Étude des microchiroptères de Mayotte Inventaire des espèces, identification acoustique et utilisation de l'habitat

Par **Michel BARATAUD¹** (michel.barataud1@orange.fr) **Grégory BEUNEUX**¹ (chauves.souris.corse@free.fr) Marion CHALBOS¹ (marion.chalbos@yahoo.fr) Jean-François DESMET¹ (jfdesmet@wanadoo.fr) **Sylvie GIOSA**¹ (sylviemariegiosa@gmail.com)

Avec la collaboration de :

Stéphane AUGROS² (stephane augros@hotmail.com) Sarah FOURASTE¹ (sarah.fouraste@wanadoo.fr) Gildas MONNIER¹ (g.monnier29@gmail.com)

¹ SEEPM

² FCOMED Océan Indien



Résumé

Les microchiroptères de l'île de Mayotte (archipel des Comores) ont fait l'objet d'inventaires principalement basés sur la collecte d'individus capturés au gîte et au filet, avec une description taxinomique basée sur la morphologie (caractères externes et crâniens) et la génétique (ADN mitochondrial). Aucune information n'a été collectée sur leurs émissions acoustiques et leurs comportements et habitats de chasse. Une mission d'études, incluant recherche de gîtes, capture au filet et 157 heures d'écoutes sur 26 sites, s'est déroulée entre le 29 octobre et le 18 novembre 2015, afin de tenter de pallier ces lacunes. Taphozous mauritianus a été contacté acoustiquement sur quatre sites ; un gîte a été trouvé. Chaerephon pusillus a été contacté acoustiquement sur 26 sites ; 15 gîtes ont été contrôlés ou découverts ; 480 individus ont été capturés (puis relâchés sur place) pour études biométrique, génétique et enregistrement des émissions sonar dans des conditions naturelles de vol. Parmi les individus de





Chaerephon capturés, 44 présentaient une tache blanche ventrale d'étendue variable, l'un deux se rapprochant du morphotype de Chaerephon leucogaster ; des biopsies alaires pratiquées sur 83 individus pour des analyses génétiques permettront de préciser leur taxonomie. Un type acoustique sur 20-23 kHz accompagné de signaux multiharmoniques très particuliers, démarqué de celui des deux Chaerephon, reste à identifier ; il pourrait correspondre aux émissions d'un Molossidé, peut-être Mops leucostigma, non encore noté sur Mayotte mais présent dans les îles voisines. Aucun contact acoustique n'a pu être rapproché de taxons appartenant aux genres Myotis ou Miniopterus, pourtant présents sur l'île d'Anjouan proche de 70 km.

Mots clés : *Chaerephon* spp. ; écologie acoustique ; type acoustique inconnu ; signaux multiharmoniques.

1. Introduction

L'île de Mayotte est située à l'est de l'archipel des Comores, à environ 320 km au nord-ouest de Madagascar. Elle est caractérisée par une faible superficie (314 km²), un relief peu accentué (culminant à 660 m au Mont Bénara), et une présence humaine forte (les chiffres officieux donnent plus de 350000 habitants) à l'origine de perturbations dans les habitats originels (**Fig.** 1). Les milieux forestiers naturels couvrent environ 3 % de la superficie terrestre de Mayotte en 2013 : fortes pentes, crêtes, sommets, mangroves (UICN FRANCE 2013).

Sa faune chiroptérologique (seuls mammifères indigènes) comprend une espèce de mégachiroptère (*Pteropus seychellensis* ssp. *comorensis* Nicoll, 1908) présent dans tous les types d'habitats.

68

Les microchiroptères connus sur l'île avant cette mission sont :

• Taphozous mauritianus E. Geoffroy, 1818 ; famille des Emballonuridés ; présent en Afrique australe, aux Seychelles et aux Mascareignes ; dans les Comores il est noté uniquement à Mayotte sous forme d'un crâne trouvé dans une pelote d'Effraie des clochers Tyto alba (LOUETTE, 2004) ; plus récemment en 2014, un individu vivant a été capturé à Cavani par Erwan Lagadec (com. pers.) et des signaux sonar ont été récoltés par Stéphane Augros (com. pers.) sur plusieurs sites : l'Abattoir, Pamandzi, M'Tsapéré et Hajangua ;

• Chaerephon pusillus Miller, 1902 ; famille des Molossidés ; proche de Chaerephon pumilus présent en Afrique australe (JACOBS et al. 2004) et à Madagascar (TAYLOR et al. 2009), il est décrit comme endémique des quatre îles des Comores et de deux îles des Seychelles occidentales (Aldabra et Amirantes) sur la base d'études génétiques sur l'ADN mitochondrial (GOODMAN & RATRIMOMANARIVO 2007 ; GOODMAN et al. 2010) ;

 Chaerephon leucogaster A. Grandidier, 1869, est niché dans un complexe paraphylétique d'espèces se rapportant à C. pumilus ; il occupe une partie de l'Afrique sub Saharienne, il est présent à Madagascar et noté sur Mayotte (huit femelles et deux mâles capturés en février-mars 2007 à Poroani et Coconi par Steve Goodman) à l'exclusion de toute autre île des Comores et des Seychelles. On note chez les individus de cette espèce des variations morphologiques entre des localités différant notamment par leur climat, sans différences génétiques (AD-Nmt) significatives (RATRIMOMANARIVO et al. 2009; GOODMAN et al. 2010).

Les microchiroptères présents dans les Comores sont issus de pionniers partis de Madagascar (GOODMAN *et al.* 2010).

Mayotte étant la plus proche de cette source de colonisation, on pourrait s'attendre à ce que la diversité spécifique diminue avec la distance. Si La Grande Comore et Mohéli, avec seulement deux espèces, sont en effet plus pauvres, Anjouan est plus riche que Mayotte avec cinq espèces : outre Chaerephon pusillus, cette île abrite un autre Molossidé, Mops leucostigma (G. M. Allen, 1918) présent aussi à Mohéli, un Vespertilionidé endémique Myotis anjouanensis Dorst, 1960 et deux Miniopteridés Miniopterus griveaudi Harrison, 1959 (présent aussi à La Grande Comore) et M. aelleni Goodman, Weyeneth, and Ruedi, 2009.

Les précédents travaux sur les microchiroptères de Mayotte sont issus de deux missions réalisées du 27 février au 01 mars 2007 (GOODMAN *et al.* 2010) et du 26 novembre au 11 décembre 2014 (RAMASIN-DRAZANA *et al.* 2015 ; CRVOI, non publié) ; la méthodologie utilisée (capture au filet ou à la main d'individus principalement en gîtes anthropiques) a permis la récolte de spécimens ou de biopsies alaires, et de mesures biométriques crâniennes et externes.

A l'initiative de la DEAL de Mayotte, en partenariat avec la Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, une mission d'étude a été menée entre le 29 octobre et le 18 novembre 2015. Les objectifs de cette mission étaient les suivants :

1. réaliser des enregistrements des espèces connues dans toutes les situations naturelles de vol pour établir une clé acoustique fonctionnelle. Les moyens pour y parvenir impliquent l'identification préalable certaine des individus enregistrés (capture au filet sur terrains de chasse ou en sortie de gîte, puis relâcher sur place après prises de mesures, de biopsies alaires et marquage temporaire luminescent) ; un effort particulier est porté sur les deux espèces jumelles du genre *Chaerephon*, afin de vérifier l'hypothèse d'une différenciation de niche acoustique en lien avec une différenciation de niche écologique (évitement de la compétition entre deux espèces proches sympatriques) ;

2. initier une phase d'inventaires grâce aux éléments de diagnose acoustique ressortant des premières analyses des enregistrements, visant à :

a. préciser, pour les trois espèces connues (Chaerephon pusillus, C. leucogaster, Taphozous mauritianus), leur répartition et leurs niveaux d'activité de chasse dans les différents habitats ;

b. vérifier si d'autres taxons nouveaux pour l'île sont présents (en lien notamment avec la présence sur Anjouan, éloignée de 70 km, de quatre autres espèces : Mops leucostigma, Myotis anjouanensis, Miniopterus aelleni et Miniopterus griveaudi) ;

3. proposer des séances de formation (théorique et pratique) pour les agents gestionnaires de milieux naturels aux techniques acoustiques et de capture au filet.

2. Matériel et méthode

Les microchiroptères de Mayotte bénéficiant d'un statut de protection réglementaire, les quatre personnes de la mission réalisant les opérations de capture en gîte ou au filet ont obtenu une autorisation délivrée par la préfecture de Mayotte (arrêté n° 2/09DEAL/SEPR/2015 du 22 octobre 2015).

2.1. Recherche de gîtes

Une liste de quelques gîtes déjà répertoriés grâce à des prospections réalisées en 2014 par le CRVOI (Lagadec, com. pers.) a été mise à profit les trois premières soirées, afin de récupérer rapidement une première série d'enregistrements au relâcher d'individus formellement identifiés. Puis, suite à nos propres enquêtes sur le terrain, d'autres gîtes nous ont été signalés et ont été visités (Tableau 1). Leur répartition couvre une bonne part de Grande Terre (Fig. 2).



Figure 2. Localisation des gîtes visités entre le 29 octobre et le 11 novembre 2015, sur fond cartographique 1/25000e de l'IGN.

Tableau 1.

Caliendrier des prospections de gîtes à microchiroptères durant la mission 2015 ; les espèces en orangé n'ont pas été retrouvées lors de la mission.

Date	Commune	Site	Type gîte	Descriptif	Espèces	Source
29/10/2015	Mamoudzou	La Palmeraie (Tsoundzou 2)	Bâtiment	avant-dernier immeuble Le Giroflier II ; accès bouchés, colonie absente	C. pusillus	Erwan Lagadec (com. pers.)
30/10/2015 02/11/2015	Ouangani	Coconi ; SRF	Bâtiment	locaux du Service des Ressources Forestières du Conseil départemental ; faux plafond cuisine	C. pusillus; C.leucogaster	Erwan Lagadec (com. pers.)
31/10/2015	Sada	école (ancienne) du carrefour de Chiconi	Bâtiment	Ancienne école carrefour de Chiconi, bâtiment au fond à droite	C. pusillus	Erwan Lagadec (com. pers.)
01/11/2015	Tsingoni	cocotier Com- bani	Arbre	centre Combani ; cocotier derrière le Kebab, à l'intersection de deux rues	T. mauritianus	SFEPM 2015
04/11/2015	Koungou	usine Longoni	Bâtiment	Zone industrielle de Longoni ; petits entrepôts de l'usine d'embouteillage (eau et Coca-Cola)	C. pusillus	SFEPM 2015
04/11/2015	Dembeni	école de Dem- beni	Bâtiment	Ecole primaire ; salle 1 ; bardage bois à l'intérieur de la classe	C. pusillus	SFEPM 2015
04/11/2015	Bandraboua	retenue collinaire de Dzoumonyé	Arbre	tronc cocotier cassé sur talus en bord de talweg	C. pusillus	SFEPM 2015
05/11/2015	Ouangani	Coconi ; ONF	Bâtiment	pignon et toitures terrasse des locaux de l'ONF	C. pusillus; C.cf leucogaster	SFEPM 2015
05/11/2015	Tsingoni	Miréréni ; BNOI	Bâtiment	locaux de la BNOI de Mayotte	C. pusillus	SFEPM 2015
05/11/2015	Chirongui	école de Poroani	Bâtiment	Ecole primaire ; accès bouchés, colonie absente	C. pusillus; C.leucogaster	Steve Good- man (2010)
07/11/2015	Ouangani	Coconi ; 19 rue des Vetyvers	Bâtiment	bardage pignon	C. pusillus	SFEPM 2015
07/11/2015	Ouangani	Coconi ; 22 rue des Vetyvers	Bâtiment	bardage pignon	C. pusillus	SFEPM 2015
10/11/2015	Bandrele	Baobab de la plage Musicale	Arbre	caries dans branches maîtresses	C. pusillus	G. Monnier (com. pers.)
10/11/2015	Bandrele	école de Dapani	Bâtiment	école élémentaire ; bardages et arasements salles de classes	C. pusillus	SFEPM 2015
11/11/2015	Bandrele	maison de M. Fonté ; Bandrele	Bâtiment	maison rouge sortie sud face pharmacie ; sous toiture	C. pusillus	SFEPM 2015

2.2. Capture au filet

Lors de chacune des 20 soirées/nuits de la mission 2015, des dispositifs de capture au filet ont été mis en œuvre par une à trois équipes de chercheurs sur 25 sites au total. (Tableau 2, Fig. 3). Après un repérage préalable sur le terrain durant la journée et la sélection des localités *a priori* favorables à l'installation des filets et à la capture d'animaux, les filets (mono ou pluri-filaments) étaient tendus entre des perches télescopiques.

Tableau 2.

Calendrier des soirées de captures réalisées au cours de la mission 2015 : pression de capture et nombre d'individus du genre *Chaerephon* capturés par sexe.

Date	Site	Habitat	Surface filets (m²)	N. mâles	N. femelles	N. total individus
28/10/2015	Bandrélé ; Musicale Plage	littoral	117	11	16	27
29/10/2015	Tsoundzou II ; Giroflier	synanthropique	174	0	0	0
30/10/2015	Coconi ; locaux SRF	synanthropique	259	11	0	11
31/10/2015	Carrefour Chiconi ; ancienne école	synanthropique	96	6	12	18
31/10/2015	Carrefour Chiconi ; embou- chure MRO Oua Coconi	rivière urbaine	90	0	0	0
01/11/2015	Combani ; rivière Ourovéni	rivière boisée	74	0	0	0
02/11/2015	Coconi ; locaux SRF	synanthropique	205	3	9	12
03/11/2015	Forêt du Mt Bénara versant nord ; clairière	forêt subnaturelle	96	0	0	0
03/11/2015	Forêt du Mt Bénara versant nord ; fin piste	forêt subnaturelle	148	0	0	0
04/11/2015	Retenue Dzoumonié ; embouchure de Massoulaha	plan d'eau	127	0	0	0
04/11/2015	Retenue Dzoumonié ; radier point coté 60 Bandram	plan d'eau	96	0	0	0
04/11/2015	Retenue Dzoumonié ; Gué Mroo Oua Tanabé	rivière	60	0	0	0
05/11/2015	Combani ; retenue	plan d'eau	105	5	6	11
05/11/2015	Miréréni ; Brigade Nature	synanthropique	32	3	12	15
05/11/2015	Coconi ; locaux ONF	synanthropique	125	9	22	31
06/11/2015	Forêt de Sohoa	forêt subnaturelle	252	0	0	0
07/11/2015	Coconi ; rue Vetyvers	synanthropique	119	7	8	15
08/11/2015	Baie de Bouéni ; canal mangrove	littoral	120	0	0	0
08/11/2015	Baie de Bouéni ; arrière-mangrove	littoral	209	0	0	0
09/11/2015	Riviere-kwale-1	rivière boisée	222	0	0	0
10/11/2015	Mont Choungui ; sommet	fourré sommital	135	4	0	4
11/11/2015	Bandrélé ; maison Fonté	synanthropique	120	29	28	57
12/11/2015	Dapani ; école primaire	synanthropique	120	24	57	81
13/11/2015	Mont Combani ; sommet	forêt sommitale	176	0	0	0
14/11/2015	Sohoa ; plage	littoral	187	0	0	0
15/11/2015	Coconi ; locaux ONF	synanthropique	262	60	138	198
16/11/2015	Moya ; crête	fourré sommital	240	0	0	0
TOTAL	25		3966	172	308	480



Figure 3. Localisation des sites de capture entre le 29 octobre et le 16 novembre 2015, sur fond cartographique 1/25000e de l'ICN.

Les localités retenues sur le terrain correspondaient à des lisières, pistes ou allées forestières, clairières, étendues ou cours d'eau, gués, plages en bordures de boisements, mangroves, crêtes d'altitude, proximités de bâtiments occupés par des chauves-souris ou susceptibles de l'être... Selon la configuration du site, les filets étaient tendus en simple ou double hauteur, c'est-à-dire sur 2,5 m à 5 m de hauteur.

Les nappes de filets déployées ont totalisé des surfaces allant de 74 à 329 m² par soirée/nuit (total de 3966 m² pour l'ensemble de la mission).

Les dispositifs devaient être en place vers 18h00-18h15 afin d'être activés, le plus souvent, du crépuscule jusqu'à 3 heures après le coucher du soleil.

Une veille permanente était assurée au pied des filets afin de procéder au démaillage rapide des animaux capturés. Ceuxci étaient ensuite conditionnés dans des poches de tissus avant de procéder sur place à leur examen consistant à la détermination fine de l'espèce, leur sexage, leur état physiologique, leur biométrie et éventuellement à leur marquage léger et/ ou à une biopsie.

Les animaux étaient ensuite libérés rapidement sur le site de capture.

Remarque quant à l'efficacité de la technique de capture aux filets lors de l'étude chiroptères de Mayotte en 2015 :

Cette technique, qui est très classiquement employée pour l'étude des peuplements de chiroptères, compte parmi les méthodes efficaces de capture lorsqu'un minimum de préconisations est respecté.

La pression de capture exercée durant toute la mission a été relativement importante ; l'exhaustivité des types d'habitats étudiés (Fig. 4) ainsi que la diversité altitudinale des milieux prospectés (Fig. 5) permettent d'apprécier l'intérêt chiroptérologique de l'île.

Or, comme le montre le **Tableau 2**, les soirées/nuits de captures tentées « en milieu naturel » se sont assez souvent soldées par des bredouilles malgré les efforts consentis, le nombre de filets, l'attention portée à leur mise en place...

Ce sont essentiellement les captures tentées en sortie de gîtes (bâtiments ou cavités d'arbre), à proximité de colonies découvertes ou connues auparavant, qui se sont avérées efficaces.

Concernant la plupart des autres milieux naturels supposés hautement favorables à l'activité des microchiroptères (rivière, allée forestière, sous-bois, clairière, crête, plan d'eau...), le succès de capture à l'aide de filets est demeuré nul durant toute la mission.

La raison tient probablement au fait que les espèces principalement représentées à Mayotte, telles que les *Chaerephon* sp. ou

73



Figure 4. Nombre de sites de capture par type de milieu.



le Taphien, sont des espèces de haut vol, donc se déplaçant dans l'espace aérien dégagé, suffisamment haut au-dessus de la végétation arborescente, et donc peu concernées par des dispositifs de capture installés à moins de six mètres au-dessus du sol.

D'autres genres, dont la présence pouvait être suspectée, et donc potentiellement visés par cette étude (*Myotis*, *Miniopterus*), étaient susceptibles d'être capturés en diverses localités de poses de filets dans des milieux fermés ou semi-ouverts. L'absence de ces taxons au sein des tableaux synthétiques des captures réalisées est probablement à relier à leur absence, sinon leur grande rareté, à Mayotte. Cette hypothèse est en accord avec les résultats obtenus dans le cadre de cette mission par la méthode acoustique mise en œuvre sur les mêmes secteurs.

Des captures au filet de C. pusillus en

« zones semi-naturelles » ont toutefois été réalisées, d'une part en bordure de la retenue d'eau de Combani (en profitant d'un ponton avançant vers le large à quelques mètres au-dessus de l'eau) ainsi que sur la crête sommitale relativement dégagée du Mont Choungui. La réalisation de ces quelques captures de ce molossidé a certainement été favorisée en partie grâce à la présence opportune d'insectes-proies évoluant à relative faible hauteur dans l'espace dégagé au voisinage des filets tendus. On remarquera également la très grande attractivité exercée sur les individus proches par un animal capturé et émettant des cris audibles lors de la phase de démaillage ; ce phénomène connu chez d'autres espèces engendre très souvent une forte augmentation de l'efficience des captures.

Récolte d'information sur les individus capturés :

Pour chaque individu capturé, nous avons procédé à un diagnostic biométrique consistant à différentes prises de mesures : avant-bras, tibia (à l'aide d'un pied à coulisse) ; 3e et 5e doigt (au réglet à butée) ; poids (aux pesons dynamométrique et électronique). Un examen de l'état physiologique est venu compléter le diagnostic (présence d'ectoparasites, état sexuel...). Une attention particulière a été portée sur la forme de l'antitragus à la base de l'oreille et sur la présence de taches blanches sur la face ventrale des animaux (critères de diagnose morphologique entre C. pusillus et C. leucogaster signalés par GOODMAN et al. 2010). Une biopsie (diamètre 2 mm) sur chaque aile était effectuée sur un échantillon d'individus ; les biopsies étaient stockées individuellement dans des tubes Eppendörf identifiés par un code et remplis de billes de silica-gel.

Les relevés biométriques de l'avant-bras (AB), du 3e doigt (D3), du 5e doigt (D5) et du poids (P) effectués (LEBOULENGER et *al.*, 1990) ont permis des calculs de morphologie alaire (BLOOD & MC FARLANE, 1988) pour une comparaison avec d'autres espèces dont l'écologie est connue ; les formules de calculs sont les suivantes : indice alaire [(AB+D3)/D5] ; surface alaire en mm² [(ABxD5)+(D3xD5)/2]x2 ; charge alaire en kg/m² [(poids/surface alaire)x1000].

2.3. Détection et analyses acoustiques

La méthode utilisée dans cette étude s'inspire d'un programme sur l'identification acoustique des chiroptères, mené depuis 1988 en Europe (BARATAUD 1996, 2002a, 2012) et appliqué depuis 2006 en Guyane (BARATAUD *et al.* 2013), aux Antilles françaises (BARATAUD & GIOSA 2013a, 2014 ; BA-RATAUD *et al.* 2014b, 2015) et à La Réunion (BARATAUD & GIOSA 2013b ; BARATAUD *et al.* 2012, 2014a).

Trois modes opératoires acoustiques ont été appliqués :

1. le mode de veille : les observateurs, en écoute active permanente sur toute la bande de fréquences, notent les types acoustiques présents et effectuent « en aveugle » des enregistrements des séquences atypiques ou représentatives d'un taxon et/ou d'un comportement ; par ailleurs, des enregistreurs automatiques (écoute passive) ont été disposés sur deux sites (retenues collinaires de Combani et Dzoumonyé) ;

2. le mode d'enregistrement après relâcher : les individus sont capturés identification certaine une pour (critères morphologiques, analyses ADN), équipés le cas échéant de luminescentes capsules (BARATAUD 1992) si les conditions sont favorables (bon état de l'individu, absence de lumières artificielles parasites), puis sont relâchés sur le site de capture ou à proximité immédiate (pour privilégier un environnement de vol adéquat à

des enregistrements optimaux) ; leurs émissions sonar sont enregistrées le plus longtemps possible par plusieurs observateurs placés à différents endroits ;

3. le mode de relevés quantitatifs de l'activité : les contacts acoustiques (unité = occurrence de signaux d'un individu par tranches de 5 secondes) sont comptabilisés pour chaque taxon, avec un certain nombre de variables sur l'habitat et le comportement (chasse, transit, social) ; les indices d'activité (exprimés en nombre de contacts par heure) sont ensuite comparés entre habitats et/ou taxons.

L'ensemble de ces activités d'écoute lors de la présente étude (Tableau 3, Fig. 6) couvre 160 h d'écoute réparties sur 26 sites contenant 64 stations pour l'écoute active (détecteurs manuels) et 3 h pour l'écoute passive (enregistreurs automatiques).



Localisation des points d'écoute au détecteur réalisés entre le 29 octobre et le 16 novembre 2015, sur fond cartographique 1/25000e de l'IGN.

Vue du littoral depuis Sohoa.



Tableau 3.Calendrier des soirées d'écoute au détecteur d'ultrasons sur les 26 sites inventoriés.

Date	Sites	N. observateurs acoustiques	Temps d'écoute cumulé (h)	Type de détection	Taxons contactés
29/10/2015	Immeuble Giroflier II, La palmeraie, Tsoundzou II	4	8	veille	Chaerephon sp. ; type QFC 20-23
30/10/2015	Coconi, locaux scierie SRF du Conseil Départemental	4	12	veille, enregistrements au relâcher	Chaerephon pusillus
31/10/2015	Mangajou, carrefour de Chiconi, ancienne école primaire	5	2	veille	Chaerephon pusillus
51710/2013	Mangajou, carrefour de Chiconi, bord rivière	2	2	veille	Chaerephon sp.
	retenue collinaire de Combani	2	2	veille	Chaerephon sp. ; type QFC 20-23
01/11/2015	palmier et stade de Combani	4	2	veille, enregistrements au relâcher	Chaerephon sp. ; Taphozous mauritianus
	rivière Ourovéni au sud de Combani	3	3	veille, relevés d'activité	
02/11/2015	Coconi, locaux scierie SRF du Conseil Départemental	5	15	veille, enregistrements au relâcher	Chaerephon pusillus
03/11/2015	FD Mont Bénara, versant nord	5	17	veille, relevés d'activité	Chaerephon sp.
04/11/2015	FD des Crêtes du Nord	2	3	veille, relevés d'activité	Chaerephon sp.
01/11/2013	retenue collinaire de Dzoumonyé	6	5	veille, relevés d'activité	Chaerephon sp.
	retenue collinaire de Combani	3	9	veille, enregistrements au relâcher	Chaerephon pusillus ; type QFC 20-23
05/11/2015	Miréréni, locaux BNOI	1	1	veille, enregistrements au relâcher	Chaerephon pusillus
	Coconi, locaux ONF	3	3	veille, enregistrements au relâcher	Chaerephon pusillus, C. cf. leucogaster
06/11/2015	FD de Sohoa	4	8	veille, relevés d'activité	Chaerephon sp.
07/11/2015	Coconi, 14, 19 & 22 rue des Vetyvers	3	12	veille, enregistrements au relâcher	Chaerephon pusillus
08/11/2015	Mangrove de la baie de Boueni	3	6	veille, relevés d'activité	Chaerephon sp.
	carrière de Doujani	3	2	veille, relevés d'activité	Chaerephon sp. ; type QFC 20-23
09/11/2015	stade de Kwalé	3	1	veille, relevés d'activité	Chaerephon sp. ; Taphozous mauritianus
	rivière Kwalé	4	3	veille, relevés d'activité	Chaerephon sp.
10/11/2015	Mont Choungui	4	13	veille, enregistrements au relâcher, relevés d'activité	Chaerephon pusillus
11/11/2015	maison M. Fonté, Bandrélé	4	7	veille, enregistrements au relâcher	Chaerephon pusillus
	stade de Bandrélé	1	0,3	veille	Chaerephon sp. ; Taphozous mauritianus
12/11/2015	école de Dapani	3	6	veille, enregistrements au relâcher	Chaerephon pusillus
	stade de Mtsamoudou	1	0,2	veille	Chaerephon sp. ; Taphozous mauritianus
13/11/2015	FD de Combani	4	4,5	veille, relevés d'activité	Chaerephon sp.
14/11/2015	MJC et plage de Sohoa	4	4	veille, relevés d'activité	Chaerephon sp.
	retenue collinaire de Combani	2	2	veille	Chaerephon pusillus ; type QFC 20-23
15/11/2015	Coconi, locaux ONF	3	1	veille, enregistrements au relâcher	Chaerephon pusillus ; C. cf. leucogaster ; type QFC 20-23
16/11/2015	Petite Terre, Moya (plage & crête)	3	6	veille, relevés d'activité	Chaerephon sp.
19 soirées	26 sites	5 obs.	160 h	3 types de détection	4 taxons ou types acoustiques

Chaque espèce a été enregistrée dans des conditions correspondant à une activité de vol naturel. Le comportement de l'animal, son environnement et sa position par rapport aux obstacles les plus proches, ont été notés au moment précis de l'enregistrement des séquences sonores.

La collecte des données a été réalisée grâce à des détecteurs d'ultrasons hétérodyne/expansion de temps : D1000X ou D240X (Pettersson Elektronik AB) couplé avec un enregistreur numérique Edirol ; le logiciel Sound Chaser (Cyberio) fonctionnant sur tablette informatique munie d'un microphone Dodotronic ; l'enregistreur automatique SM2BAT de Wildlife Acoustics.

Pour chaque taxon, le maximum de séquences a été recueilli dans plusieurs circonstances de vol. Tous les signaux collectés (expansion x 10) ont fait l'objet de deux types d'analyse :

Analyse auditive

1) Pour chaque signal, les critères pris en compte sont : la structure (caractéristiques de l'évolution de la fréquence en fonction du temps), la sonorité, et la répartition de l'énergie au sein du signal (présence et emplacement d'un éventuel pic d'énergie audible).

2) Pour la séquence complète, une éventuelle variation de rythme (régularité et récurrence) a été mise en relation avec une éventuelle variation de structure audible des signaux, et avec le comportement de l'individu (distance aux obstacles, ...).

Analyse informatique (logiciel BatSound, Pettersson Elektronik ABTM)

1) Pour chaque signal, les critères pris en compte sont : la durée totale du signal (fondamental et harmoniques), la durée d'une éventuelle partie en fréquence constante (FC) ou Quasi FC (QFC), la fréquence de cette partie FC, la fréquence de début (FI) de l'harmonique (H) contenant le plus d'énergie, la fréquence terminale (FT) de l'harmonique contenant le plus d'énergie, la largeur de bande de fréquences (LB) de l'harmonique contenant le plus d'énergie, la fréquence du maximum d'énergie (FME) du fondamental et des trois premiers harmoniques. Pour les signaux en fréquence modulée (FM), la durée, la LB et la FT sont mesurées sur spectrogramme (fenêtre FFT de 512 points, type Hanning). La FME est définie comme la fréquence concentrant le plus d'énergie d'après l'analyse de densité spectrale (fenêtre FFT de 512 points). Pour les parties de signaux QFC, les mesures sont réalisées grâce à la densité spectrale avec une fenêtre FFT de densité spectrale de 256 points. L'atténuation atmosphérique agissant surtout sur les hautes fréquences, nous avons sélectionné les signaux les plus intenses possibles, afin d'obtenir des mesures précises de larqeur de bande et de durée.

2) Pour la séquence complète, les variations de rythme (régularité et récurrence) ont été précisées par la mesure de la durée de chaque intervalle (signal compris, en ms). Des séquences hétérodynes de longue durée ont été utilisées pour des analyses statistiques de rythme.

Les conditions environnementales (notées sur le terrain) se rapportant à chaque type de signal (structure et gamme de fréquences) ont été examinées, et ont fait l'objet d'une comparaison entre taxons pour évaluer le recouvrement des couples « comportement acoustique / comportement de vol ».

Afin de tenter une corrélation standardisée entre le critère de récurrence des signaux au sein d'une séquence et le comportement de l'animal (distance aux obstacles et/ou intérêt de l'individu pour son environnement), les mesures d'intervalles de temps entre signaux ont été mises en relation avec les types de comportements notés sur le terrain. L'objectif était d'associer des classes de distance aux obstacles à des classes d'intervalles entre signaux, afin de pouvoir corréler ces dernières aux types de structures acoustiques.

2.4. Analyses génétiques

Lors de la mission 2015, 83 des 480 individus capturés ont fait l'objet de micro prélèvements de membrane alaire pour analyse des ADN mitochondriaux et nucléaires. A ce chiffre s'ajoutent des prélèvements réalisés à Mayotte par le CRVOI en novembre et décembre 2014. C'est ainsi que 160 biopsies alaires ont été récoltées au cours de deux phases de terrain (**Tableau 4**). Elles devraient – si les fonds nécessaires sont trouvés - faire l'objet d'un prochain travail d'analyses (développement et validation de 25 marqueurs microsatellites ; génotypage des échantillons) réalisées par Dominique Pontier de l'université C. Bernard Lyon 1 (UMR CNRS 5558 « Biométrie et Biologie Evolutive ») et le laboratoire Antagène. Les résultats de ces analyses devraient permettre de répondre au statut de *C. leucogaster* sur l'île de Mayotte (voir chapitre « Conclusion » p. 101).

Tableau 4.

Informations sur les biopsies alaires prélevées sur des individus du genre Chaerephon.

Date	Mission	Lieu	N. mâles	N. femelles	N. total individus
26/11/2014	CRVOI	Coconi ; SRF	4	6	10
26/11/2014	CRVOI	Passamainty	2		2
27/11/2014	CRVOI	Bandrélé ; maison Fonté	6	15	21
28/11/2014	CRVOI	Tsoundzou II ; Giroflier	4	14	18
29/11/2014	CRVOI	Kwalé ; Légion	1	1	2
02/12/2014	CRVOI	Sohoa ; plage	1		1
04/12/2014	CRVOI	Carrefour Chiconi ; anc. école	1	22	23
Sous-total	CRVOI	7	19	58	77
28/10/2015	SFEPM	Bandrélé ; Musicale Plage	6	1	7
30/10/2015	SFEPM	Coconi ; SRF	11		11
31/10/2015	SFEPM	Carrefour Chiconi ; anc. école	1	4	5
02/11/2015	SFEPM	Coconi ; SRF	3	1	4
05/11/2015	SFEPM	Combani ; retenue	3	3	6
05/11/2015	SFEPM	Miréréni ; BN	3	3	6
05/11/2015	SFEPM	Coconi ; ONF	2	8	10
07/11/2015	SFEPM	Coconi ; rue Vetyvers	2	6	8
10/11/2015	SFEPM	Mont Choungui	4		4
11/11/2015	SFEPM	Bandrélé ; maison M. Fonté	4	5	9
12/11/2015	SFEPM	Dapani ; école	6		6
15/11/2015	SFEPM	Coconi ; ONF	1	6	7
Sous-total	SFEPM	10	46	37	83
TOTAL	2	14	65	95	160



2.5. Outils cartographiques

Les documents cartographiques (Scan25 et BDortho) utilisés pour la préparation de la mission, la phase de terrain et les illustrations du rapport proviennent de l'IGN (acte d'engagement du 16 septembre 2105 passé avec la DEAL Mayotte). Le logiciel SIG utilisé est QGIS 2.0.1. Les fonds Scan25 ont été utilisés également sur le terrain grâce à un GPS sur PAD Asus My-Pal équipé du logiciel OziExplorer.

3. Résultats et commentaires

3.1. Taphozous mauritianus

Caractéristiques acoustiques

Le Taphien, comme la plupart des Emballunoridés, émet des signaux multiharmoniques (FENTON *et al.* 1980) ; il filtre négativement l'intensité du fondamental (14,2 kHz en moyenne) au profit de l'harmonique 1 (27,1 kHz en moyenne).



Ainsi la FME mesurée en hétérodyne sur le terrain ou sur un spectrogramme (Fig. 7) correspond toujours à H1, et se situe entre 25,2 et 27,8 kHz en vol de transit ou de chasse en milieu ouvert ; les valeurs mesurées sur les signaux sont présentées dans le Tableau 5.

A l'écoute en expansion de temps, la sonorité est bitonale au lieu d'être sifflée pour les autres taxons présents sur l'île. Ce critère est valable uniquement lorsque le fondamental est suffisamment intense, ce qui n'est pas toujours le cas en vol de croisière élevé ; un fondamental invisible



Figure 7.

Spectrogrammes de signaux de *T. mauritianus* de différentes structures ; de gauche à droite : QFC : vol de croisière en milieu ouvert (noter la présence du fondamental à peine marqué trait rougeâtre fin – sous l'harmonique I qui lui est très intense) ; QFC/FM : phase d'approche d'obstacles ; FM/QFC/FM : phase de croisière non loin d'obstacles.

Étude des microchiroptères de Mayotte

M. BARATAUD, G. BEUNEUX, M. CHALBOS, J.-F. DESMET, S. GIOSA & coll.

Tableau 5.

Valeurs des mesures effectuées sur les signaux de *T. mauritianus* classés par types de structure. Légende : FI = fréquence initiale ; FT = fréquence terminale ; LB = largeur de bande ; FME = fréquence du maximum d'énergie ; FMd = FM descendante ; H1 = harmonique 1 ; fond. = fondamental.

T. mauritianus	N. séquences analysées	N. signaux analysés	Durée intervalles (ms)	Durée signaux (ms)	FI H1 (kHz)	FT H1 (kHz)	LB (kHz)	FME fond. (kHz)	FME H1 (kHz)	Sonorité
QFC	8	39	317,3 ± 231,6	14,2 ± 3,2	26,2 ± 5,1	24,4 ± 5,0	1,8 ± 1,1	14,2 ± 0,6	27,1 ± 1,0	bitonale ou sifflée
QFC-FMd	3	18	44,1 ± 15,8	10,4 ± 3,3	25,7 ± 7,2	16,3 ± 6,0	9,5 ± 1,1	13,8 ± 1,4	27,0 ± 2,6	bitonale



Figure 8.

Spectrogramme (en haut) d'un signal de *T. mauritianus*. L'harmonique I est bien visible y compris sur densité spectrale en bas (flèches noires). Le fondamental, trop peu intense pour apparaître sur le spectrogramme, est par contre visible sur la densité spectrale (flèches rouges). sur spectrogramme peut cependant être révélé sur une densité spectrale (Fig. 8). Lors des phases d'approche d'un obstacle ou d'une proie, la FME augmente jusqu'à atteindre voire dépasser 30 kHz ; la sonorité bitonale est alors très nette et la structure des signaux devient QFC / FM descendante. Ainsi, aussi bien sur le terrain que lors de l'analyse informatique, cette espèce ne pose pas de problème de diagnose acoustique.

Le filtrage des composants fréquentiels chez cette espèce, différencié entre phases de croisière, d'approche et de capture, semble correspondre à une stratégie de discrétion vis-à-vis des proies tympanées (lépidoptères, neuroptères) ; le Taphien pourrait donc être un prédateur spécialisé (BARATAUD & GIOSA 2013b).

Variabilité des gîtes

Le seul gîte connu sur Mayotte semble être celui découvert lors de la mission 2015 : quatre individus observés le 1er novembre s'échelonnaient contre la partie supérieure du tronc d'un cocotier au centre du village de Combani. Le Taphien semble coutumier des gîtes peu protégés ; à La Réunion il se pose aussi sur les troncs dégagés, contre des piles de ponts ou des façades de bâtiments élevés, restant dans des recoins en pénombre mais sans pénétrer dans des fissures.

Variabilité des habitats de chasse

Nos 157 heures d'écoute sur 26 sites dans de nombreux types d'habitats n'ont révélé que quatre sites de chasse du Taphien sur Mayotte. Tous étaient des stades sportifs éclairés par de hauts projecteurs à lumière blanche (riche en ultraviolets attirant les insectes, notamment les lépidoptères). Cette spécialisation est connue également sur l'île de La Réunion, où le Taphien fréquente aussi d'autres types d'habitats (Barataud & Giosa 2013b). Avec jusqu'à quatre individus chassant simultanément, l'indice d'activité du Taphien



T. mauritianus ; données acoustiques 2014-2015

au-dessus des stades éclairés est très élevée (2340 contacts/heure en moyenne) ; le genre Chaerephon est également présent aux abords des stades, avec une activité moyenne de 630 c/h. Des contacts acoustiques récoltés par S. Augros en 2014 (données ECO-MED Océan Indien) confirment l'attirance de l'espèce pour les stades (Labattoir), mais montrent qu'il fréquente aussi les anciennes carrières (Hajanqua, Doujani, Pamandzi) et les forêts secondarisées (sud FD Majimbini). Ainsi le Taphien est assez bien réparti sur la façade est de Mayotte (Fig. 9); la pression d'observation dans le nord et sur le littoral ouest, plus faible, ne permet pas de déduire sa rareté ou son absence. Il semble globalement être en faible abondance sur l'île malgré ses excellentes capacités de vol ; sa spécialisation alimentaire, voire une compétition avec Chaerephon pusillus, pourraient expliquer ce statut.

© Jean-François DESMET

3.2. Genre Chaerephon

Variabilité phénotypique

Au cours de la session d'étude 2015, l'ensemble des individus capturés et examinés provient de 9 sites géographiques différents (Musicale Plage à Bandrélé, locaux SRF de Coconi, ancienne école de Chiconi, retenue de Combani, locaux BNOI de Miréréni, locaux ONF de Coconi, sommet du Choungui, maison de M. Fonté à Bandrélé et école de Dapani). Par ailleurs deux gîtes (école de Dembeni, usine de Longoni) ont permis d'observer, sans capture, le morphotype d'une vingtaine d'individus, correspondant tous à *C. pusillus*.

Les observations morphologiques reposent sur 480 individus capturés et les mesures morphométriques ont concerné 289 individus dont un seul individu pouvant correspondre au morphotype de *C. leucogaster* (Tableau 6).

Nos observations morphologiques n'ont pas permis d'établir de différences notables entre les individus capturés hormis la présence, sur certains animaux, de tâches blanches sur le ventre ou le cou, plus ou moins distinctes et étendues (**Fig. 10**). Sur 480 individus capturés, 44 présentaient ce morphe « tâche blanche » ;

tous ont fait l'objet d'un prélèvement génétique. Seul un individu présentait une tâche couvrant l'ensemble du ventre, se rapprochant ainsi de la description de *C. leucogaster* fournie par GOODMAN et al. (2010).

La forme de l'antitragus, citée par ces derniers auteurs comme différente entre les deux espèces de *Chaerephon*, s'est révélée difficile à vérifier en l'absence de références illustrées claires et précises. Nos essais de prises de vues photographiques standardisées, difficiles à réaliser sur des animaux vivants, montrent cependant une grande variabilité de forme, y compris entre les deux antitragus d'un même individu ; ce critère semble donc délicat à utiliser (Fig. 11).

Valeurs des mesures externes réalisées sur le genre <i>Chaerephon.</i> Légende : AB : longueur de l'avant bras ; D3 : longueur du 3ième doigt ; D5 : longueur du 5ième doigt ; L pouce : longueur du pouce (sans l'ongle) ; L tibia : longueur du tibia.										
Taxon Sexe N AB D3 D5 L pouce L tibia Poids										
	Femelle	175	moy	36,9	72,4	37,5	5,5	12,5	10,4	
			min	34,6	68,0	34,0	5,1	11,7	7,8	
			max	38,4	78,5	40,0	6,5	13,2	13,7	
Chaerephon	Mâle	113	moy	37,0	72,5	37,6	5,1	13,0	8,7	
pusinus			min	35,1	67,0	35,0	4,3	11,2	7,0	
			max	38,8	76,0	40,0	6,1	15,5	12,9	
	TOTAL	288	moy	36,9	72,4	37,5	5,2	12,8	9,7	
Chaerephon	Femelle	1		37,1	75,0	38,0		12,5	10,8	

Tableau 6.



cf leucogaster



Figure 10.

Variabilité morphologique chez le genre *Chaerephon* : variations de position, de distinction et d'étendue de la tache claire sur la face ventrale ; l'individu en bas à droite, avec sa tache blanche couvrant une bonne partie du ventre (et les aisselles comme le montre l'encadré à gauche de la photo), se rapproche du morphotype de *C. leucogaster*.

Figure 11. Variabilité morphologique chez le genre *Chaerephon* : variations de forme de l'antitragus.























D'autres indices ont été inspectés comme la forme de la crête chez les mâles, la forme de la mâchoire inférieure, la pilosité de l'uropatagium ou la couleur du pelage mais aucune différence notable n'a été relevée.

Les relevés biométriques laissent apparaître une faible variabilité entre les mâles et les femelles de *Chaerephon pusillus* ; le poids moyen inférieur des mâles pourrait être attribué à l'état physiologique particulier des femelles lors de la période d'étude puisque la quasi-totalité des femelles capturées était en fin de gestation et donc d'un poids largement supérieur aux valeurs habituelles.

86

Variabilité des gîtes

Chaerephon pusillus semble essentiellement fissuricole. Il est polyvalent dans le choix de ses gîtes pour peu qu'ils soient pourvus d'interstices larges de 1,5 cm minimum à 4 ou 5 cm maximum. L'accès semble devoir être situé à une hauteur minimale de deux mètres environ, avec un espace dégagé pour faciliter l'envol (même si nous avons constaté que cette espèce pouvait décoller sans difficulté depuis le sol). Les substrats varient de la pierre au bois et du naturel à l'anthropique : bardages en bois, soupentes de toiture (souvent entre arasement et couverture), cavités d'arbres (cocotier, baobab), fissures de falaises (observation visuelle d'individus lors de leur émergence crépusculaire, sans possibilité de capture)...

Chaerephon pusillus s'avère particulièrement grégaire et l'on compte des colonies de plusieurs centaines d'individus. Le plus gros rassemblement observé au cours de notre mission était de 280 individus minimum (locaux de l'ONF à Coconi). La fréquence avec laquelle cette espèce occupe les habitations l'expose à des interventions de la part d'entreprises privées, spécialisées dans la pose de dispositifs anti-chiroptères (répulsifs, grillages, filets protecteurs) sur demande des particuliers se plaignant du bruit et des salissures. Grâce aux individus présentant des taches blanches particulières, nous avons pu noter durant la mission des transferts entre colonies proches (locaux SRF et locaux ONF à Coconi, distants de 460 m en ligne droite) ; il est possible que cette espèce aux facultés sociales apparemment développées, ait un fonctionnement non cloisonné entre groupes de parturition, selon un schéma en métapopulations.

Variabilité acoustique

Chez tous les Molossidés, les signaux sonar (dont l'énergie maximale porte sur le fondamental) ont en phase de croisière une structure quasi fréquence constante (QFC) ou quasi fréquence constante-fréquence modulée (QFC-FM).

Chaerephon pusillus a fait l'objet dans cette étude de 404 enregistrements après relâcher totalisant 10,3 Go de données, certaines séquences durant plusieurs minutes, offrant de bonnes informations sur le comportement acoustiques d'un individu donné ; une sélection de signaux a été faite afin de réaliser différentes mesures (**Tableau 7**). En phase de croisière sur les terrains de chasse, on constate une domi-

Tableau 7.

Valeurs des mesures effectuées sur les signaux de *C. pusillus* classés par types de structure. Légende : Fl = fréquence initiale ; FT = fréquence terminale ; LB = largeur de bande ; FME = fréquence du maximum d'énergie ; fond. = fondamental.

Espèce	Structure	N, signaux (séq.)	Durée intervalles (ms)	Durée signaux (ms)	FI (kHz)	FT (kHz)	LB (kHz)	FME fond. (kHz)
	QFC	90 (51)	387,1 ± 180,9 (89 - 825)	12,9 ± 1,5 (8,3 - 16,7)	27,6 ± 2,7 (23 - 34,5)	26,4 ± 2,3 (23 - 34,1)	1,2 ± 0,9 (0,0 - 3,8)	26,9 ± 2,5 (23 - 34,3)
Chaerephon pusillus	QFC-FM	91 (49)	328,4 ± 137,7 (118 - 779)	13,0 ± 1,5 (9,7 - 17)	30,2 ± 2,8 (24,1 - 36)	21,5 ± 2,4 (15,5 - 27,0)	8,7 ± 2,5 (3,7 - 15,7)	29,0 ± 2,5 23,2 - 33,5)
	FM	64 (11)	153,6 ± 116,8 (23 - 589)	9,5 ± 2,5 (5,3 - 20,4)	49,4 ± 7,8 (30,4 - 63,5)	19,3 ± 4,0 (12,8 - 38,0)	30,1 ± 10,4 (3,0 47,8)	32,9 ± 3,5 (25,7 - 43,5)



nance forte des QFC-FM, les QFC étant réservées aux vols de transit en milieu très ouvert. En comportement de recherche active, les individus pratiquent une alternance plus ou moins régulière de signaux QFC-FM décalés (d'environ 1,5 à 2,5 kHz) en fréquence du maximum d'énergie (FME) ; si le degré de curiosité augmente, l'alternance porte aussi sur la structure, le premier signal étant QFC-FM et le second étant une FM sigmoïde (Fig. 12).

En phase d'approche d'obstacle ou de proie, la structure devient logiquement de la FM, mais la variabilité des valeurs fréquentielles et des courbures est forte, en lien avec les comportements individuels et les environnements de vol (Fig. 13).





Figure 13.

Spectrogrammes de signaux FM d'approche de *Chaerephon pusillus* ; les courbures et les valeurs fréquentielles sont d'une grande variabilité selon les individus et les comportements ; l'ordre de gauche à droite indique une progression du milieu le plus encombré au plus ouvert. Remarque : chaque signal illustré est isolé de son contexte séquentiel. La courbure peut être absente (FM linéaire) convexe, concave ou sigmoïde, avec parfois une partie initiale en forme de crosse (signal 2, entre 20 et 40 ms sur la **Figure 12**).

L'étalement des valeurs fréquentielles (Fig. 14) est presque aussi important que celui découvert chez *Mormopterus francoismoutoui* sur l'île de La Réunion (BARA-TAUD & GIOSA 2013b).

Les signaux QFC, dont par définition la largeur de bande (LB) est inférieure à 5 kHz (BARATAUD 2012), sont pratiqués en milieu ouvert. Selon les individus et sans doute aussi les circonstances de vol, l'amplitude de FME va de 23 à 34,3 kHz. Cet étalement semble typique des milieux insulaires petits et isolés ou une seule espèce monopolise une large niche acoustique en l'absence de forte concurrence d'autres espèces du même groupe acoustique (QFC). En contexte continental, une telle amplitude de FME contiendrait un minimum de cinq espèces (BARATAUD 2012).

Les signaux QFC-FM ont à peu près la même gamme de FME ; cette dernière est positivement corrélée à la LB, tendance conforme dans les études sonar à la théorie de localisation en distance (SCHNITZLER & KALKO, 2001). L'augmentation de la LB pour un signal donné peut s'effectuer de deux manières : par l'allongement de la partie FM terminale (recherche active en milieu ouvert) ou par une pente donnée à la partie QFC (intéressement ponctuel à un objet détecté).

En phase d'approche d'obstacle ou de proie, ou en comportement de curiosité permanente (nombreux obstacles



Chaerephon pusillus ; QFC, QFC/FM (type A) & FM (type B)

Figure 14.

89

Graphique bivarié (X = Fréquence du Maximum d'Energie ; Y = Largeur de Bande) montrant la distribution des valeurs mesurées sur les signaux de *Chaerephon pusillus* dans différents comportements de vol naturels ; les trois types de structures pratiqués sont indiqués par des symboles différents.



ou congénères à proximité), les signaux perdent leur partie QFC et deviennent de la FM. La gamme des LB mesurées est normale pour une espèce « type QFC » comme C. pusillus, mais la gamme des FME est inhabituellement étalée. La distribution des FME en dessous de 31 kHz est originale, puisqu'elle déporte la distribution classique de pente orientée à droite, et forme un hiatus avec les QFC-FM situées dans la même gamme de FME ; cette partie atypique de la distribution pourrait être liée à un comportement particulier : les quatre séquences concernées correspondent à des individus se rapprochant plus près du sol dégagé, peut-être pour chasser ou, pour deux d'entre elles, dans ce qui semble être des phases de « joutes sociales » entre individus (mangrove de la Baie de Boueni, lotissement de la Palmeraie).

La communication sociale acoustique semble être très riche chez *C. pusillus* ; elle s'exprimait en tous cas très fréquemment sur les terrains de chasse à la période de nos relevés (période de mise-bas et d'allaitement). Passée la première heure après le crépuscule durant laquelle la chasse est très active, le plus souvent en groupes de quelques unités à quelques dizaines d'individus, de nombreux cris sociaux sont émis lors de phases de vol où la chasse ne semble plus être l'objectif prioritaire, tant les phases de capture de proies se font rares. La diversité de ces cris sociaux est grande, avec des structures variées souvent riches en ondulations (Fig. 15).

Diagnose acoustique entre C. pusillus et C. leucogaster

Dans l'attente des résultats des analyses moléculaires, l'identité spécifique de l'individu à ventre blanc capturé à deux reprises dans les locaux de l'ONF à Coconi, reste en suspens.

Les séquences enregistrées montrent cependant un recouvrement total des valeurs mesurées sur les signaux de cet individu de *C. cf leucogaster* avec celles mesurées sur les signaux de *C. pusillus* (Fig. 16). Si les analyses confirmaient l'appartenance de cet individu à l'espèce *C. leucogaster*, il en résulterait un recouvrement total des niches acoustiques entre les deux espèces. Hormis le fait qu'il annulerait les chances de diagnose acoustique, ce recouvrement poserait le problème de séparation entre niches trophiques et écologiques, le sonar évoluant chez une espèce en lien avec ses habitats de vol et ses ressources alimentaires. Ces deux taxons pourraient ainsi se trouver en compétition.

Nature et structure des habitats de chasse

Les résultats présentés ici proviennent de quelques soirées tests de mesure quantitative de l'activité acoustique, dont l'objectif était d'obtenir un aperçu des potentialités d'accueil des différents habitats de Mayotte pour les microchiroptères en chasse. Le temps d'écoute cumulé étant faible et très disparate d'un type d'habitat à l'autre (**Tableau 8**), ces résultats ne sauraient être interprétés autrement que comme une esquisse.

Le genre Chaerephon chasse très activement au crépuscule dans les milieux littoraux. Les plans d'eau douce, habitat très rare sur Mayotte, sont très fréquentés ; sur les quatre existants, trois ont été inventoriés (le lac de Karihani, seul plan d'eau douce naturel de l'île, était à sec en cette fin de saison sèche). Les deux retenues collinaires de Dzoumonyé et Combani, et la carrière inondée de Doujani ont fourni les indices les plus élevés (1730 c/h). La mangrove (sites de Baie de Boueni et de Moya) arrive en seconde position avec 805 c/h (Fig. 17). Les fourrés montagnards (sommet du Mont Choungui, 593 m d'altitude), avec 707 c/h sont un peu plus fré-



Figure 16.

Graphique bivarié (X = Fréquence du Maximum d'Energie ; Y = Largeur de Bande) montrant la distribution des valeurs mesurées sur des signaux de *Chaerephon pusillus* (individus au pelage entièrement sombre) et sur des signaux de *Chaerephon cf leucogaster* (individu au ventre blanc).

Tableau 8.

Indices d'activité du genre *Chaerephon* par types d'habitats, avec les temps d'écoute (mode actif) respectifs.

Habitat	N. sites	Temps d'écoute (h)	N. contacts	Indice d'activité (c/h)
plan d'eau douce	3	2 h 15'	3893	1730,2
mangrove	2	2 h 35'	2268	877,9
fourré montagnard	1	3 h 25'	2416	707,1
urbain	4	1 h 05'	420	630,0
arrière-mangrove	1	0 h 30'	215	430,0
littoral	1	2 h	502	251,0
forêt montagnarde	1	0 h 30'	49	98,0
forêt (sub)naturelle	5	16 h 10'	571	35,3
lande arbustive	1	2 h	36	18,0
forêt cultivée	4	1 h	15	15,0
rivière boisée	2	1 h 05'	3	2,8
Total	18	32 h 35'	12488	383,3



Figure 17.

Variations de l'activité acoustique du genre Chaerephon (en nombre de contacts par heure) dans les différents types d'habitats inventoriés. quentés que les zones urbaines en périphérie des stades éclairés (630 c/h). Enfin les différents milieux forestiers inventoriés, quelle que soit l'altitude, avec ou non présence d'une rivière, qu'ils soient subnaturels ou très cultivés, recueillent entre 98 c/h (forêt montagnarde du Choungui à 560 m d'altitude) et 2,8 c/h (rivières boisées : Ourovéni et Kwalé).

Le Mont Choungui, avec son amplitude altitudinale forte et ses pentes abruptes, se prête bien au test effectué le 10 novembre. Nous avons réalisé, durant les 3h 30 qui suivent le crépuscule, six points d'écoute quasi simultanés sur la pente boisée, pendant qu'un observateur restait au sommet. Les résultats sont édifiants : l'activité est restée forte et constante au sommet (590 m d'altitude) alors qu'elle décroissait très rapidement dès 30 m en dessous pour devenir nulle à partir de 350 m d'altitude (Fig. 18). Nous avons retrouvé le même phénomène lors de nos relevés sur les Monts Bénara et Combani.

La hiérarchisation des indices d'activité du genre *Chaerephon* par types d'écotone (Fig. 19) renforce l'interprétation des résultats. Trois types d'écotone dominent





Plume de naturalistes n°1 - déc. 2017

93

largement : les lisières arborées littorales (plan d'eau douce ou rivage marin), les zones éclairées et les milieux ouverts (avec ou sans présence d'eau). Les lisières arborées non littorales sont moins attractives, mais constituent l'écotone forestier le mieux fréquenté. La moyenne de 105 c/h obtenue en sous-bois est trompeuse : elle concerne des individus volant au-dessus de la canopée de l'arrière mangrove de la Baie de Bouéni (deuxième habitat le plus attractif, voir Fig. 16). Les autres écoutes en sous-bois de forêts non littorales ont donné des résultats très faibles à nul, telles les 1 h 10' d'écoute en canopée (grâce à un microphone déporté) en forêt de Sohoa le 6 novembre, n'ayant fourni aucun contact. Cette absence d'utilisation de l'interface horizontale de la canopée est étonnante, alors que les lisières verticales (clairières, trouées, pistes à ciel ouvert) recueillent quelques contacts ; à cet égard il convient de noter que les lisières (notamment la trouée, située au sommet du Mont Combani) où l'activité de chasse était correcte étaient situées en altitude ou sur le littoral.

Ainsi nos résultats semblent montrer que le genre *Chaerephon* exploite préférentiellement deux types de strates : les milieux de basse altitude littoraux et urbains et les hautes strates supérieures à 500 m d'altitude.

La forme de l'aile et la masse d'une chauvesouris sont des éléments déterminants dans ses aptitudes de vol (BAAGØE, 1987 ; NORBERG, 1981 ; VAUGHAN, 1970). L'indice et la charge alaires sont tous deux inversement corrélés à la manoeuvrabilité, qui définit l'aptitude à circuler en milieu encombré.

La Figure 20 positionne les valeurs médianes de charge et d'indice alaires calculées pour une sélection de 11 espèces de différentes provenances géographiques (Europe, Antilles, ouest Océan Indien) et aux stratégies de vol très diverses ; plus



Figure 20.

Caractéristiques de morphologie alaire de *Chaerephon pusillus* en comparaison avec d'autres espèces, selon une tendance allant du vol le plus manoeuvrable (coin inférieur gauche) à celui le plus agile (coin supérieur droit). une espèce se retrouve vers le coin en bas à gauche, plus elle est manoeuvrable (capable de vol sur place ou lent dans toutes les directions et dans un faible volume) ; plus une espèce se retrouve vers le coin en haut à droite, plus elle est agile (contrainte à un vol rapide pour ne pas décrocher, capable de brusques crochets latéraux ou vers le bas mais dans un grand volume).

Plusieurs petites espèces spécialistes du vol manoeuvrable au sein du feuillage ou en lisière présentent une charge < 1,3 et un indice < 2,2. Myotis myotis a un indice faible mais sa charge forte limite ses capacités dans le feuillage : c'est un chasseur de proies glanées sur le sol dégagé (ARLETTAZ, 1996). Nyctalus noctula, lourd chasseur de haut vol, affiche la charge la plus élevée. Taphozous mauritianus avec ses longues ailes a un indice supérieur mais son poids plus faible lui permet certainement de poursuivre ses proies avec une plus grande manoeuvrabilité. Quatre espèces de Molossidés sont représentées sur la Figure 20. Tadarida brasiliensis et Molossus molossus, deux espèces d'Amérique centrale dont le poids moyen est compris entre 11 et 14 g, ont toutes deux le profil-type de chasseurs aériens rapides caractéristique de la famille. Chaerephon pusillus a une charge alaire légèrement plus faible mais un indice alaire record : ses ailes sont taillées pour le haut vol rapide. Mormopterus francoismoutoui de l'île de La Réunion, se démarque au contraire par son poids faible ce qui lui confère la charge alaire la plus basse, expliquant sa capacité à chasser aussi en sous-bois dense (BARA-TAUD & GIOSA 2013b).

Ainsi, les types d'habitats et d'écotones fréquentés par *C. pusillus* en chasse sont conformes à ses aptitudes de vol : l'inoccupation du sous-bois n'est pas en lien avec un manque de disponibilité en proies, mais avec leur inaccessibilité pour cette espèce au vol agile. En outre, il est possible que les deux strates concentrant l'activité de chasse de cette espèce soient celles les plus riches en proies recherchées. Les milieux littoraux et humides sont par définition riches en insectes dont le cycle larvaire est aquatique. Les hautes strates sont riches en petits arthropodes soumis à des dérives aériennes ou opérant des phases de haut vol nuptiaux ou migratoires contrôlés qui s'organisent en couches horizontales entre 200 et 500 m au-dessus du sol (CHAPMAN *et al.* 2008 : MAC CRACKEN & WESTBROOK 2002 ; REYNOLDS *et al.* 2010 ; WOOD 2007).

Nos relevés ont été réalisés en fin de saison sèche. Il est possible que le mode d'utilisation des habitats soit différent à d'autres périodes de l'année, l'abondance et la distribution dans l'espace des arthropodes, en forêt notamment, variant de manière saisonnière (ERWIN 1982 ; LOWMAN 1982 ; LUBIN 1978 ; NOVOTNY & BASSET 1998).

3.3. Type acoustique QFC 20-23 kHz

Sur quatre sites (retenue collinaire de Combani, ancienne carrière de Doujani, lotissement de Coconi, lotissement de La Palmeraie), nos écoutes en mode de veille acoustique ont permis de distinguer des signaux plus bas en fréquence que la limite constatée chez le genre *Chaerephon*. Après analyse des 23 séquences recueillies, les différences avec les signaux de *C. pusillus* sont de quatre ordres :

1) une FME inférieure à 23 kHz quelle que soit la largeur de bande (Fig. 21) ;

2) une structure QFC concave fréquemment pratiquée (en plus de la QFC plane ou QFC-FM classiques), alors qu'elle n'a pas été notée sur les milliers de signaux de *Chaerephon* enregistrés dans de nombreuses circonstances de vol ; certains signaux affichent même une remontée terminale donnant une forme en « coupe ouverte » très atypique (Fig. 22) ;

95



Chaerephon pusillus : QFC, QFC/FM (type A) & FM (type B) & Type QFC 20-23

Figure 21.

Graphique bivarié (X = Fréquence du Maximum d'Energie ; Y = Largeur de Bande) montrant la distribution des valeurs mesurées sur les signaux de *Chaerephon pusillus* dans différents comportements de vol naturels ; les trois types de structures pratiqués sont indiqués par des symboles différents. Un type acoustique non identifié, compris entre 20 et 23 kHz de FME, se distingue de la distribution constatée chez le genre *Chaerephon*.



Spectrogrammes de signaux de croisière d'un taxon inconnu ; à gauche : QFC en courbe concave descendante ; à droite : QFC en courbe concave avec remontée terminale.

Étude des microchiroptères de Mayotte M. BARATAUD, G. BEUNEUX, M. CHALBOS, J.-F. DESMET, S. GIOSA & coll. **96** 3) une alternance de signaux QFC(-FM) et FM aplanie ou QFC concaves décalées en FME, au lieu des QFC-FM et FM sigmoïdes ou QFC-FM décalées en FME pratiquées par le genre *Chaerephon*;

4) la présence (sur cinq séquences enregistrées les 1^{er} et 15 novembre 2015 sur le site de Combani) de signaux très particuliers ; ils proviennent avec certitude d'un chiroptère, et semblent être émis par le ou les individus auteurs des QFC sur 20-23 kHz (bonne synchronisation de ces signaux avec les signaux sonar de ce taxon). Ces signaux sont constitués d'un empilement de composants très rapprochés (environ tous les 3 kHz) ; six à huit composants au moins sont visibles (FME sur 16 ; 18,9 ; 21,9 ; 24,7 ; 27,8 ; 31 kHz), ceux sur 24,7 et 27,8 kHz contenant plus d'énergie que les autres (Fig. 23). Les



Figure 23.

En bas : spectrogrammes de cris sociaux probables d'un taxon inconnu ; les deux exemples montrent un empilement de composants, l'intensité étant concentrée sur deux d'entre eux. En haut : oscillogramme de l'un de ces signaux, montrant une modulation d'amplitude.

Plume de naturalistes n°1 - déc. 2017

harmoniques de ces empilements sont visibles sur les signaux les plus intenses ; ils apparaissent dans les zones fréquentielles correspondant aux multiples de 22-23 kHz qui confirme cette FME comme étant celle du fondamental. Ces caractéristiques (conférant aux signaux, lors de l'écoute en expansion de temps, une sonorité multitonale « grinçante ») sont en elles-mêmes très singulières ; parmi les 135 espèces que nous avons étudiées en Europe, en Amérique Centrale et dans l'ouest de l'Océan Indien depuis 1990 à raison de plusieurs milliers de séquences par an, nous n'avions jamais rencontré auparavant un tel phénomène. Une enquête auprès de quelques collègues (Yves Bas, Thierry Disca, Ludovic Jouve, Jean-François Julien, Gilles Sentenac, comm. pers.) analysant également de très nombreuses séquences de provenances très diverses, n'a révélé que quatre cas similaires en France (Hérault, Bourgogne) sur Pipistrellus kuhlii. Les signaux récoltés à Mayotte présentent quelques originalités : a) les composants n'ont pas la même distribution d'énergie tout au long de leurs durées respectives, souvent l'intensité est concentrée sur le début du composant 27,8 kHz et sur la fin du 24,7 kHz (Fig. 23, droite) ; ceci est souvent constaté chez le genre Plecotus (Barataud 2012) ou au sein de la famille des Phyllostomidés (BARATAUD et al. 2013), et résulte d'un filtrage différentiel des signaux dans le résonateur ; b) la structure (évolution de la fréquence tout au long de la durée) des composants n'est pas identique, étant parfois inversée : l'un peut être en FM montante alors qu'au même point temporel l'autre sera en FM descendante ; c) ces signaux à composants multiples sont dispersés dans une séquence de signaux sonar normaux émis par le même individu. Ces signaux atypiques peuvent-ils résulter d'un artefact post émission ? Plusieurs causes peuvent être envisagées :

a) un effet dû à la saturation ; c'est très peu probable, puisque beaucoup de ces signaux sont faibles, émis lorsque l'individu est éloigné ; ils s'insèrent juste avant ou après des signaux sonar « normaux » souvent plus intenses mais non saturés, provenant de la même source ;

b) un « recyclage » par le micro du détecteur de signaux hétérodyne sortant d'un détecteur voisin ; cette hypothèse est exclue car les observateurs étaient éloignés de plus de 100 mètres et portaient des écouteurs réduisant considérablement la portée du son sortant ;
c) un facteur inconnu (environnemental ou interne au détecteur) ; la probabilité est très faible que son effet se limite aux moments précis et rares où le type QFC 20-23 est présent, sur quelques signaux seulement au milieu d'autres normaux dans une même séquence.

Il semble ainsi plus probable que les caractéristiques de ces signaux relèvent d'une production à la source, en lien avec une configuration physiologique particulière au niveau de l'espèce (forme du larynx, filtrage dans le résonateur, vibration d'un organe créant un décalage de phases... ?) ; une cause due à l'individu (immaturité vocale d'un juvénile, malformation d'un adulte...) est à exclure dans ce cas grâce à la présence de signaux normaux émis par le même animal. Dans cette hypothèse, ces signaux à composants multiples pourraient avoir une vocation sociale car : a) ils sont émis de manière ponctuelle et aléatoire ; b) ils sont dispersés isolément ou par deux dans une séquence parmi les signaux sonar habituels ; c) ils n'apparaissent que lorsque deux individus de ce même taxon sont en présence.

Ces quatre différences avec les émissions du genre Chaerephon permettent d'avancer l'hypothèse d'un taxon non encore répertorié sur Mayotte. Nous n'avons contacté ce type acoustique qu'à quatre endroits ; cependant, sur le site de la retenue de Combani où nous sommes venus à trois reprises (1er, 5 et 15 novembre), ce taxon a été contacté à chaque fois. Sur chacune des 21 séquences récoltées, un seul individu est audible sauf sur les séquences avec présence de signaux multi harmoniques où deux individus sont présents ; ils transitent ou chassent de manière fugace (< 40 secondes) et souvent lointaine (vol élevé) parmi de nombreux Chaerephon. Les contacts ont souvent lieu au crépuscule : entre 18 h 17 et 18 h 35 à Combani, entre 18 h 25 et 18 h 55 à Doujani, entre 18 h 15 et 18 h 34 à La Palmeraie, et à 20 h 45 à Coconi (contact furtif, vol élevé avec rythme sonar de recherche passive).

L'utilisation de la QFC sur une FME basse et le comportement de chasse de haut vol déductible des séquences recueillies, sont typiques d'une espèce de taille moyenne à forte, dont la longueur de l'avant-bras, si la loi de l'allométrie est respectée, pourrait être de 40 à 45 mm.

Les seules espèces de Vespertilionidés présentes sur Madagascar, capables de haut vol, avec un avant-bras supérieur à 40 mm appartiennent au genre Scotophilus (S. cf. borbonicus, S. marovaza, S. robustus, S. tendrefana). Par ailleurs plusieurs espèces de Molossidés (Mops midas, M. leucostigma, Tadarida fulminans, Otomops madagascariensis, Chaerephon jobimena) ont une longueur moyenne d'avant-bras comprise entre 44 et 63 mm (GOODMAN 2011). Toutes ces espèces sont notées comme émettant à des fréquences différentes de la gamme 20-23 kHz.

Parmi ces espèces potentiellement candidates, Mops leucostigma est la seule à être connue à la fois sur Madagascar et dans les Comores (Anjouan et Mohéli) ; elle est représentée sur l'ensemble de sa distribution par des populations génétiquement homogènes (Ratrimomanarivo et al. 2008) et phylogénétiquement très proches des Chaerephon des Comores (Ammerman et al. 2013). Ses signaux sonar enregistrés par BENNETT & RUSS (2001) ont une FME de 31 kHz mais avec une largeur de bande de 16 kHz indicatrice d'un milieu encombré ; des conditions non naturelles d'enregistrements peuvent expliquer cette valeur de LB élevée, qui a pour conséquence de surestimer la FME réelle en QFC.

La validation de notre hypothèse nécessite l'identification formelle du taxon auteur de ce type acoustique sur Mayotte, l'hypothèse d'un comportement très atypique de Chaerephon pusillus n'étant pas à exclure étant donnée la plasticité acoustique de cette espèce. Si une espèce non encore répertoriée sur Mayotte existe, la recherche intensive de gîtes diurnes de toutes natures, et la pose régulière de filets sur des sites « naturels » stratégiques (par exemple le ponton de la retenue de Combani, qui a donné de bons résultats pour C. pusillus et près duquel évoluait le type QFC 20-23) pourraient permettre à terme la capture d'un individu.

3.4. Clé d'identification acoustique des signaux sonar des chiroptères de Mayotte

(voir Figures 7 & 8, 12 & 13, 22 & 23 pour les spectrogrammes des différentes structures, et Figure 24 pour nuages de points entre *T. mauritianus, Chaerephon* sp. et type acoustique QFC 20-23).

99



Figure 24.

Graphique bivarié (X = Fréquence du Maximum d'Energie ; Y = Largeur de Bande) montrant la distribution des valeurs mesurées sur les signaux de *Chaerephon pusillus/leucogaster*, de *Taphozous mauritianus* et du type acoustique QFC 20-23 kHz, dans différents comportements de vol naturels.

Légende : fond. = FME sur fondamental ; H1 = FME sur harmonique 1.

Légendes :

FMd : fréquence modulée descendante FME : fréquence du maximum d'énergie fond. : fondamental H1 : harmonique 1 LB : largeur de bande QFC : quasi fréquence constante

4. Conclusion : perspectives de suivis et recherches sur les chiroptères de Mayotte

Cette session d'études apporte de nombreuses informations mais soulève aussi des questions essentielles à la bonne compréhension de la guilde des chiroptères insectivores dans le contexte insulaire exiguë et perturbé qu'est Mayotte.

Des efforts devraient être consentis dans les prochaines années aux problématiques suivantes :

• *T. mauritianus* : meilleure connaissance des effectifs de cette espèce, de ses habitats de chasse et d'une éventuelle compétition alimentaire avec *C. pusillus* (dont la chasse en milieu urbain éclairé lui permet d'accéder aux lépidoptères nocturnes sur lesquels le Taphien pourrait être spécialisé) ;

• *C. pusillus* : meilleure connaissance de l'utilisation des habitats de chasse ; développer les solutions de cohabitation en gîtes anthropiques ; diffuser régulièrement des informations à destination des entreprises d'intervention sur les colonies, afin de les conseiller sur les modalités d'intervention à respecter : périodes sensibles (gestation et mise bas) et substances à éviter, pose de gîtes de substitution, etc. Une information plus large auprès du public pourrait permettre d'augmenter le niveau de tolérance et de révéler l'existence de nombreuses colonies ;

• *C. leucogaster* : recherche active de gîtes occupés par le genre *Chaerephon*, afin d'apprécier le réel statut de cette



espèce apparemment rare sur Mayotte : petites populations disséminées, en danger d'extinction et concurrencées par *C. pusillus* ? Individus isolés, égarés de Madagascar et se mêlant par défaut aux colonies de *C. pusillus* en générant éventuellement des hybrides ? Individus pionniers récents constituants progressivement une population locale ?

• *M. anjouanensis* : poursuivre les écoutes au détecteur dans les milieux forestiers de tous types sur Mayotte, afin de confirmer ou infirmer son absence ; étudier l'espèce sur Anjouan pour cerner ses éventuelles mœurs cavernicoles (qui seraient un facteur limitant sur Mayotte), et décrire ses émissions sonar ;

• type 20-23 kHz : recherche active de gîtes de toutes natures dans l'espoir de rencontrer un taxon non répertorié encore

sur Mayotte, dont les émissions acoustiques correspondraient au type décrit dans cette étude ; tentatives de pose régulière de filets sur des mâts de grande taille (10-11 m) sur le site du plan d'eau de Combani avec relevés acoustiques en parallèle pour augmenter à la fois les chances de capture et la quantité d'informations sur les émissions de ce taxon ; récolte d'enregistrements de *M. leucostigma* en vol de chasse sur Madagascar, Anjouan ou Mohéli afin de les comparer à ceux du type acoustique 20-23 kHz ;

• promouvoir la conservation des vieux arbres à fissures et cavités en milieux anthropisés.

Vue panoramique depuis le sommet du Mont Choungui.



Remerciements

Cette mission est le résultat d'un partenariat entre la DEAL de Mayotte et la Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères (SFEPM). Elle n'aurait pu avoir lieu sans la motivation d'Hélène Decat, responsable Milieux Naturels et Espaces Protégés, Unité biodiversité, Service Environnement et Prévention des Risques de la DEAL.

Nous devons aussi beaucoup à l'accueil chaleureux et la participation active des services en charge de la forêt sur Mayotte :

• l'Office National des Forêts : Alex Laizé et Miguel Lamalfa-Diaz que nous ne remercierons jamais assez pour leur dévouement quasi paternel ; Jean-Luc Leclerc et Houbiate Atoumane nous ont accompagnés sur le terrain ; Laurent Mercy, chef de la section de Mayotte, nous a accueilli dans ses locaux professionnels, haut lieu de notre étude sur le genre *Chaerephon* !

 le Service de Ressources Forestières du Conseil Départemental ; Jeannette Lartigue a coordonné avec beaucoup de gentillesse et de patience notre emploi du temps changeant avec celui des agents forestiers ; merci à Mchami Sammy et ses agents dévoués : Sanda Daoudou, Abdallah Mouhamiadi, Abdul-Hakim Ramadani, Issoufi Maoulida, Houssamoudine Amissi, Moussa Chamissidine, Ali Hamada, Ahamadi Sinani, Alhadhurina Saïndou, Quittabi Abdullatif, Mouridi Ousseni.

Plusieurs personnes des structures locales nous ont accompagnés sur le terrain : Hélène Decat, Guillaume Decalf, Yan Sauvalle et Brigitte Mortier (DEAL, SEPR) ; François Jeanne (GEPOMAY) ; Tanguy Nicolas (UICN) ; Antoine Rouillé (Naturalistes de Mayotte) ; Marjolaine Mure, Camille Millot et Lola Bayol (stagiaires à Oulanga Na Nyamba) ; Benoît Duperron et Abassi Dimassi (CBN de Mayotte). Merci à Hubert Mignot, géomaticien à la DEAL, pour ces services et conseils sur l'utilisation des outils cartographiques.

Steve Goodman nous a aimablement communiqué des informations précises sur le gîte à *C. leucogaster* de l'école de Poroani, des éléments bibliographiques et des échantillons de Molossidés des Comores et de Madagascar pour les futures analyses génétiques.. Merci à Yves Bas, Thierry Disca et Jean-François Julien pour leur apport d'informations sur les signaux multi harmoniques.

Toutes ces personnes ont contribué à faire de cette mission un excellent moment de partage scientifique et de convivialité humaine. Nous les remercions toutes chaleureusement.

<complex-block>

AMMERMAN, L.K., W.A. BRASHEAR & S.N. BARTLETT 2013. Further evidence for the basal divergence of Cheiromeles (Chiroptera: Molossidae). Acta Chiropterologica 15(2): 307–312.

ARLETTAZ, R. 1996. Feeding behaviour and foraging strategy of free-living mouseeared bats, Myotis myotis and Myotis blythii. Animal Behaviour 51: 1–11.

BAAGØE, H.J. 1987. The Scandinavian bat fauna: adaptative wing morphology and free flight in the field. In: Fenton, M.B., P. Racey & J.M.V. Rayner. (ed.). Recent advances in the study of bats. Cambridge University Press: 57-74.

BARATAUD, M. 1992. L'activité crépusculaire et nocturne de 18 espèces de chiroptères, révélée par marquage luminescent et suivi acoustique. Le Rhinolophe 9: 23-58.

BARATAUD, M. 1996. Ballades dans l'inaudible ; identification acoustique des chiroptères de France. 2 CD + livret 47 p. Ed. Sittelle, Mens.

BARATAUD, M. 2002. Méthode d'identification acoustique des chiroptères de France. CD + livret 14 p. Ed. Sittelle, Mens.

BARATAUD, M. 2012. Ecologie acoustique des chiroptères d'Europe. Identification des espèces, études de leurs habitats et comportements de chasse. Biotope, Mèze ; Muséum national d'histoire naturelle, Paris (collection Inventaires et biodiversité), 344 p.

BARATAUD, M., G. BEUNEUX, J.F. DESMET, P. FAVRE & S. GIOSA 2012. Etude des chiroptères de La Réunion. Rapport d'étude Pn-Réunion & SFEPM. 26 pp.

BARATAUD, M. & S. GIOSA 2013a. Eptesicus guadeloupensis : une espèce insulaire endémique en danger ? Le Rhinolophe 19 : 177 - 187. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11

BARATAUD, M. & S. GIOSA 2013b.Identification et écologie acoustique des chiroptères de La Réunion. Le Rhinolophe 19 : 147 - 175. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11

BARATAUD M., G. BEUNEUX, J.F. DESMET, P. FAVRE, S. GIOSA & S.G. ROUÉ 2014a. Découverte de signaux sonar d'un chiroptère inconnu sur l'île de La Réunion. Le Vespère 3 : 231-240. http://ecologieacoustique. fr/?page_id=11

BARATAUD, M. & S. GIOSA 2014. Etude acoustique des chiroptères de Guadeloupe : activité nocturne et utilisation de l'habitat. Le Vespère 4 : 241-252. http:// ecologieacoustique.fr/?page_id=11

BARATAUD, M., S. GIOSA, G. ISSARTEL & J. JEMIN 2014b. Bio évaluation des forêts de Martinique par l'étude de l'activité des guildes de chiroptères. Rapport final, SFEPM, Paris. 68 pp. http://ecologieacoustique.fr/?page_id=11

BARATAUD, M., S. GIOSA, F. LEBLANC, P. FAVRE & J.F. DESMET 2015. Identification et écologie acoustique des chiroptères de la Guadeloupe et de la Martinique (Antilles Françaises). Le Vespère 5 : 297-332. http:// ecologieacoustique.fr/?page_id=11 BARATAUD, M., S. GIOSA, F. LEBLANC, V. RU-FRAY, T. DISCA, L. TILLON, M. DELAVAL, A. HAQUART & M. DEWYNTER 2013. Identification et écologie acoustique des chiroptères de Guyane Française. Le Rhinolophe 19 : 103 - 145. http://ecologieacoustique. fr/?page_id=11

BENNETT, D. & J. Russ 2001. The bats of Madagascar. A field guide with descriptions of echolocation calls. Viper Press, U.K. 96 pp.

BLOOD, D.R. & D.A. Mc FARLANE 1988. A new method for calculating the wing area of bats. Mammalia 52 (4) : 600-603.

CHAPMAN, J.W., D.R. REYNOLDS, H. MOU-RITSEN, J.K. HILL, J.R. RILEY, D. SIVELL, A.D. SMITH, & I.P. WOIWOD 2008. Wind Selection and Drift Compensation Optimize Migratory Pathways in a High-Flying Moth. Current Biology 18, 514–518.

CONSERVATOIRE BOTANIQUE NATIONAL DE MAYOTTE 2014. Cartographie des milieux naturels et semi-naturels de Mayotte. Note Technique DEAL Mayotte. 7 pp.

ERWIN, L.E. 1982. Tropical forests: their richness in coleopteran and other arthropod species. The Coleopterists Bulletin 36(1): 74-75.

FENTON, M.B., G.P. BELL & D.W. THOMAS 1980. Echolocation and feeding behaviour of Taphozous mauritianus (Chiroptera: Emballonuridae). Canadian Journal of Zoology 58: 1774-1777.

GOODMAN, S.M. 2011. Les chauves-souris de Madagascar. Guide de leur distribution, biologie et identification. Association Vahatra. 129 pp.

GOODMAN, S.M. & F.H. RATRIMOMANARIVO 2007. The taxonomic status of Chaerephon pumilus from the western Seychelles: resurrection of the name C. pusillus for an endemic species. Acta Chiropterologica 9: 391–399.

GOODMAN, S.M., N. WEYENETH, Y. IBRAHIM, I. SAID, & M. RUEDI 2010. A review of the bat fauna of the Comoro Archipelago. Acta Chiropterologica 12(1): 117–141.

JACOBS, D.S., G.N. EICK, E.J. RICHARDSON & P.J. TAYLOR 2004. Genetic similarity amongst phenotypically diverse little freetailed bats, Chaerephon pumilus. Acta Chiropterologica 6(1): 13–21.

LEBOULENGER, F., F. LEUGE & D. MASSON 1990. Existe-t-il une bonne méthode pour mesurer les doigts des chauves-souris ? Le Rhinolophe 7 : 11-18.

LOUETTE, M. 2004. Mammifères. Pp. 65– 87, in La faune terrestre de l'archipel des Comores. (M. Louette, D. Meitre, and R. Locque, eds.). Musée royal de l'Afrique centrale, Tervuren, 456 pp.

LOWMAN, M.D. 1982. Seasonal variation in insect abundance among three Australian rain forests, with particular reference to phytofagous types. Australian Journal of Ecology 7: 353-361.

LUBIN, Y.D. 1978. Seasonal abundance and diversity of web-building spiders in relation to habitat structure on Barro Colorado island, Panama. Journal of Arachnology 6: 31-51.

MAC CRACKEN, G.F. & J.K. WESTBROOK 2002. Chasse de nuit. National Géographique. 6.6(33) : 100-109.

NORBERG, U.M. 1981. Flight, morphology in the ecological niche of some birds and bats. In: DAY, M.H. (ed.). Vertebrate Locomotion. London Academic Press. Symposia of the Zoological Society of London 48: 173-197. **Novotny, V. & Y. Basset 1998.** Seasonality of sap-sucking insects (Auchenorrhyncha, Hemiptera) feeding on Ficus (Moraceae) in a lowland rain forest in New Guinea. Oecologia 115: 514-522.

RAMASINDRAZANA, B., G. LE MINTER & E. LA-GADEC 2015. Documented occurrence of Taphozous mauritianus (E. Geoffroy, 1818) in Mayotte (Comoros Archipelago). Malagasy Nature 9: 109-110.

RATRIMOMANARIVO, F.H., S.M. GOODMAN, N. HOOSEN, P.J. TAYLOR & J. LAMB 2008. Morphological and molecular variation in Mops leucostigma (Chiroptera: Molossidae) of Madagascar and the Comoros: phylogeny, phylogeography, and geographic variation. Mitt. hamb. zoological Museum Institute 105 : 57-101.

RATRIMOMANARIVO, F.H., S.M. GOODMAN, W.T. STANLEY, T. NAIDOO, P.J. TAYLOR & J. LAMB 2009. Geographic and phylogeographic variation in Chaerephon leucogaster (Chiroptera: Molossidae) of Madagascar and the western Indian Ocean islands of Mayotte and Pemba. Acta Chiropterologica 11(1): 25–52.

REYNOLDS, A.M., D.R. REYNOLDS, A.D. SMITH & J.W. CHAPMAN 2010. Orientation Cues for High-Flying Nocturnal Insect Migrants: Do Turbulence-Induced Temperature and Velocity Fluctuations Indicate the Mean Wind Flow? PLoS ONE 5(12): e15758. doi:10.1371/journal.pone.0015758.

SCHNITZLER, H.U. & E.K.V. KALKO 2001. Echolocation by insect-eating bats. BioScience 51(7): 557-569.

TAYLOR, P.J., J. LAMB, D. REDDY, T. NAI-DOO, F. RATRIMOMANARIVO & S.M. GOODMAN 2009. Cryptic lineages of little free-tailed bats, Chaerephon pumilus (Chiroptera: Molossidae) from southern Africa and the western Indian Ocean islands. African Zoology 44(1): 55–70.

VAUGHAN, T.A. 1970. Flight patterns and aerodynamics. In: WINSATT, W.A. (ed.). Biology of bats. Academic Press, New-York: 1: 195-216.

UICN FRANCE 2013. Propositions pour une Stratégie biodiversité pour un développement durable de Mayotte. Diagnostic et enjeux. Mayotte, France. 120 pages. ISBN : 978-2-918105-28-2

WOOD, C.R. 2007. The biometeorology of high-altitude insects layers. PhD Thesis. 232 pp.