

RÉGULATION DE L'ACTIVITÉ REPRODUCTRICE DES ECTOPARASITES
PAR LE CYCLE DE REPRODUCTION DE L'HÔTE ET STRATÉGIE DE DISPERSION :
CAS DE *EUCAMPSIPODA MADAGASCARENSIS* (NYCTERIBIIDAE : DIPTERA) CHEZ
ROUSETTUS MADAGASCARIENSIS (PTEROPODIDAE : CHIROPTERA)

Faneva I. RAJEMISON^{1,2*}, Oliva S. NOROALINTSEHENO LALARIVONIAINA^{1,2},
Aristide ANDRIANARIMISA^{1,3} & Steven M. GOODMAN^{2,4}

¹ Université d'Antananarivo, Faculté des Sciences, Mention Zoologie et Biodiversité Animale, BP 906, Antananarivo 101, Madagascar. E-mails: iharantsoa.faneva@gmail.com, olivasantarni@gmail.com

² Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar

³ Wildlife Conservation Society, BP 8500, Antananarivo 101, Madagascar. E-mail: aristide@wcs.org

⁴ Field Museum of Natural History, 1400 South Lake Shore Drive, Chicago, Illinois 60605, USA. E-mail: sgoodman@fieldmuseum.org

* Auteur correspondant. E-mail: iharantsoa.faneva@gmail.com

SUMMARY.— *Ectoparasite reproductive activity in relation to host reproduction and dispersal: case of species of nycteribiid fly (Diptera) parasitizing Rousettus madagascariensis (Chiroptera: Pteropodidae).*— Details are presented on the reproductive biology of a bat fly, *Eucampsipoda madagascarensis* (Nycteribiidae) parasitizing *Rousettus madagascariensis*, a fruit bat endemic to Madagascar, specifically to examine possible synchronization of the host-parasite reproductive cycles. Data were collected at a cave in the Parc National d'Ankarana, northern Madagascar, used by the bat species as a day roost site. *Rousettus* were sampled on five occasions, at the end of the dry season (September 2014, 2015 and 2016), corresponding to its mating period, and during the rainy season (January 2015 and 2016), coinciding with the birth season and lactation period. The only nycteribiid fly identified from captured *R. madagascariensis* ($n = 1030$) was *E. madagascarensis* ($n = 5201$). Female flies were gravid during both seasons. During the bat mating period (dry season), gravid female flies showed no preference for hosts in reproductive or non-reproductive states. During the lactation period (rainy season), gravid flies disproportionately parasitized lactating females. During the mating period, as compared to the lactation period, male bats with scrotal testes were more parasitized by gravid flies than those with abdominal testes. These observations are discussed in relationship to shifts in host physiological states between these two seasonal periods and ectoparasite reproduction strategies. No evidence was found of expanded fly reproductive activity during the period it is presumed that this fruit bat disperses.

RÉSUMÉ.— Ce travail présente des détails sur la biologie de reproduction de la mouche ectoparasite, *Eucampsipoda madagascarensis* (Nycteribiidae), de *Rousettus madagascariensis*, une espèce de chauve-souris frugivore endémique de Madagascar. La synchronisation du cycle de reproduction de cet ectoparasite avec celui de son hôte est mise en exergue. Les données ont été recueillies sur *R. madagascariensis* utilisant une grotte comme gîte diurne dans le Parc National d'Ankarana, à l'extrême nord de Madagascar. Ce gîte a été échantillonné à cinq reprises, dont trois en fin de saison sèche (septembre 2014, 2015 et 2016), correspondant à la saison d'accouplement de la chauve-souris, et deux pendant la saison des pluies (janvier 2015 et 2016), coïncidant avec la période de mise bas et d'allaitement. Sur tous les individus de *R. madagascariensis* capturés au cours des différentes visites ($n = 1030$), une seule espèce de Nycteribiidae, *E. madagascarensis* ($n = 5201$), a été identifiée. La majorité des nyctéribies femelles collectées au cours de ces deux saisons sont gravides. Pendant la période d'accouplement de la chauve-souris (saison sèche), les mouches femelles gravides n'ont généralement de préférence ni pour l'hôte mâle ni pour l'hôte femelle. Mais pendant la période de mise bas et d'allaitement (saison des pluies), les nyctéribies gravides parasitent surtout les hôtes femelles allaitantes. Les hôtes mâles à testicules scrotaux sont plus parasités que ceux à testicules abdominaux par les nyctéribies gravides durant la période d'accouplement comparativement à la période de mise bas et d'allaitement. Nous donnons des explications sur la stratégie de reproduction de l'ectoparasite suivant le changement de l'état physiologique de l'hôte entre ces deux périodes de reproduction. Cependant, la stratégie de dispersion des ectoparasites n'est pas évidente si l'on tient compte d'une possibilité de dispersion des chauves-souris.

La reproduction fait partie des fonctions biologiques qui demandent des coûts énergétiques importants dans le cycle de vie d'un organisme sexué (Kunz & Orrell, 2004), y compris celui des parasites (Combes, 2001 ; Tinsley, 2004). Particulièrement pour ces derniers, comme ils dépendent entièrement de la qualité et de la quantité des ressources nutritives que fournissent leurs hôtes, il est évident que le processus de leur reproduction est influencé en partie par des facteurs dépendants de l'hôte tels que l'âge, le statut immunitaire ou le régime alimentaire (*e.g.* Crompton, 1987 ; Poulin, 1996 ; Izhar & Ben-Ami, 2015). Étant donné que ces facteurs sont liés au cycle biologique de l'hôte, les parasites ont souvent développé de leur côté des stratégies de reproduction adaptées au cycle de leur hôte pour leur succès reproductif (Combes, 2001 ; Tinsley, 2004). De ce fait, le cycle reproductif des parasites peut être synchronisé avec celui de leur hôte, par exemple les stades d'infection qui apparaissent plus dans la population hôte lorsqu'il y a une augmentation de la taille de la colonie pendant les périodes de reproduction. Il pourrait également en découler des avantages spécifiques liés aux changements physiologiques de l'hôte, qui pourraient stimuler l'activité reproductrice des parasites au cours de ces périodes.

Les Nycteribiidae (Diptera), qui sont des ectoparasites hématophages obligatoires des chauves-souris, dépendent strictement de leur hôte en termes d'habitat et de nutrition durant leur cycle de vie. Ils ont une stratégie de reproduction particulière caractérisée par la production d'une seule larve par génération (Dick & Patterson, 2006). En effet, presque tous les stades larvaires se déroulent à l'intérieur de l'abdomen de la femelle adulte, et la larve ou prépupe est ensuite déposée sur la paroi du gîte de la chauve-souris, pour pouvoir coloniser l'hôte après quelques métamorphoses dans le puparium (Hagan, 1951). En outre, les Nycteribiidae présentent différents niveaux de spécificité d'hôtes (Marshall, 1976, 1980). Certains Nycteribiidae peuvent être retrouvés chez différentes espèces de chauves-souris, à l'exemple de *Cyclopodia horsfieldi* qui parasite plusieurs chauves-souris frugivores du genre *Pteropus* (Pteropodidae) dans la région Sud-est de l'Asie (Olival *et al.*, 2013). D'autres changent fréquemment d'hôtes, comme les genres *Penicillidia* et *Nycteribia* de Madagascar, qui sont partagés entre *Miniopterus* spp. et *Myotis goudoti* (Vespertilionidae) (Tortosa *et al.*, 2013) étant donné que ces chauves-souris vivent en syntopie (Goodman, 2011 ; Goodman & Ramasindrazana, 2013). Pourtant, d'autres espèces de Nycteribiidae sont strictement parasites d'un seul hôte, tel est le cas des espèces du genre *Eucampsipoda* qui infestent les chauves-souris du genre *Rousettus* (Pteropodidae) des îles de l'océan Indien, dont l'association hôte-parasite est caractéristique de chaque espèce (Tortosa *et al.*, 2013). Ainsi, pour les Nycteribiidae spécifiques d'un seul hôte, la reproduction pourrait être régulée par le cycle de vie de ce dernier.

Les objectifs de cette étude visent à comprendre la relation entre l'activité reproductrice de la mouche ectoparasite aptère, *Eucampsipoda madagascariensis* (Nycteribiidae), et le cycle de reproduction de son hôte, *Rousettus madagascariensis* (Pteropodidae) et à identifier la présence éventuelle d'une stratégie de dispersion de cet ectoparasite en fonction du cycle de reproduction de l'hôte. *Rousettus madagascariensis* est une chauve-souris frugivore endémique de Madagascar et *E. madagascariensis*, ectoparasite monoxène, est le seul Nycteribiidae connu qui la parasite (Theodor, 1955, 1957 ; Tortosa *et al.*, 2013). Le stade adulte des Nycteribiidae se déroulant presque entièrement sur l'hôte (Ching & Marshall, 1968 ; Marshall, 1970 ; Dick & Patterson, 2006), *E. madagascariensis* peut alors servir de modèle d'étude pour la compréhension de la relation entre le cycle biologique de l'hôte et du parasite au sein de l'habitat naturel de l'hôte.

En effectuant des visites saisonnières dans une grotte localisée dans la partie Nord de Madagascar, où gîte une colonie importante de *R. madagascariensis*, nous voulons vérifier d'après ces objectifs si : 1) il y a une relation entre l'abondance des Nycteribiidae reproductifs et le statut de reproduction de l'hôte, 2) pour assurer leur dispersion les Nycteribiidae reproductifs seraient plus abondants sur les individus-hôtes qui vont se disperser.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

TRAVAUX SUR LE TERRAIN

Les échantillonnages de *Rousettus madagascariensis* ont été faits dans la Grotte des Chauves-souris (12°57,4' S et 49°07,1' E, alt. 100 m) du Parc National d'Ankarana, à l'extrême nord de Madagascar (Fig. 1). La colonie de *Rousettus* se trouvant dans cette grotte a été estimée entre 1600 et 2520 individus (Noroalintseho Lalarivoniaina *et al.*, 2017). Cinq visites saisonnières, dont trois en saison sèche (septembre 2014, 2015 et 2016) et deux en saison humide (janvier 2015 et 2016), ont été réalisées. La saison sèche correspond à la période générale d'accouplement de *R. madagascariensis*, et la saison humide correspond à la période de mise bas et d'allaitement. Les périodes d'échantillonnage ont compté 8 à 10 séances de capture par visite.

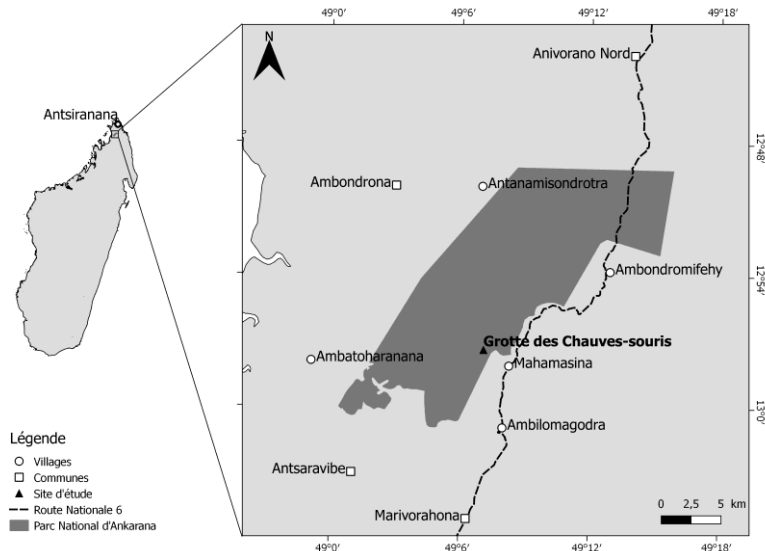


Figure 1.— Localisation de la Grotte des Chauves-souris d'Ankarana, Nord de Madagascar (Source : base de données de REBIOMA, élaborée par F. I. Rajemison en 2016).

Les captures des chauves-souris ont été effectuées au moyen d'un piège harpe (cadre métallique de 1 m x 1 m, à hauteur réglable), placé à l'intérieur de la grotte près du dortoir de *R. madagascariensis*, dans un passage étroit, lieu de sortie et de rentrée de ces animaux. Le piège a été déployé soit à la tombée de la nuit (vers 18h00 quand les chauves-souris commencent à sortir) ou avant l'aube (vers 03h00, lorsqu'elles regagnent leur gîte). Ces deux moments de capture ont été alternés à chaque séance de capture afin d'obtenir un échantillonnage homogène sur la répartition de la classe d'âge et du sexe de *R. madagascariensis*. Le piège a été surveillé pendant la séance de capture et chaque fois qu'une chauve-souris a été piégée, elle a été immédiatement mise dans un sac en tissu propre, afin d'éviter les échanges d'ectoparasites entre hôtes. Le piège a été fermé après la capture d'une trentaine d'individus par séance.

L'âge et le sexe des individus de *R. madagascariensis* capturés ont été déterminés. La détermination de l'âge est basée sur la structure de l'ossification de l'articulation des doigts (Anthony, 1988) et celle du sexe par l'observation des organes génitaux externes et des caractères sexuels secondaires. Le statut de reproduction des individus adultes a été également examiné. Chez les femelles, la grossesse a été identifiée par observation visuelle et palpation abdominale et la lactation par observation de leurs mamelles et la présence de leurs petits encore accrochés à elles. Chez les mâles, la position des testicules, en position abdominale ou scrotale, a été notée. Chez les chauves-souris, ceci est en relation directe avec la spermatogenèse, le cycle de reproduction et l'âge de maturité sexuelle des mâles (Racey, 1988).

Pour la collecte des ectoparasites, les différentes parties du corps (tête, oreilles, patagium, pieds, dos et ventre) de chaque individu de *R. madagascariensis* capturés ont été minutieusement examinées, et toutes les mouches ont été collectées à l'aide d'une pince fine. Chaque sac contenant les chauves-souris capturées a été également inspecté au cas où des ectoparasites s'y fixaient, puis ils ont aussi été collectés et comptés parmi les résultats de l'individu correspondant. Pour chaque individu-hôte, les mouches collectées ont été conservées dans un tube de 1,5 ml contenant de l'éthanol 90 %. En outre, après leur utilisation, tous les sacs ont été retournés de l'intérieur, lavés puis exposés au soleil dans le but d'éliminer les ectoparasites qui s'y trouveraient encore et de limiter les échanges d'ectoparasites entre les individus-hôtes piégés durant deux sessions de captures consécutives.

Après toutes les manipulations décrites précédemment, de l'eau sucrée et de la banane ont été données aux chauves-souris, puis elles ont toutes été relâchées au voisinage de l'entrée de la grotte pour qu'elles retrouvent leur gîte diurne.

TRAVAUX DE LABORATOIRE

L'identification spécifique et la différenciation des sexes des Nycteribiidae ont été basées sur les clés de détermination de Theodor (1955, 1957). Les mouches femelles avec une prépupe (larve) sont facilement reconnaissables à la loupe, notamment par le renflement de leur abdomen blanchâtre. Ce caractère a permis de distinguer les femelles gravides (avec une prépupe) de celles non-gravides (sans prépupe).

ANALYSES DE DONNÉES

Au cours de cette étude, seules les Nycteribiidae femelles ont été prises en compte dans les analyses, les mâles ont été exclus. Les Nycteribiidae femelles avec une prépupe sont considérées comme reproductives (Duvallat & Baldacchino, 2017). Dans les analyses statistiques, les données de toutes les visites de septembre (2014, 2015 et 2016) ont été combinées et considérées comme étant celles de la période d'accouplement (= saison sèche) ; de même pour celles de janvier (2015 et 2016), elles sont associées à la période de mise bas et d'allaitement (= saison de pluies) de *R. madagascariensis*. Toutes les analyses ont été réalisées avec le logiciel R 3.4 (R Core Team, 2016).

Pour déterminer le stade de reproduction dominant en effectif chez les Nycteribiidae femelles, le test du Khi-deux de conformité a été utilisé pour comparer la proportion de celles avec une prépupe et sans prépupe. Cette analyse a été effectuée sur les adultes de *R. madagascariensis* pour chaque période de reproduction (période d'accouplement, période de mise bas et d'allaitement) et chaque stade reproductif de l'hôte (mâles à testicules scrotaux et abdominaux, femelles gravides et non-gravides, incluant les femelles allaitantes de janvier).

Afin de déterminer la variation de la proportion des Nycteribiidae femelles avec une prépupe selon le statut et la période de reproduction de l'hôte, le test du Khi-deux de Pearson a été utilisé. Pour la variation suivant le statut de reproduction de l'hôte, ce test a été effectué séparément pour chaque période de reproduction, d'une part entre les hôtes mâles à testicules scrotaux et abdominaux, et d'autre part entre les hôtes femelles gravides, non-gravides et/ou allaitantes. Pour la variation suivant la période de reproduction de l'hôte, ce test a été réalisé sur les hôtes mâles à testicules scrotaux, sur ceux à testicules abdominaux, sur les hôtes femelles gravides et sur celles non-gravides et/ou allaitantes, entre la période d'accouplement et la période de mise bas et d'allaitement. Les chauves-souris nouveau-nées, présentes pendant la saison humide, et la totalité des sub-adultes des deux saisons ont été exclus étant donné qu'ils ne sont pas encore sexuellement matures, donc ne présentant pas encore des signes de reproduction bien définies, mais également pour éviter l'effet de l'interaction des variables, notamment avec l'âge de l'hôte.

Pour la possible stratégie de dispersion des Nycteribiidae par rapport au cycle de développement de *R. madagascariensis*, la proportion des femelles avec une prépupe sur les individus-hôtes qui vont se disperser a été comparée avec celle des individus-hôtes qui vont rester dans la colonie au moyen du test du Khi-deux de Pearson. Après la période d'accouplement, les mâles qui ont atteint leur maturité sexuelle (adultes) se dispersent pour rejoindre une colonie de célibataires et les femelles forment une colonie de maternité. Ce phénomène est observé chez *R. aegyptiacus*, une espèce distribuée dans différentes régions africaines et de la péninsule arabe (Kwiecinski & Griffiths, 1999), qui est phylogénétiquement proche de *R. madagascariensis* (Giannini & Simmons, 2003). Les hôtes mâles (adultes et sub-adultes) de la période d'accouplement sont alors considérés comme allant quitter la colonie et les hôtes femelles (adultes et sub-adultes) comme allant y rester. Les sub-adultes de la période d'accouplement (septembre) atteindront sûrement leur âge adulte après la reproduction (janvier). Ainsi les mâles de cette classe d'âge en septembre ont été également considérés comme des individus qui vont se disperser.

RÉSULTATS

RÉSULTATS DES CAPTURES

Au total, 1030 individus de *Rousettus madagascariensis* ont été capturés dans la Grotte des Chauves-souris d'Ankarana pendant les cinq visites (septembre 2014, 2015, 2016 et janvier 2015, 2016) (Tab. I). Parmi les adultes, le nombre de mâles est relativement plus élevé en septembre qu'en janvier. Ceci indique que les mâles adultes sont ceux qui quittent la colonie avant la période de mise bas et d'allaitement (janvier). Parmi les femelles, les individus gravides sont relativement moins nombreux pendant les visites de septembre que durant celles de janvier (Tab. II) ; les mâles à testicules scrotaux y sont relativement nombreux. En janvier, les femelles non-gravides sont relativement nombreuses, et se ce sont surtout celles qui ont récemment donné naissance, allaitantes et qui portent encore leurs petits avec elles ; les femelles gravides ne sont représentées que par quelques individus. La plupart des quelques mâles capturés en janvier ont des testicules scrotaux.

TABLEAU I

Nombres de Rousettus madagascariensis capturés dans la Grotte des Chauves-souris du Parc National d'Ankarana durant différentes visites, représentés suivant les classes d'âge par sexe. FA : femelles adultes, MA : mâles adultes, FSA : femelles sub-adultes, MSA : mâles sub-adultes, FN : femelles nouveau-nées.

Période de reproduction de l'hôte	Visites	Classe d'âge par sexe de <i>R. madagascariensis</i>						Total
		FA	MA	FSA	MSA	FN	MN	
Période d'accouplement	Sept. 2014	68	122	37	25	-	-	252
	Sept. 2015	51	87	39	12	-	-	189
	Sept. 2016	32	82	22	1	-	-	137
	Total	151	291	98	38	-	-	578
Période de mise bas et d'allaitement	Janv. 2015	86	49	1	4	25	33	198
	Janv. 2016	121	27	5	6	48	47	254
	Total	207	76	6	7	73	80	452

TABLEAU II

*Nombres de Rousettus madagascariensis adultes capturés dans la Grotte des Chauves-souris du Parc National d'Ankarana pendant différentes visites saisonnières, catégorisés par statut de reproduction (état de gestation chez les femelles et position des testicules chez les mâles). * : 155 individus femelles parmi les 193 non-gravides sont post-gravides, portent leurs petits avec elles et sont allaitantes.*

Périodes de reproduction de l'hôte	Visites	Femelles non-gravides	Femelles gravides	Mâles à testicules abdominaux	Mâles à testicules scrotaux	Total
Période d'accouplement	Sept. 2014	66	3	56	41	166
	Sept. 2015	49	2	15	53	119
	Sept. 2016	18	15	8	56	97
	Total	133	20	79	150	382
Période de mise bas et d'allaitement	Janv. 2015	82	4	10	9	105
	Janv. 2016	111	16	5	24	156
	Total	193*	20	15	33	261

TABLEAU III

Nombres et proportions d'Eucampsipoda madagascariensis femelles collectées sur Rousettus madagascariensis et catégorisées par saison et statut de reproduction dans la Grotte des Chauves-souris du Parc National d'Ankarana.

Périodes de reproduction de l'hôte	Visites	<i>E. madagascariensis</i> femelles	
		Sans prépupe (%)	Avec prépupe (%)
Période d'accouplement	Sept. 2014	145 (25,1)	432 (74,9)
	Sept. 2015	79 (17,1)	382 (82,9)
	Sept. 2016	65 (16,7)	325 (83,3)
	Total	289 (20,2)	1139 (79,8)
Période de mise bas et d'allaitement	Janv. 2015	99 (29,3)	239 (70,7)
	Janv. 2016	100 (18,9)	428 (81,1)
	Total	199 (23,0)	667 (77,0)

ACTIVITÉ REPRODUCTRICE D'*E. MADAGASCARENSIS*

Eucampsipoda madagascariensis a été le seul Nycteribiidae identifié sur *R. madagascariensis* durant les cinq visites. Ce résultat a été également obtenu par de nombreux auteurs, ce qui montre que ce diptère parasite uniquement cette espèce de chauve-souris (Theodor, 1955, 1957 ; Tortosa *et al.*, 2013 ; Rajemison *et al.*, 2017a, 2017b).

Les proportions des femelles d'*E. madagascariensis* avec une prépupe (reproductives) durant les différentes visites à Ankarana sont données dans le Tableau III. La majorité des mouches

les femelles sont reproductives aussi bien pendant la période d'accouplement (79,8 % ; Khi-deux de conformité : $\chi^2 = 505,95$, ddl = 1, $P < 0,0001$) que pendant la période de mise bas et d'allaitement (77,0 % ; $\chi^2 = 252,91$, ddl = 1, $P < 0,0001$) de *R. madagascariensis*. La variation de la proportion des mouches reproductives qui parasitent l'hôte selon son statut de reproduction est montrée sur la Figure 2.

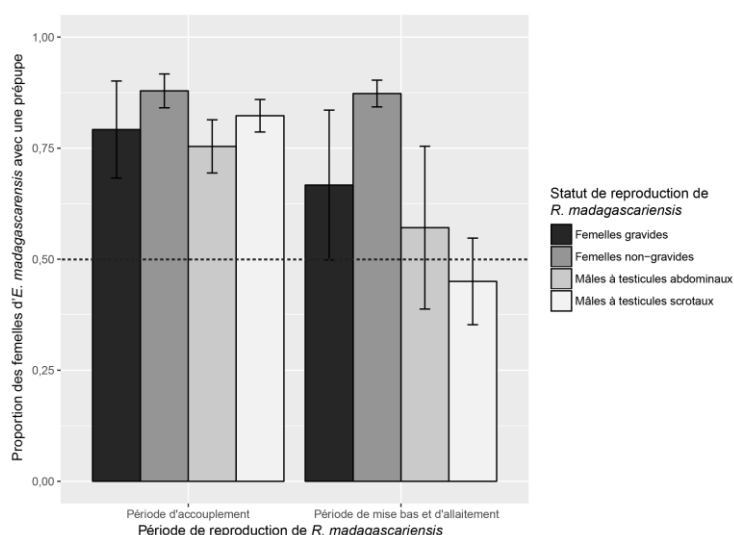


Figure 2.— Variation de la proportion d'*Eucampsipoda madagascariensis* femelles avec une prépupe en fonction du statut de reproduction de *Roussettus madagascariensis*, capturées dans la Grotte des Chauves-souris du Parc National d'Ankarana pendant différentes périodes. La majorité (80 %) des femelles non-gravides de l'hôte pendant la période de mise bas et d'allaitement sont allaitantes. Les barres représentent les intervalles de confiance (95 %). La ligne en pointillée représente l'égalité de proportion des mouches femelles avec une prépupe et celles sans prépupe.

Période d'accouplement

Pendant la période d'accouplement de *R. madagascariensis*, la majorité des femelles d'*E. madagascariensis* qui parasitent les femelles de l'hôte sont reproductives, aussi bien sur les individus non-gravides (87,9 % ; Khi-deux de conformité : $\chi^2 = 161,46$, ddl = 1, $P < 0,0001$) que sur les gravides (79,2 % ; $\chi^2 = 18,13$, ddl = 1, $P < 0,0001$). Il n'y a pas de relation entre l'abondance des mouches femelles reproductives et l'état de gestation des femelles de *R. madagascariensis*, au moins pendant la période d'accouplement (Khi-deux de Pearson : $\chi^2 = 2,17$, ddl = 1, $P = 0,141$).

Chez les mâles de *Roussettus*, les femelles reproductives d'*E. madagascariensis* sont plus abondantes que les non-reproductives, que ce soit sur ceux à testicules abdominaux (75,4 % ; Khi-deux de conformité : $\chi^2 = 51,26$, ddl = 1, $P < 0,0001$) que sur ceux à testicules scrotaux (82,3 % ; $\chi^2 = 175,28$, ddl = 1, $P < 0,0001$). Ces Nycteribiidae femelles ne présentent aucune préférence pour ces deux types de mâles (Khi-deux de Pearson : $\chi^2 = 3,68$, ddl = 1, $P = 0,055$).

Période de mise bas et d'allaitement

Les femelles reproductives d'*E. madagascariensis* prédominent sur celles qui sont non-reproductives chez les hôtes femelles post-gravides essentiellement allaitantes, pendant la période de mise bas et d'allaitement (87,3 % ; Khi-deux de conformité : $\chi^2 = 262,51$, ddl = 1, $P < 0,0001$). Cette différence de proportion n'est pas observée sur les femelles encore gravides de *R. madagascariensis* (66,7 % ; $\chi^2 = 3,33$, ddl = 1, $P = 0,068$). Ainsi, les mouches reproductives ont

généralement une préférence pour les femelles post-gravides allaitantes de l'hôte que pour celles qui sont encore gravides (Khi-deux de Pearson : $\chi^2 = 8,35$, ddl = 1, P = 0,004).

Cependant, les mêmes proportions de femelles reproductives et non-reproductives d'*E. madagascariensis* sont trouvées aussi bien sur les mâles à testicules abdominaux (57,1 % ; Khi-deux de conformité : $\chi^2 = 0,57$, ddl = 1, P = 0,450) que sur ceux à testicules scrotaux (45,0 % ; $\chi^2 = 1,00$, ddl = 1, P = 0,317), et cela contrairement aux différences observées pendant la période d'accouplement. Les mouches reproductives n'ont pas de préférence entre ces hôtes mâles pendant la période de mise bas et d'allaitement (Khi-deux de Pearson : $\chi^2 = 0,85$, ddl = 1, P = 0,356).

Variation des proportions entre les périodes de reproduction

L'abondance relative des femelles reproductives d'*E. madagascariensis* sur les femelles gravides de *R. madagascariensis* ne montre pas de variation significative entre la période d'accouplement et celle de mise bas et d'allaitement (Khi-deux de Pearson : $\chi^2 = 1,01$, ddl = 1, P = 0,316). Il en est de même sur les femelles non-gravides de l'hôte, où les individus non-gravides en janvier sont ceux qui sont post-gravides et allaitantes ($\chi^2 = 0,02$, ddl = 1, P = 0,895).

Sur les hôtes mâles à testicules abdominaux, les mêmes proportions de femelles reproductives d'*E. madagascariensis* ont été trouvées tant durant la période d'accouplement que durant celle de mise bas et d'allaitement ($\chi^2 = 3,28$, ddl = 1, P = 0,070). En revanche, sur ceux à testicules scrotaux, les proportions sont significativement différentes entre ces deux périodes, où les mouches reproductives parasitent plus ces hôtes mâles pendant la période d'accouplement que pendant celle de mise bas et d'allaitement ($\chi^2 = 58,28$, ddl = 1, P < 0,0001).

STRATÉGIE DE DISPERSION D'*E. MADAGASCARIENSIS* VIS À VIS DE LEUR HÔTE

Pendant la période d'accouplement (septembre), la proportion de femelles reproductives d'*E. madagascariensis* sur les mâles de *Rousettus* (qui sont présumés être moins philopatryques que les femelles car ils se dispersent et quittent la colonie) est moins élevée (77,7 %) que celle sur les femelles (83,9 %). Ces deux proportions montrent une différence significative entre ces hôtes (Khi-deux de Pearson : $\chi^2 = 6,95$, ddl = 1, P = 0,008). Les mouches reproductives ont alors une plus grande préférence pour les femelles adultes et sub-adultes de l'hôte que pour les mâles adultes et sub-adultes, qui sont susceptibles de se disperser.

DISCUSSION

Les résultats de capture de *Rousettus madagascariensis* ont permis de déterminer la période de reproduction de cette chauve-souris dans le Nord de Madagascar. En septembre, à l'exception de la visite de 2014, la majorité des mâles présentaient des testicules scrotaux. Quelques femelles étaient en stade moyen de leur grossesse, sûrement des individus s'étant accouplés précocement étant donné que la majorité des femelles n'étaient pas visiblement gravides. Ces observations indiquent que le mois de septembre est compris dans la période générale d'accouplement de *R. madagascariensis*. De plus, étant donné que la période de gestation est estimée à environ 105 jours (Kingdon, 1974), le mois de septembre se situe alors vers la fin de la saison d'accouplement, pendant laquelle le sex-ratio est en faveur des mâles (Noroalintseho Lalarivoniaina *et al.*, 2018). En janvier, quelques femelles étaient encore gravides, probablement suite à un accouplement tardif étant donné que la majorité des femelles ont déjà donné naissance. Cette période correspond ainsi à la période de mise bas et d'allaitement, le sex-ratio des adultes étant en faveur des femelles pendant cette période (Noroalintseho Lalarivoniaina *et al.*, 2018).

Une tendance nette de la régulation de l'activité reproductrice d'*Eucampsipoda madagascariensis* par le cycle de reproduction de *R. madagascariensis* est observée. Pendant la

période d'accouplement de l'hôte, l'activité reproductrice de la mouche est élevée, caractérisée par l'abondance des femelles reproductives, mais qui n'ont de préférence ni pour les individus hôtes reproductifs, ni pour les non-reproductifs. Par contre, pendant la période de mise bas et d'allaitement, l'activité reproductrice d'*E. madagascarensis* est significativement plus élevée sur les femelles de *Rousettus* qui ont récemment donné naissance et qui sont encore allaitantes. Cette observation montre que *E. madagascarensis* synchronise à un certain niveau son cycle de reproduction avec celui de *R. madagascariensis*. De cela découle que les femelles de cette Nycteribiidae maximisent leur effort de reproduction sur les femelles de l'hôte qui ont récemment donné naissance et qui sont allaitantes, comme observé chez d'autres Nycteribiidae et Acari de chauves-souris (Christe *et al.*, 2000 ; Lourenço & Palmeirim, 2008).

Quatre hypothèses possibles peuvent être émises pour expliquer l'attraction des femelles reproductives d'*E. madagascarensis* pour les femelles allaitantes de *R. madagascariensis* : 1) ces hôtes femelles possèdent probablement des conditions physiologiques et chimiques particulières qui pourraient servir de stimulants pour la reproduction de la mouche ; 2) l'arrivée des nouveau-nés dans la population hôte offre aux mouches reproductives de nouveaux hôtes à exploiter ; 3) les mouches reproductives pourraient bénéficier de la vulnérabilité des nouveau-nés (faiblesse de la défense contre les ectoparasites) afin d'y facilement prendre leurs repas sanguins ; 4) les mouches reproductives pourraient tirer profit de l'investissement énergétique de l'hôte pour les soins maternels.

1.- Chez les mammifères, la réussite des processus de la reproduction exige des femelles une acquisition importante de ressources nutritives (Lee, 1987 ; Randolph *et al.*, 1995 ; Speakman, 2008). Ces ressources doivent généralement être élevées chez les femelles allaitantes (Hood *et al.*, 2006) qui doivent subvenir aux besoins nutritionnels de leur petit pour la croissance en augmentant leur ration alimentaire (Korine *et al.*, 2004 ; Speakman, 2008 ; Rödel *et al.*, 2016). Or, il est connu que les parasites utilisent les ressources de l'hôte pour accomplir leurs propres fonctions biologiques, particulièrement pour l'alimentation et la reproduction (Ruesch *et al.*, 2012 ; Dlugosz *et al.*, 2014 ; Postawa & Nagy, 2016). En effet, les Nycteribiidae étant vivipares (Hagan, 1951) et hématophages (Dick & Patterson, 2006), le développement de la larve dans l'utérus de la mouche adulte est alors entièrement assuré par la qualité des nutriments dans le repas sanguin, qui dépend secondairement des ressources de l'hôte. Il a été démontré chez *R. aegyptiacus* que leur sang est nutritionnellement et physiologiquement pauvre pendant l'hiver et vers le début du printemps, correspondant à la période où la nourriture demeure rare (Korine & Arad, 1999). À Ankarana, les fruits sont peu disponibles pendant la saison sèche (période d'accouplement) et abondants pendant la saison humide (période de mise bas et d'allaitement).

2.- Les hôtes femelles allaitantes sont toujours avec leurs petits accrochés à leur poitrine (au moins jusqu'à un certain âge). Le fait d'infester ces hôtes femelles permettrait alors aux mouches reproductives de coloniser plus d'individus hôtes. En effet, étant non volantes, les mouches femelles déposent leur larve à proximité du gîte de la chauve-souris hôte (Dick & Patterson, 2006), l'agrégation des hôtes femelles adultes et les nouveau-nés dans la colonie sont alors favorables à la dispersion horizontale (mère au petit des chauves-souris) des mouches.

3.- L'association de la mère allaitante avec son petit chez *R. madagascariensis* fait que les individus d'*E. madagascarensis* qui parasitent la mère peuvent également exploiter le petit. Les mouches reproductives sur la mère peuvent alors se déplacer aisément sur le petit et inversement, et la surface pour l'infestation devient ainsi plus importante. L'attraction des mouches reproductives pour la mère pourrait alors être facultative et moins bénéfique que le fait de prendre le repas sanguin sur le petit, étant donné que les jeunes sont moins performants pour l'auto-toiletage que les adultes (Christe *et al.*, 2000). En effet, la fourrure des nouveau-nés est moins dense et facilement accessible pour le repas sanguin. Cela pourrait offrir plus de sécurité pour les mouches reproductives de s'abriter sur la mère et de se nourrir sur le petit. Cependant, le toilettage

du petit fait par la mère (épouillage) existe chez les chauves-souris, mais sa fréquence diminue considérablement pendant la période d'allaitement chez certaines espèces pour compenser les coûts énergétiques élevés de l'allaitement (McLean & Speakman, 1997). Etant donné que la femelle de *Rousettus* garde son petit accroché sur elle durant plusieurs mois (Kulzer, 1958), et *Eucampsipoda* peut produire une larve environ tous les 3 jours (Ching & Marshall, 1968), les mouches pourraient alors bénéficier de l'association mère-petit pendant un certain temps pour maximiser leur reproduction.

4.- Chez les mammifères, les soins maternels, y compris l'allaitement, sont des processus coûteux en matière de temps et d'énergie (Gittleman & Thompson, 1988 ; Kurta *et al.*, 1989 ; Speakman, 2008). Les dépenses énergétiques pour enlever les parasites sont également considérables (Giorgi *et al.*, 2001 ; Godinho *et al.*, 2013). En termes d'allocation d'énergie, les femelles de l'hôte ont donc intérêt à investir plus dans la production de lait et la réalisation des autres aspects de soins maternels pour assurer la survie de leur progéniture plutôt que de dépenser de l'énergie pour épouiller les ectoparasites de leur petit, même si en général les nouveau-nés sont déjà moins parasités que les adultes (Rajemison *et al.*, 2017a). Ainsi, la survie des mouches reproductives et le développement larvaire chez les femelles de l'hôte seraient plus assurés.

Chez les mâles de *R. madagascariensis*, l'activité reproductrice des mouches a considérablement diminué sur ceux à testicules scrotaux pendant la période de mise bas et d'allaitement en comparaison avec celle de la période d'accouplement. La position des testicules de *R. madagascariensis* varie en fonction de l'âge : généralement les sub-adultes ont des testicules abdominaux et les adultes des testicules scrotaux d'après les observations sur le terrain. Ceci est également observé chez *R. aegyptiacus* en Afrique et Arabie (Kwiecinsky & Griffiths, 1999). Les mâles sexuellement matures (à testicules scrotaux) sont les mâles reproducteurs, et la spermatogenèse a lieu principalement pendant la période d'accouplement (Mutere, 1968). Cependant, il est connu que la spermatogenèse est régulée par les sécrétions hormonales (Kawamoto, 2003). D'après les résultats obtenus pendant la période d'accouplement, l'activité reproductrice d'*E. madagascarensis* n'est pas régulée par le statut de reproduction des mâles de *R. madagascariensis*, donc ne serait pas influencée par les activités hormonales des hôtes mâles. Pourtant, les mouches ectoparasites de la famille des Streblidae infestent davantage les chauves-souris mâles à testicules scrotaux (Patrício *et al.*, 2016), en raison certainement de l'immunosuppression causée par le taux élevé de testostérone qui rend ces mâles susceptibles d'être plus parasités (Klein, 2004). La diminution significative de l'activité reproductrice d'*E. madagascarensis* sur les hôtes mâles pendant la période de mise bas et d'allaitement serait due à une stratégie adaptative de la reproduction pour une préférence envers les femelles allaitantes de l'hôte (cf. activité reproductrice d'*E. madagascarensis* sur les femelles de l'hôte, mentionnée plus haut).

Concernant l'éventuelle stratégie de dispersion d'*E. madagascarensis*, nos analyses n'ont pas montré de préférence des mouches reproductives pour les individus-hôtes qui vont se disperser. Ces mouches pourraient donc plus opter pour une exploitation maximale des individus-hôtes disponibles dans la colonie plutôt que coloniser les individus qui vont se disperser. Certes, une stratégie de dispersion des mouches existe peut-être mais elle pourrait ne pas être en relation avec la dispersion des chauves-souris.

Cependant, la stratégie de reproduction des Nycteribiidae ne se résume pas uniquement en une adaptation par rapport au cycle de reproduction de l'hôte ; elle serait également conditionnée par les paramètres écologiques dans le milieu où vit l'hôte. Lourenço & Palmeirim (2008) ont mis en évidence la variation, en fonction de la température et de la saisonnalité, de l'activité reproductrice de deux espèces de Nycteribiidae, *Nycteribia schmidlii* et *Penicillidia conspicua*, qui parasitent *Miniopterus schreibersii* (Miniopteridae) dans les régions tempérées. Ils ont montré qu'au cours d'un cycle annuel, pendant la période durant laquelle la température est la plus basse,

les chauves-souris hôtes sont relativement moins actives et , parallèlement, l'activité reproductrice des Nycteribiidae est moindre, voire nulle. De telles informations sont encore lacunaires dans le cadre de cette étude réalisée à Ankarana.

CONCLUSION

La présente étude a permis d'apporter des informations sur le cycle de développement d'une espèce de Nycteribiidae, *Eucampsipoda madagascariensis*, qui parasite une chauve-souris, *Rousettus madagascariensis*, une espèce de Pteropodidae endémique à Madagascar. Un aperçu de la stratégie de reproduction de la mouche est mis en exergue, notamment les relations entre son activité de reproduction et le cycle de reproduction de son hôte. La stratégie de dispersion de cette mouche n'est pas démontrée dans cette étude, et nécessite sûrement d'autres collectes de données coïncidant avec le moment de dispersion des chauves-souris pour obtenir des informations plus pertinentes. Il est également recommandé d'effectuer des études durant la période de gestation de *R. madagascariensis* (novembre et décembre) et pendant la saison correspondant à l'hiver austral à Madagascar (avril à août) pour compléter les données recueillies jusqu'à maintenant.

REMERCIEMENTS

Nos remerciements vont à Madagascar National Parks et à la Direction Générale des Forêts pour la délivrance des permis de recherche (N° 231/14/MEF/SG/DGF/DCB.SAP/SCB, N° 208/15/MEEMF/SG/DGF/DAPT/SCBT et N° 179/16/MEEF/SG/DGF/DSAP/SCB.Re), à la Mention Zoologie et Biodiversité Animale de l'Université d'Antananarivo pour les aides administratives et au Directeur du Parc National d'Ankarana, Nicolas Salo, pour nous avoir donné l'autorisation d'accès sur le site d'étude. Nous sommes reconnaissants envers Yasser Anbdou, Sandrot Beravoana, Astelin Rajoby et Elidiot Razafimandimby pour leur aide à Ankarana. Les travaux sur le terrain ont été associés à un projet financé par une bourse d'Alexander von Humboldt Research pour S.M. Goodman et aux projets de thèse de doctorat des deux premiers auteurs financés par une subvention octroyée par Helmsley Charitable Trust à travers l'Association Vahatra. Pour leurs commentaires sur une version antérieure de ce manuscrit, nous sommes reconnaissants envers Christian Erard, Beza Ramasindrazana et deux relecteurs anonymes. Nous remercions également Marie Jeanne Raherilalao de nous avoir aidés pour la correction du texte.

RÉFÉRENCES

- ANTHONY, E.L.P. (1988).— Age determination in bats. Pp. 47-58 in: T.H. Kunz (ed). *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- CHING, L.M. & MARSHALL, A.G. (1968).— The breeding biology of the bat-fly *Eucampsipoda sunaicum* Theodor, 1955 (Diptera: Nycteribiidae). *Malayan Nat. J.*, 21: 171-180.
- CHRISTE, P., ARLETTAZ, R. & VOGEL, P. (2000).— Variation in intensity of a parasitic mite (*Spinturnix myotis*) in relation to the reproductive cycle and immunocompetence of its bat host (*Myotis myotis*). *Ecol. Lett.*, 3: 207-212.
- COMBES, C. (2001).— *Parasitism. The ecology and evolution of intimate interactions*. University of Chicago Press, Chicago.
- CROMPTON, D.W.T. (1987).— Host diet as a determinant of parasite growth, reproduction and survival. *Mammal Rev.*, 17: 117-126.
- DICK, C.W. & PATTERSON, B.D. (2006).— Bat flies: obligate ectoparasites of bats. Pp. 179-194 in: S. Morand, B.R. Krasnov & R. Poulin (eds). *Micromammals and macroparasites*. Springer-Verlag, Tokyo.
- DLUGOSZ, E.M., DOWNS, C.J., KHOKHLOVA, I.S., DEGEN, A.A. & KRASNOV, B.R. (2014).— Ectoparasite performance when feeding on reproducing mammalian females: an unexpected decrease when on pregnant hosts. *J. Exp. Biol.*, 217: 1058-1064.
- DUVALLET, G. & BALDACCHINO, F. (2017).— Hippoboscidae, Nycteribiidae et Streblidae (Diptera). Pp. 405-411 in: G. Duvallet, D. Fontenille & V. Robert (eds). *Entomologie médicale et vétérinaire*. Institut de Recherche pour le Développement, Quae, Marseille.
- GIANNINI, N.P. & SIMMONS, N.B. (2003).— A phylogeny of megachiropteran bats (Mammalia: Chiroptera: Pteropodidae) based on direct optimization analysis of one nuclear and four mitochondrial genes. *Cladistics*, 19: 496-511.

- GIORGI, M.S., ARLETTAZ, R., CHRISTE, P. & VOGEL, P. (2001).— The energetic grooming costs imposed by a parasitic mite (*Spinturnix myotis*) upon its bat host (*Myotis myotis*). *Proc. R. Soc. B*, 268 (1480): 2071-2075.
- GITTLEMAN, J.L. & THOMPSON, S.D. (1988).— Energy allocation in mammalian reproduction. *Integr. Comp. Biol.*, 28: 863-875.
- GODINHO, L.M., CRIPPS, J.K., COULSON, G. & LUMSDEN, L.F. (2013).— The effect of ectoparasites on the grooming behaviour of Gould's wattled bat (*Chalinolobus gouldii*): an experimental study. *Acta Chiropt.*, 15: 463-472.
- GOODMAN, S.M. (2011).— *Les chauves-souris de Madagascar*. Association Vahatra, Antananarivo.
- GOODMAN, S.M. & RAMASINDRAZANA, B. (2013).— Chauves-souris ou ordre des Chiroptera. Pp. 169-209 in: S.M. Goodman & M.J. Raherilalao (eds). *Atlas d'une sélection de vertébrés terrestres de Madagascar*. Association Vahatra, Antananarivo.
- HAGAN, H.R. (1951).— *Embryology of the viviparous insects*. Ronald Press, New York.
- HOOD, W.R., OFTEDAL, O.T. & KUNZ, T.H. (2006).— Variation in body composition of female big brown bats (*Eptesicus fuscus*) during lactation. *J. Comp. Physiol. B Biochem. Syst. Environ. Physiol.*, 176: 807-819.
- IZHAR, R. & BEN-AMI, F. (2015).— Host age modulates parasite infectivity, virulence and reproduction. *J. Anim. Ecol.*, 84: 1018-1028.
- KAWAMOTO, K. (2003).— Endocrine control of the reproductive activity in hibernating bats. *Zool. Sci.*, 20: 1057-1069.
- KINGDON, J. (1974).— *East african mammals, Vol IIA*. Academic Press, New York.
- KLEIN, S.L. (2004).— Hormonal and immunological mechanisms mediating sex differences in parasite infection. *Parasite Immunol.*, 26: 247-264.
- KORINE, C. & ARAD, Z. (1999).— Diurnal and seasonal changes in blood composition of the free-living Egyptian fruit bat (*Rousettus aegyptiacus*). *J. Comp. Physiol. B*, 169: 280-286.
- KORINE, C., SPEAKMAN, J. & ARAD, Z. (2004).— Reproductive energetics of captive and free-ranging Egyptian fruit bats (*Rousettus aegyptiacus*). *Ecology*, 85: 220-230.
- KULZER, E. (1958).— Untersuchungen über die Biologie von Flughunden der Gattung *Rousettus* Gray. *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 47: 374-402.
- KUNZ, T. H. & ORRELL, K.S. (2004).— Energy costs of reproduction. *Encycl. Energy*, 5: 423-442.
- KURTA, A., BELL, G.P., NAGY, K.A. & KUNZ, T.H. (1989).— Energetics of pregnancy and lactation in free-ranging little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Physiol. Zool.*, 62: 804-818.
- KWIECINSKI, G.G. & GRIFFITHS, T.A. (1999).— *Rousettus aegyptiacus*. *Mamm. Species*, 611: 1-9.
- LEE, P.C. (1987).— Nutrition, fertility and maternal investment in primates. *J. Zool.*, 213: 409-422.
- LOURENÇO, S. & PALMEIRIM, J.M. (2008).— Which factors regulate the reproduction of ectoparasites of temperate-zone cave-dwelling bats? *Parasitol. Res.*, 104: 127-134.
- MARSHALL, A.G. (1970).— The life cycle of *Basilisa hispida* Theodor 1957 (Diptera: Nycteribiidae) in Malaysia. *Parasitol.*, 61: 1-18.
- MARSHALL, A.G. (1976).— Host-specificity amongst arthropods ectoparasitic upon mammals and birds in the New Hebrides. *Ecol. Entomol.*, 1: 189-199.
- MARSHALL, A.G. (1980).— The comparative ecology of insects ectoparasitic upon bats in west Malaysia. Pp. 135-142 in: D.E. Wilson & A.L. Gardner (eds). *Proceedings Fifth international bat research conference*. Texas Tech Press, Lubbock.
- MCLEAN, J.A. & SPEAKMAN, J.R. (1997).— Non-nutritional maternal support in the brown long-eared bat. *Anim. Behav.*, 54: 1193-1204.
- MUTERE, F.A. (1968).— The breeding biology of the fruit bat *Rousettus aegyptiacus* E. Geoffroy living at 0°22'S. *Acta Trop.*, 27: 97-108.
- NOROALINTSEHENO LALARIVONIAINA, O.S., RAJEMISON, F.I. & GOODMAN, S.M. (2017).— Survie et variation temporelle de la taille de la population de *Rousettus madagascariensis* (Chiroptera : Pteropodidae) de la Grotte des Chauves-souris d'Ankarana, Nord de Madagascar. *Malagasy Nature*, 12: 68-77.
- NOROALINTSEHENO LALARIVONIAINA, O.S., RAJEMISON, F.I. ANDRIANARIMISA, A. & GOODMAN, S. M. (2018).— Variation saisonnière de la structure d'âge et du sex-ratio de la population de *Rousettus madagascariensis* (Yinpterochiroptera : Pteropodidae) à Ankarana, nord de Madagascar. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 73: 23-30.
- OLIVAL, K.J., DICK, C.W., SIMMONS, N.B., MORALES, J.C., MELNICK, D.J., DITTMAR, K., PERKINS, S.L., DASZAK, P. & DESALLE, R. (2013).— Lack of population genetic structure and host specificity in the bat fly, *Cyclopodia horsfieldi*, across species of *Pteropus* bats in southeast Asia. *Parasit. Vectors*, 6: 231.
- PATRÍCIO, P.M.P., LOURENÇO, E.C., DE FREITAS, A.Q. & FAMADAS, K.M. (2016).— Host morphophysiological conditions and environment abiotic factors correlate with bat flies (Streblidae) prevalence and intensity in *Artibeus* Leach, 1821 (Phyllostomidae). *Cienc. Rural*, 46: 648-653.
- POSTAWA, T. & NAGY, Z. (2016).— Variation of parasitism patterns in bats during hibernation: the effect of host species, resources, health status, and hibernation period. *Parasitol. Res.*, 115: 3767-3778.

- POULIN, R. (1996).— The evolution of life history strategies in parasitic animals. *Adv. Parasitol.*, 37: 107-134.
- R CORE TEAM (2016).— *R: a language and environment for statistical computing*, R foundation for statistical computing. Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org>.
- RACEY, P.A. (1988).— Reproductive assessment in bats. Pp. 31-45 in: T. H. Kunz (ed). *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- RAJEMISON, F.I., NOROALINTSEHENO LALARIVONIAINA, O.S. & GOODMAN, S.M. (2017a).— Bat flies (Diptera: Nycteribiidae, Streblidae) parasitizing *Rousettus madagascariensis* (Chiroptera: Pteropodidae) in the Parc National d'Ankarana, Madagascar: species diversity, rates of parasitism and sex ratios. *Afr. Entomol.*, 25: 72-85.
- RAJEMISON, F.I., NOROALINTSEHENO LALARIVONIAINA, O.S. & GOODMAN, S.M. (2017b).— Parasitism by Nycteribiidae and Streblidae flies (Diptera) of a Malagasy fruit bat (Pteropodidae): effects of body size and throat gland development on parasite abundance. *J. Med. Entomol.*, 54: 805-811.
- RANDOLPH, J.C., CAMERON, G.N. & MCCLURE, P.A. (1995).— Nutritional requirements for reproduction in the hispid cotton rat, *Sigmodon hispidus*. *J. Mammal.*, 76: 1113-1126.
- RÓDEL, H.G., VALENCÁK, T.G., HANDREK, A. & MONCLÚS, R. (2016).— Paying the energetic costs of reproduction: reliance on postpartum foraging and stored reserves. *Behav. Ecol.*, 27: 748-756.
- RUEESCH, S., LEMOINE, M. & RICHNER, H. (2012).— Ectoparasite reproductive performance when host condition varies. *Parasitol. Res.*, 111: 1193-1203.
- SPEAKMAN, J.R. (2008).— The physiological costs of reproduction in small mammals. *Phil. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.*, 363 (1490): 375-398.
- THEODOR, O. (1955).— On the genus *Eucampsipoda* Kol. and *Dipseliopoda* n.g. (Nycteribiidae, Diptera). *Parasitol.*, 45: 195-229.
- THEODOR, O. (1957).— The Nycteribiidae of the Ethiopian Region and Madagascar. *Parasitol.*, 47: 457-543.
- TINSLEY, R.C. (2004).— Platyhelminth parasite reproduction: some general principles derived from monogeneans. *Can. J. Zool.*, 82: 270-291.
- TORTOSA, P., DSOUZI, N., GOMARD, Y., RAMASINDRAZANA, B., DICK, C.W. & GOODMAN, S.M. (2013).— Evolutionary history of Indian Ocean nycteribiid bat flies mirroring the ecology of their hosts. *PLoS ONE*, 8(9): e75215.