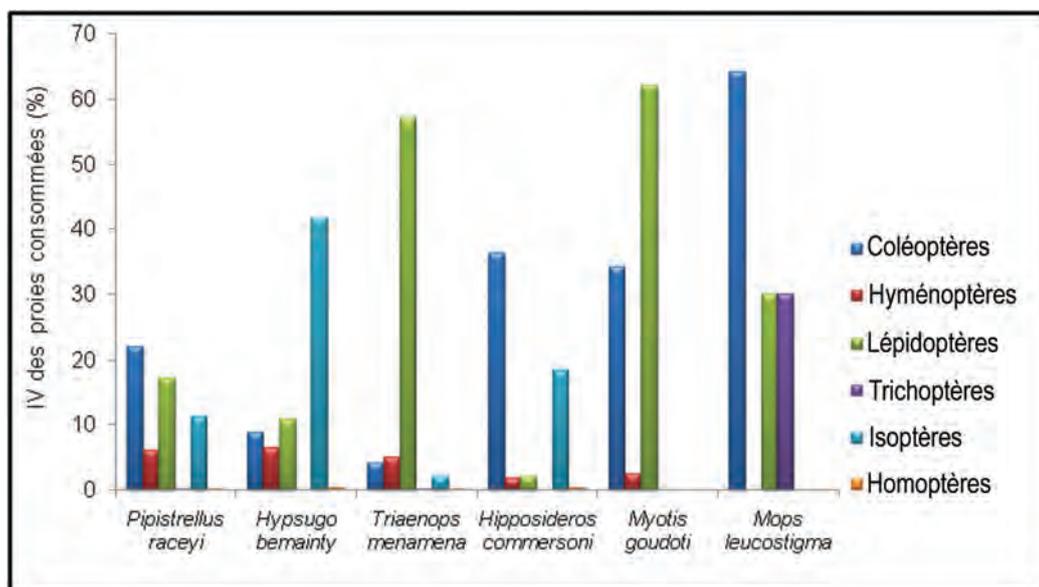
**Figure 5.** Préférence alimentaire des chauves-souris animalivores vivant en sympatrie à Antsahabe, en termes de IV tel que IV ou « Important Value » est la valeur significative selon la proportion des proies consommées et qui intègre le pourcentage de volume et de fréquence.

différents sites d'échantillonnage indique également que les chauves-souris tentent de les sélectionner parmi les proies potentielles.

#### **Cas de la communauté d'arthropodes nocturnes de Kirindy**

L'activité des chauves-souris dans la forêt de Kirindy a été principalement située le long de la rivière saisonnière qui longe la forêt (Bader *et al.*, 2015). Les proies les plus prépondérantes sur ce type

d'habitat étaient les Diptères, les Homoptères, les Hyménoptères, les Coléoptères et les Collembolés. Par rapport aux préférences des espèces de chauves-souris qui y sont sympatriques (Figure 6), il a été également noté que ce ne sont pas les proies potentielles les plus prépondérantes qui ont été les plus prisées par les chauves-souris. Toutefois, selon les analyses de co-occurrence des arthropodes utilisés par la communauté, les types de proie consommés par les chauves-souris locales sont distribués au hasard dans le site. Il existe donc une



**Figure 6.** Préférence alimentaire des espèces de chauves-souris en co-existence dans la forêt de Kirindy (CNFEREF), en termes de IV tel que IV ou « Important Value » est la valeur significative selon la proportion des proies consommées et qui intègre le pourcentage de volume et de fréquence.

grande probabilité de répartition de niches entre les espèces, non seulement alimentaire mais de zones ou de temps de chasse.

Par ailleurs, compte tenu des variations saisonnières significatives de l'abondance et de la diversité des arthropodes nocturnes dans la forêt de Kirindy et conformément aux variations saisonnières des proies consommées par les chauves-souris animalivores dans la partie occidentale de Madagascar (Razakarivony *et al.*, 2005), le régime alimentaire des chauves-souris de Kirindy fluctuerait également entre les saisons. Contrairement à une tendance de spécialisation rencontrée dans la forêt d'Antsahabe, le groupe se montre ici plus généraliste en termes de régime alimentaire. En plus, l'importance des Isoptères pour *Hypsugo bemaity* est un exemple marquant de cas opportuniste impliquant un mode alimentaire généraliste. Ceci du fait que c'est un type d'insecte à mode de vie et à présence éphémère.

### Répartition ou partage de niche entre espèces sympatriques

L'énigme de la coexistence des espèces au cours de ce travail, particulièrement dans la forêt de Kirindy, a été encore appuyée par le fait que certains membres de l'assemblage, en l'occurrence des petites espèces de Vespertilioninae sont des taxa cryptiques (Goodman *et al.*, 2015a). Bien que ces espèces présentent de grande similarité phénotypique et des chevauchements au niveau de leur paramètre morphométrique et bioécologique, aucune espèce-sœur vivant en sympatrie n'a été découverte dans les deux sites d'étude. Ainsi par rapport à leur évolution convergente au sein de leur communauté, les investigations sur leur écologie alimentaire cherchent indirectement à détecter les éventuelles variations qui vérifieraient l'hypothèse sur la limite de similarité.

Les analyses conduites à travers les signatures des isotopes stables assimilées dans les poils des chauves-souris fournissent des informations sur le régime alimentaire durant un intervalle de temps plus ou moins long (DeNiro & Epstein, 1978, 1981), tandis que celles faites sur les pelotes fécales révèlent des informations momentanées (Salvarina *et al.*, 2013). Grâce aux analyses basées sur les poils de six espèces de Vespertilionidae occupant la forêt de Kirindy, Dammhahn *et al.* (2015) ont clairement identifié une variation de niche trophique ainsi que des variations interspécifiques distinctes vis-à-vis des signatures en isotopes stables. La variation de niche trophique dans cette localité a été exprimée

à travers les différences en  $\delta^{15}\text{N}$  et en  $\delta^{13}\text{C}$ . En supposant que le taux de  $\delta^{13}\text{C}$  contenus dans les végétaux s'accroît en montant du sol à la canopée (Medina & Minchin, 1980), la variation en  $\delta^{13}\text{C}$  détectée entre les Vespertilionidae de Kirindy a été rattachée à la probabilité que la communauté montre une stratification verticale de leur microhabitat. Par rapport à la variation de  $\delta^{15}\text{N}$  relative aux différences entre les types de proies consommées, notamment en Coléoptères, ces auteurs ont clairement distingué les différences entre les petites espèces de Vespertilioninae de la localité. Ce qui est conforme aux résultats des analyses classiques de ce présent travail. En effet, le chevauchement de niche s'est révélé partiel entre ces espèces (Tableau 6, Figure 2), en outre, la variation de l'importance de divers types de proies consommées, notamment les proportions des proies préférentielles entre ces mêmes espèces confirment les différences interspécifiques (Tableau 4). Par ailleurs, la taille de niche de chaque espèce pourrait atténuer un imposant chevauchement et remédierait en même temps les effets de la compétition exclusive. La schématisation du chevauchement et de la taille de niche de la communauté de chauves-souris animalivores de Kirindy montre en effet, un certain niveau de répartition (Figure 2).

Dans la forêt d'Antsahabe, les analyses effectuées sur les signatures en isotopes stables n'ont révélé qu'un niveau trophique entre les trois espèces en sympatrie (*Neoromicia matroka*, *N. robertsi* et *Scotophilus robustus*). Ce qui semble correct par rapport à la logique que c'est une plus grande diversité systématique qui devrait impliquer une plus grande diversité écologique et inversement. L'importance du degré de chevauchement entre les deux petites espèces de Vespertilioninae est mise en évidence (Figure 3). Avec une faible variation du taux de  $^{15}\text{N}$  et de  $^{13}\text{C}$ , il a été confirmé que ces espèces d'Antsahabe exploitent les ressources contenant des isotopes stables de même provenance (Dammhahn *et al.*, 2015). Par ailleurs, les types de proies consommées par la communauté ne sont pas confinés dans une stratification nette selon les analyses de co-occurrence effectuée précédemment, alors la faible variation est bien expliquée. En plus, le lieu d'échantillonnage de la majorité des petites espèces de Vespertilioninae de la localité était une zone non forestière, mais plutôt des zones de culture notamment des rizières.

Ce type d'habitat est caractérisé par un taux élevé de  $\delta^{13}\text{C}$  à cause de la présence des plantes-C4

(Marshall *et al.*, 2007). Selon les analyses de Dammhahn *et al.* (2015), le sol que nous avons prélevé autour des zones de culture de rizières est conforme à cette caractéristique. Pourtant, les signatures de carbone stable assimilées par les chauves-souris ont été moins importantes par rapport à celles relatives au sol prélevé au sein de leur aire d'échantillonnage. Ce qui laisse croire que les chauves-souris chassent plutôt dans les zones forestières où les plantes-C3 dominent. Ce qui semble également conforme aux analyses classiques, du fait que la majorité des proies identifiées dans les pelotes fécales des chauves-souris n'étaient pas en abondance voire absente de leurs lieux de collectes. Par ailleurs, les variations des proies potentielles identifiées entre les zones forestières et non forestières à Antsahabe permettent de conclure que les chauves-souris locales ont des aires de chasse bien déterminées.

## Conclusion

A travers les analyses des restes de fragments de proies identifiées, divers indices écologiques relatifs aux estimations en proportion, en préférence ou en importance de niche alimentaire ainsi qu'en chevauchement ont révélé des variations entre la communauté de chauves-souris animalivores de Kirindy (forêt sèche) et d'Anjozorobe (forêt humide). En outre, les petites espèces de Vespertilioninae des deux localités exploitent des ressources alimentaires relativement similaires mais à une certaine différence en proportion quantitative. Ce fait est ici reporté à une tendance préférentielle à des catégories particulières, notamment pour un régime majoritairement animalivore et principalement axé sur les Coléoptères, les Hyménoptères et les Lépidoptères ou les Trichoptères. En outre, que ce soit en forêt humide ou en forêt sèche, ces espèces ne révèlent pas un degré de spécialisation vraiment importante.

A Kirindy, la diminution de l'activité des chauves-souris le long de la rivière durant la saison pluvieuse permet de croire à une éventuelle variation de leur régime alimentaire entre la saison humide et la saison sèche. En effet, les proies potentielles au sein de divers types d'habitat de la forêt ont également montré des fluctuations saisonnières importantes. C'est un phénomène à double effet car il aurait pu conditionner les tendances à la généralisation du régime alimentaire des chauves-souris de la localité, tout comme il aurait pu entraîner le déplacement

des chauves-souris vers un autre site à ressources alimentaires plus propices.

A Antsahabe, une certaine tendance de spécialisation du régime alimentaire des espèces en sympatrie a été enregistrée. Suite à ces différences de comportement alimentaire entre les deux localités, il est clair que les deux communautés interagissent différemment selon les ressources disponibles (alimentaires, spatiales, etc.). Au final, les cas de chevauchement partiel apparent ont conduit la communauté de chauves-souris animalivores de Kirindy à se répartir au sein d'une niche alimentaire tandis que celle d'Antsahabe se partage leur niche.

## Remerciements

Nous remercions vivement le Ministère des Forêts et de l'Environnement pour l'octroi des permis de recherches durant cette étude. Nous sommes également reconnaissants aux collègues de l'ONG « Fanamby », au directeur de Kirindy (CNFEREF) et au Département de Biologie Animale de l'Université d'Antananarivo pour leurs avis favorables à l'accomplissement de ce projet ainsi que pour leur soutien dans les démarches administratives. Nous ne saurions taire l'aide sur terrain de Beza Ramasindrazana, Lovei Gabor et les participants au « Tropical Biology Association » (TBA) 2012 à Kirindy (CNFEREF), aussi bien que l'accueil de l'équipe de « California Academy of Science », Tsimbazaza, Antananarivo durant les identifications des échantillons de proies potentielles au sein de leur laboratoire. Cette étude a été financée par le « Field Museum of Natural History » via une bourse de la Fondation IDP. Pour leurs commentaires sur une version précédente de ce manuscrit, nous remercions Anya Cockle-Bétian et un rapporteur anonyme.

## Références bibliographiques

- Abdi, H. & Williams, L. J. 2010.** Jackknife. In *Encyclopedia of research design*, ed. N. Salkind, SAGE Publications, Inc., Thousand Oaks, California: doi: <http://dx.doi.org/10.4135/9781412961288>.
- 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.
- Bader, E., Acácio, M. & Monadjem, A. 2015.** The importance of water bodies for insectivorous bats in a Malagasy dry deciduous forest: A case example from Kirindy (CNFEREF). *Malagasy Nature*, 9: 88-96.

- Borror, D. J., Triplehorn, C. A. & Johnson, N. F. 1989.** *An introduction to the study of insects*, 6th edition. Harcourt Brace College, Orlando.
- Burnham, K. P. & Overton, W. S. 1979.** Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology*, 60: 927–936.
- Colwell, R. K. & Futuyma, D. J. 1971.** On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52: 567–576.
- Cornet, A. 1974.** *Essai de cartographie bioclimatique à Madagascar*. ORSTOM, Paris.
- Cooper, R. L. & Skinner, J. D. 1978.** Importance of termites in the diet of the aardwolf *Proteles cristatus* in South Africa. *South African Journal of Zoology*, 14: 5–8.
- Dammhahn, M. & Goodman, S. M. 2014.** Trophic niche differentiation and microhabitat utilization revealed by stable isotope analyses in a Malagasy dry forest bat community. *Journal of Tropical Ecology*, 30: 97–109.
- Dammhahn, M., Rakotondramanana, C. F. & Goodman, S. M. 2015.** Coexistence of morphologically similar bats (Vespertilionidae) on Madagascar: Stable isotopes reveal fine-grained niche differentiation among cryptic species. *Journal of Tropical Ecology*, 31: 153–164.
- Deniro, M. J. & Epstein, S. 1978.** Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42: 495–506.
- Deniro, M. J. & Epstein, S. 1981.** Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 45: 341–351.
- Diamond, J. M. 1975.** Assembly of species communities. In *Ecology and evolution of communities*, eds. M. Cody & J. M. Diamond, pp. 342–444. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts.
- Dolédec, S., Olivier, J. M. & Statzner, B. 2000.** Accurate description of the abundance of taxa and their biological traits in stream invertebrate communities: Effects of taxonomic and spatial resolution. *Archiv für Hydrobiologie*, 148: 25–43.
- Dormann, C. F., Fründ, J., Blüthgen, N. & Gruber, B. 2009.** Indices, graphs and null models: Analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2: 7–24.
- Entsminger, G. L. 2014.** *EcoSim Professional: Null modeling software for ecologists, Version 1*. Acquired Intelligence Inc., Kesey-Bear, & Pinyon Publishing. Montrose, Colorado. <http://www.garyentsminger.com/ecosim/index.htm>
- Ganzhorn, J. U. & Sorg, J.-P. (eds.). 1996.** Ecology and economy of a tropical dry forest in Madagascar. *Primate Report*, 46-1: 1–382.
- Goodman, S. M. 2011.** *Les chauves-souris de Madagascar*. Association Vahatra, Antananarivo.
- Goodman, S. M., Wilmé, L. & Raselimanana, A. P. (eds.). 2007.** Inventaires de la faune et de la flore du couloir forestier d'Anjozorobe – Angavo. Centre d'Information et de Documentation Scientifique et Technique, Antananarivo, *Recherches pour le Développement, Série Sciences biologiques*, 24: 1–217.
- 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., Taylor, P. J., Ratrimomanarivo, F. & Hooper, S. 2012a.** The genus *Neoromicia* (Family Vespertilionidae) in Madagascar, with the description of a new species. *Zootaxa*, 3250: 1–25.
- Goodman, S. M., Puechmaile, S. J., Weyeneth, N. F., Gerlach, J., Ruedi, M., Corrie, M. S., Stanley, W. T. & Teeling, E. C. 2012b.** Phylogeny of the Emballonurini (Emballonuridae) with descriptions of a new genus and species from Madagascar. *Journal of Mammalogy*, 93: 1440–1455.
- Goodman, S. M., Rakotondramanana, C. F., Ramasindrazana, B., Monadjem, A., Schoeman, M. C., Taylor, A. C., Naughton, K. & Appleton, B. 2015a.** An integrative approach to characterize Malagasy bats of the subfamily Vespertilioninae Gray, 1821, with the description of a new species of *Hypsugo*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 173: 988–1018.
- Goodman, S. M., Ramasindrazana, B., Naughton, K. M. & Appleton, B. 2015b.** Description of a new species of the *Miniopterus aelleni* group (Chiroptera: Miniopteridae) from upland areas of central and northern Madagascar. *Zootaxa*, 3936: 536–558.
- Gotelli, N. J. & Graves, G. R. 1996.** *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Hurlbert, S. H. 1978.** The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, 59: 67–77.
- Hutchinson, G. E. 1957.** Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415–427.
- Krebs, C. J. 2014.** *Ecological methodology*. 3<sup>rd</sup> edition, in preparation with online text. Available from: <http://www.zoology.ubc.ca/~krebs/books.html>
- 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.
- Levins, R. 1968.** *Evolution in changing environments*. Princeton University Press, Princeton.
- MacAleece, N., Gage, J. D. G., Lamshead, P. J. D. & Paterson, G. L. J. 1997.** BioDiversity Professional statistics analysis software. Scottish Association for Marine Science and The Natural History Museum London. Available from: <http://www.sams.ac.uk>
- Marshall, J. D., Brooks, R. & Lajtha, K. 2007.** Sources of variation in the stable isotopic composition of plants. In *Stable isotopes in ecology and environmental science*, eds. R. Michener & K. Lajtha, pp. 22–60. Blackwell Publishing, Malden, Massachusetts.
- Medina, E. & Minchin, P. 1980.** Stratification of  $\delta^{13}\text{C}$  values of leaves in Amazonian rain forests. *Oecologia*, 45: 377–378.
- Mulungu, L. S., Massawe, A. W., Kennis, J., Crauwels, D., Eiseb, S., Mahlaba, T. A., Monadjem, A., Makundi, R. H., Katakweba, A. A. S., Leirs, H. & Belmain, S. R. 2011.** Differences in diet between two rodent species,

- Mastomys natalensis* and *Gerbilliscus vicinus*, in fallow land habitats in central Tanzania. *African Zoology*, 46: 387–392.
- Norse, E. A. 1993.** *Global marine biological diversity: A strategy for building conservation into decision making.* Island Press, Washington, D.C.
- Petchey, O. L. & Gaston, K. J. 2002.** Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5: 402–411.
- Petchey, O. L. & Gaston, K. J. 2006.** Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9: 741–758.
- R Core Team. 2014.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- 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.
- Rakotondramanana, C. F. & Goodman, S. M. 2011.** Inventaire de chauves-souris dans la concession forestière de Kirindy CNFEREF, Morondava, Madagascar. *Malagasy Nature*, 5: 109–120.
- 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.
- Razakarivony, V., Rajemison, B. & Goodman, S. M. 2005.** The diet of Malagasy Microchiroptera based on stomach contents. *Mammalian Biology*, 70: 312–316.
- Ridley, M. 2004.** *Evolution*, 2<sup>nd</sup> edition. Blackwell Science, Malden.
- Salvarina, I., Yohannes, E., Siemers, B. M. & Koselj, K. 2013.** Advantages of using fecal samples for stable isotope analysis in bats: Evidence from a triple isotopic experiment. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 27: 1945–1953.
- Shiel, C., McAney, C., Sullivan, C. & Fairley, J. 1997.** *Identification of arthropod fragments in bat droppings.* The Mammal Society, London.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1981.** *Biometry.* Freeman, New York.
- Stone, L. & Roberts, A. 1992.** Competitive exclusion, or species aggregation? An aid in deciding. *Oecologia*, 91: 419–424.
- 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., 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*, 2<sup>nd</sup> edition, eds. T. H. Kunz & S. Parsons, pp. 567–592. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.