ALIMENTATION ET DISPERSION DE GRAINES CHEZ *ROUSETTUS MADAGASCARIENSIS* G. GRANDIDIER 1928, DANS LE NORD-OUEST DE MADAGASCAR

Andoniaina R. ANDRIANAIVOARIVELO[1, 2,*], Eric J. PETIT[2], Noromampiandra RAZAFINDRAKOTO[1] & Paul A. RACEY[3]

SUMMARY.— *Feeding preference and seed dispersion by* Roussetus madagascariensis *Grandidier 1928 in North-western Madagascar*.— Experiments in a flight cage and observations in the field were carried out in North-western Madagascar to study the feeding preference of *Rousettus madagascariensis* (Family Pteropodidae) between an introduced fruit, jujube (*Ziziphus jujuba*, Family Rhamnaceae) and an endemic fig (*Ficus sakalavarum*, Family Moraceae) during the dry season, in May and June 2009. We also investigated quantitative aspects of seed dispersion by *R. madagascariensis*. Juvenile bats (13) fed intensively on *F. sakalavarum*, while adults (20) ate both fruit species but with a pronounced preference for unripe *Z. jujube* fruits. This preference for unripe (immature) fruit, the seeds of which are too large to swallow, suggested that *R. madagascariensis* does not affect seed dispersal in *Z. jujuba*. Almost half of the ingested seeds of *F. sakalavarum* were found in faeces of *R. madagascariensis* voided during the night in the flight cage, and the remainder was found in regurgitated 'ejecta' pellets. *Rousettus madagascariensis* is thought to be an effective seed disperser of *F. sakalavarum,* particularly for isolated trees or those in forest fragments where other frugivores are rare.

RÉSUMÉ.— Des expériences dans une volière ou cage d'expérimentation et des observations *in natura* à proximité des arbres ont été réalisées dans la région nord-ouest de Madagascar pour étudier le choix de *Rousettus madagascariensis* (famille *Pteropodidae*) entre une espèce de fruit introduite le Jujubier (*Ziziphus jujuba*, famille *Rhamnaceae*) et une espèce de figuier endémique (*Ficus sakalavarum*, famille *Moraceae*) au cours de la saison sèche. L'aspect quantitatif de la dissémination des graines de cette dernière a également été étudié. Cette étude a été menée en mai et juin 2009. *Rousettus madagascariensis* utilise les deux espèces, mais la préférence entre les deux fruits varie en fonction de l'âge de l'animal. Les jeunes chauves-souris ont une préférence pour *Ficus sakalavarum* tandis que les adultes mangent aussi les jujubes qui ne sont généralement pas très mûrs et même si leur graine est trop volumineuse pour être avalée. Nous suggérons que cet animal n'assure pas la dissémination des graines de *Z. jujuba*. La dissémination des graines par cette espèce pourrait être moins favorable par rapport aux autres animaux qui avalent les graines. Presque la moitié des graines de *F. sakalavarum* a été trouvée dans les fèces de *R. madagascariensis* laissés pendant la nuit dans la volière, le reste a été recraché sous forme de pelotes de régurgitation. *Rousettus madagascariensis* participe activement à la dissémination des graines de *F. sakalavarum* plus particulièrement celles de pieds isolés ou se trouvant dans des fragments d'habitats restreints où les autres animaux disséminateurs sont rares ou absents.

---

[1] Madagasikara Voakajy, BP 5181 Antananarivo (101), Madagascar. E-mails : aniainodna@yahoo.fr ; noromampiandra@yahoo.fr

[2] Université de Rennes 1/CNRS, UMR 6553 ECOBIO, Station Biologique, 35380 Paimpont, France. E-mail : eric.petit@univ-rennes1.fr

[3] Centre for Ecology and Conservation, School of Biosciences, University of Exeter, Tremough Campus, Penryn, TR10 9EZ, UK. E-mail : p.racey@abdn.ac.uk

* Auteur correspondant. Tel. : +33(0)687421571. E-mail : aniainodna@yahoo.fr

Rev. Écol. (Terre Vie), vol. 67, 2012.

La plupart des recherches sur l'écologie alimentaire de la famille des *Pteropodidae* à Madagascar, sauf celles d'Andriafidison *et al.* (2006), ont été réalisées entièrement dans l'Est, le Sud-Est et le Centre de Madagascar (Raheriarisena, 2005 ; Long & Racey, 2007 ; Picot *et al.* 2007 ; Ratrimomanarivo, 2007). Ces études concernent l'efficacité de la germination des graines de *Ficus* spp. (Famille des *Moraceae*) après leur passage dans les tubes digestifs des *Pteropodidae* malgaches, mais aucune étude quantitative sur les graines avalées et déposées dans la nature n'a été menée. Les recherches menées dans le Sud-Est (Raheriarisena, 2005 ; Bollen & Van Elsaker, 2002), les hautes terres centrales (Ratrimomanarivo, 2007) et l'Est de Madagascar (Picot *et al.,* 2007) ont montré que les chauves-souris frugivores de Madagascar participent à la dissémination des graines et à la pollinisation des espèces de plantes endémiques et non-endémiques de l'île.

Une meilleure connaissance des besoins alimentaires en relation avec les ressources disponibles et l'utilisation de ces ressources est importante car le changement ou l'adaptation du régime alimentaire des chauves-souris frugivores de l'ouest de Madagascar peut être affecté par la composition floristique de la région. Parmi les caractéristiques comportementales des chauves-souris frugivores qui déterminent les modèles de dissémination des graines figurent les patrons de déplacements au cours de leur alimentation, et/ou la durée du passage des graines dans le tube digestif (Godinez-Alvarez & Valiente-Banuet, 2000). En effet, le déclin de la population d'une espèce frugivore peut potentiellement affecter la distribution et la biologie de la reproduction des plantes forestières qui sont principalement dépendantes des frugivores pour leur dispersion dans la nature.

Nous avons concentré notre étude sur le comportement alimentaire de *Rousettus madagascariensis* vis-à-vis des espèces *Ziziphus jujuba* (famille *Rhamnaceae*), qui est une plante introduite à Madagascar (Humbert, 1950) et *Ficus sakalavarum*, une espèce endémique de l'ouest de Madagascar. Cette étude porte plus particulièrement sur l'importance de *Z. jujuba* dans l'alimentation de cette espèce durant la saison sèche au cours de laquelle les fruits sont rares. *Ziziphus jujuba* est extrêmement répandue dans tout l'Ouest de Madagascar. On la trouve dans des formations secondaires, où elle forme parfois des peuplements purs ou presque (Capuron, 1965).

Nous avons étudié la préférence entre plantes autochtones endémiques (*F. sakalavarum*) et introduites (*Z. jujuba*) et examiné l'exploitation et l'utilisation de ces ressources par *R. madagascariensis*. Les deux plantes fructifient pendant la saison sèche et nous supposons que les éléments nutritifs des fruits ne seraient pas les seuls facteurs qui stimulent les frugivores à choisir les fruits. Deux autres facteurs sont visiblement considérés. Le type de fruit est différent chez les deux espèces : le fruit de *Z. jujuba* est une drupe avec une seule graine tandis que le « fruit » de *F. sakalavarum* possède plusieurs graines (akènes) minuscules. L'autre facteur est le mode de fructification. Les fruits mûrs de *F. sakalavarum* restent toujours sur la branche tandis que les fruits mûrs et tendres de *Z. jujuba* tombent (Vashishtha *et al.,* 1989) ce qui nous amène à supposer que *R. madagascariensis* ne ramasse pas les fruits tombés mais cueille les fruits immatures pendus aux branches. Cette espèce, endémique de l'île, est la plus petite des chauves-souris frugivores de Madagascar. Elle pèse entre 50 et 80 g avec une longueur totale de 11,5 à 14,4 cm, et un avant-bras de 6,5 à 7,5 cm (MacKinnon *et al.,* 2003).

Étant donné la large distribution de *Z. jujuba* le long des côtes Nord et Ouest malgaches, *R. madagascariensis,* si elle se nourrit de *Z. jujuba,* pourrait être une des espèces animales disséminatrices des graines de cette plante, d'autant plus que les pieds de *Z. jujuba* sont isolés les uns des autres ou forment des groupements isolés difficilement accessibles pour les autres groupes d'animaux frugivores forestiers comme les lémuriens et les oiseaux sensibles à la prédation. De ce fait, la dissémination de cette espèce serait assurée par des frugivores spécifiques capables de se déplacer sur de longues distances.

Cette étude a pour objectifs :

— de connaître la préférence de *R. madagascariensis* entre une espèce autochtone (*F. sakalavarum*) et une espèce introduite (*Z. jujuba*) ;

— de déterminer l'influence de la taille et du stade de maturation des fruits de *Z. jujuba* sur le choix alimentaire d'individus de *R. madagascariensis* d'âge et de sexe différents ;

— d'estimer quantitativement la masse de fruits mastiqués par *R. madagascariensis* par nuit ;

— d'étudier quantitativement la potentialité de *R. madagascariensis* sur la dissémination des graines de *F. sakalavarum.*

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Site d'étude

Cette étude a été menée pendant la saison sèche dans la partie nord-ouest de Madagascar, à Anjohibe dans la Commune de Mariarano, District de Mahajanga II (E46.86954° S15.57602°) du 07.V au 11.VI.2009. La végétation dominante est composée de savane à *Bismarkia nobilis* (famille des *Arecaceae*) et à *Ziziphus jujuba,* de fragments de forêt dense sèche dégradée et de forêt galerie. Le site comprend aussi des aires défrichées consacrées à l'agriculture, notamment le riz et le manioc. La savane associée au *Bismarkia* est typique de la région de Mahajanga car elle y existait bien avant l'arrivée de l'homme (Burney *et al.,* 2004).

Anjohibe fait partie du massif karstique de Narinda qui s'est développé sur un plateau de roches gréseuses et de dolostone de l'Éocène entre 50 m et 200 m au-dessus de la mer (Decary, 1934). La grotte d'Anjohibe abrite un gîte de *R. madagascariensis* regroupant au moins 600 individus (estimation par extrapolation au cours de notre visite en 2009).

La région d'Anjohibe a un climat typique des savanes tropicales, la pluviométrie annuelle est de 500 à 1500 mm et la moyenne des températures est de 25° à 26°C (Centre météorologique de Mahajanga ; Wells & Andriamihaja, 1993). Les pluies sont hautement saisonnières : 97,6 % tombent entre novembre et avril (Brook *et al.,* 1999).

Les espèces de fruits utilisés

Le Jujubier ou *Ziziphus jujuba* est un arbuste buissonnant de 6 à 9 m de haut, s'adaptant facilement à la salinité des sols, aux excès d'eau et à la sécheresse (Vashishtha *et al.,* 1989). Originaire d'Asie, particulièrement des sub-tropiques et tropiques chauds (Azam-Ali, 2006), la plante se retrouve dans les plaines du versant occidental de Madagascar, surtout sur les terrains arénacés ou calcaires (Capuron, 1965). Les fruits sont comestibles, disséminés abondamment par la population humaine, les potamochères et les oiseaux (Humbert, 1950).

Berg (1986) considère *F. sakalavarum* comme une sous-espèce de *F. sycomorus*. Cependant, des recherches récentes ont montré que *F. sakalavarum* devrait être considérée comme une espèce valide endémique de Madagascar, les deux espèces étant pollinisées par des espèces différentes de guêpes (Famille : *Agaonidae* ; Berg, 1986). En outre, elles sont attaquées par différents types de guêpes non-pollinisatrices de figues et sont fréquemment syntopiques. Morphologiquement, elles peuvent être différenciées par la dimension des figues et des feuilles (Dalecky *et al.,* 2003).

L'aire de distribution de *F. sakalavarum* se localise elle aussi dans l'ouest de Madagascar (Berg, 1986). Ce figuier pousse fréquemment le long des cours d'eau, mais peut également être rencontré sur les sols humides, à basse altitude (www.figweb.org). Les fruits se trouvent au niveau des axiles des feuilles ou juste en-dessous de la feuille, parfois sur le tronc ou les petites branches courtes. Le diamètre de la figue fraîche peut atteindre jusqu'à 9 cm (Berg, 1986).

Catégorisation des fruits et mesure du taux de sucre de la pulpe

R. madagascariensis préfère les espèces de fruits de grande taille (Andrianaivoarivelo *et al.,* non publié), et cette étude va chercher à voir si ceci est encore valable pour les fruits d'une même espèce mais de différentes tailles. Dans ce but, nous avons pris arbitrairement comme point de séparation entre les deux catégories de taille (gros ou petits fruits) la médiane de la longueur de fruits qui est de 21 mm. Afin d'étudier la préférence alimentaire suivant la taille et le stade de maturité des fruits, nous avons classé les fruits de *Z. jujuba* en quatre catégories : (1) les fruits immatures encore verts-jaunes et durs, de grande taille (> 21 mm de longueur) ; (2) les fruits immatures de petite taille (11 à 21 mm de longueur) ; (3) les fruits mûrs ou fruits bruns plus ou moins tendres ou quelquefois jaunes, de grande taille (> 21 mm de longueur) ; et (4) les fruits mûrs de petite taille (11 à 21 mm de longueur).

La pulpe des fruits a été pressée pour en extraire le jus. Le taux de sucre contenu dans le jus est mesuré en degré Brix (°Bx) en utilisant un réfractomètre 0-32 % (Frost & Frost, 1981). Chaque degré Brix équivaut à un gramme de sucre par 100 grammes de jus de fruit (Roger *et al.,* 1996). Le poids, la taille (des deux espèces), le nombre de graines par fruit (chez les *F. sakalavarum*) ainsi que le taux de sucre d'une trentaine de fruits par espèce ont servi d'échantillonnage pour caractériser les variables des fruits utilisés.

Expérience dans la volière

La volière a été construite près de notre campement (Mahafanina coordonnées GPS : E46.86954° S15.57602°). Elle a une dimension de 2 m X 4 m X 2 m. Le mur est une épaisse bâche de couleur sombre avec une ouverture sur un côté qui permet l'introduction des fruits et de l'animal. S'agissant d'une expérience nocturne, deux lampes UV de faible intensité ont été mises à l'intérieur de la volière pour mieux observer les animaux et ne pas les perturber.

Sept bâtons (tiges de raphia) ont été attachés horizontalement, rasant le plafond de la cage. Sur chaque bâton, des ficelles de 3 à 5 cm ont été nouées à la verticale, distantes entre elles de 5 à 7 cm. Au bout de ces ficelles, des fruits de *F. sakalavarum* et de *Z. jujuba* ont été attachés, intercalés selon la catégorie et l'espèce (Fig. 1). Une branche sèche avec

de petites ramifications a été laissée dans un coin de la volière pour servir de perchoir à la chauve-souris. Des trous ont été percés dans la bâche pour observer les comportements alimentaires de *R. madagascariensis*.

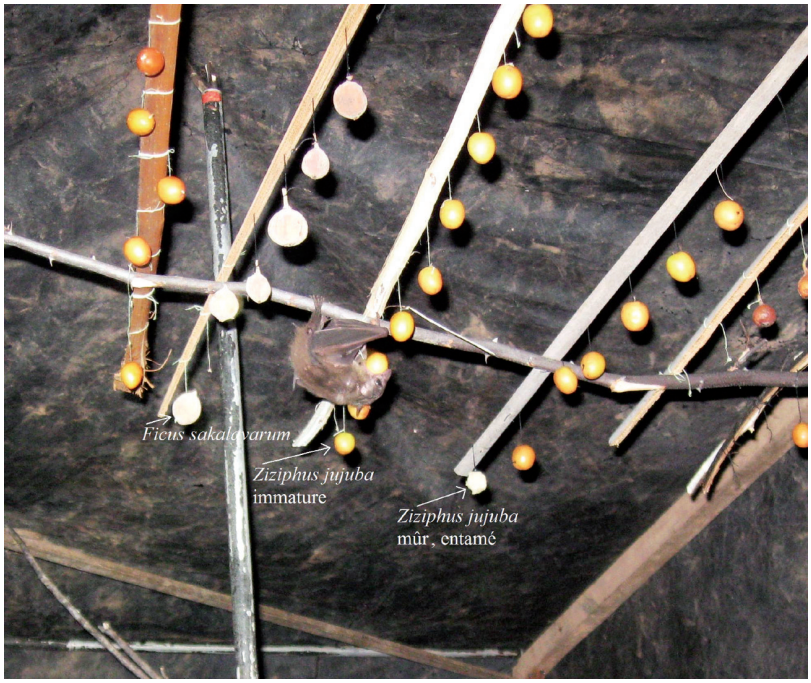

Figure 1.— Arrangement des fruits et *Rousettus madagascariensis* choisissant parmi les fruits proposés dans la volière (cliché Andoniaina R. Andrianaivoarivelo)

Le protocole expérimental consiste à présenter à chaque chauve-souris des fruits frais collectés sur ou sous les arbres. Trente à 35 fruits par catégorie ou espèce ont été offerts pour chaque expérience pour s'assurer que le choix de l'animal n'est pas affecté par l'insuffisance des fruits dans l'une ou l'autre catégorie.

Pour cette expérience, des individus de *R. madagascariensis* ont été capturés dans les sites d'alimentation à *Z. jujuba* et à *F. sakalavarum* avec des filets japonais standards (mailles de 6 mm, 6 m ou 9 m de long chacun avec quatre poches) attachés à des perches de 4 m. Les chauves souris capturées sont placées la nuit suivante dans la volière.

Expérience 1

L'expérience s'est déroulée comme suit : 39 individus à qui on a présenté des fruits à différents stades de maturation de *Z. jujuba* et des fruits mûrs de *F. sakalavarum* ont été introduits un par un dans la volière durant 70 mn, à raison de trois individus par nuit (la veille de leur capture, de 18.30H à 22.00H) et pendant 13 nuits. Afin de les identifier et éviter qu'un individu ne soit utilisé plus d'une fois au cours des expériences, l'animal utilisé est marqué au niveau de la tête à l'aide de teinture de fourrure (Balsam & Sagarin, 1972). À la fin de l'expérience, la chauve-souris est chassée de la volière. Avant de débuter une nouvelle expérience, les fruits endommagés par la chauve-souris précédente sont remplacés par des fruits frais intacts. Les variables prises en compte pour cette première expérience sont : le comportement de la chauve-souris, la durée du repas par individu et par fruit, l'estimation en % du volume de fruit mangé par fruit, le nombre, l'espèce et catégorie de fruits de *Z. jujuba* mangés.

Expérience 2

Neuf autres individus ont été capturés pour cette deuxième expérience. Chaque individu est laissé dans la volière toute une nuit (du soir au matin : 19.00 h à 05.00 h) sans surveillance. À la fin de l'expérience, à cinq heures du matin, la chauve-souris est libérée et le nombre de fruits restants pour chaque espèce est compté.

D'autre part, au début de chaque expérience, le nombre de fruits et le poids de chacun d'entre eux sont notés. Afin de connaître la masse de fruit mastiquée, la différence du poids des fruits mis dans la volière avant et après l'expérience (fruits restants entamés ou non) est calculée pour chacune des deux espèces de fruits.

Pour estimer le nombre de graines de *F. sakalavarum* avalées par individu de *R. madagascariensis*, les graines de *Ficus* contenues dans les fèces récoltés par terre sont comptées. Une feuille en plastique a été étalée sur le sol dans la volière pour faciliter la collecte des matières fécales. Puisque la chauve-souris mange normalement plus d'un fruit, nous avons divisé le nombre de graines dans les fèces par le nombre de fruits mangés pour estimer les graines avalées

par fruit. Ces graines représentent le nombre minimal de graines que peut avaler une chauve-souris dans la nuit puisque toutes les graines qu'elle avait ingérées durant l'expérience ne seront pas toutes défèquées durant son passage dans la volière. Cette deuxième expérience nous permet aussi d'estimer le rapport entre le nombre de fruits autochtones et introduits mangés par *R. madagascariensis* et la proportion de graines susceptibles d'être disséminées par fruit. Le reste des fruits et les débris (pelotes, morceaux de fruits, fèces, etc.) sont retirés et des fruits frais y sont introduits à la fin du jour pour l'expérience suivante.

Observation de la consommation de fruits par *Rousettus madagascariensis* dans la nature

Des observations ont été réalisées sur 10 pieds de *Z. jujuba* ayant suffisamment de fruits mûrs (plus de 25 % des fruits sur l'arbre observé). Les pieds de jujubier ont été surveillés de 19.00 h à 06.00 h du matin. Le comportement des animaux venus s'alimenter a été observé dans le but de savoir s'ils mangeaient les fruits sur place ou s'ils les transportaient ailleurs. La visite était chronométrée pour chaque individu observé.

Observation des fruits récoltés sous les arbres

Une fois mûrs, les fruits de *Z. jujuba* tombent sous l'effet du vent et de la pesanteur. Pour estimer la quantité de fruits entamés par *R. madagascariensis* par pied, nous avons collecté les fruits trouvés au sol pour les 17 pieds de *Z. jujuba* sélectionnés. Cinquante fruits encore frais par pied ont été récoltés et observés. L'observateur a répertorié et compté ceux qui portaient des traces de dents de *R. madagascariensis* sur les 50 fruits collectés par pied. Cette espèce laisse des empreintes dentaires spécifiques et reconnaissables sur les restes des fruits qu'elle mange (travail en cours). Ces observations avaient pour but de vérifier si *R. madagascariensis* mange ces fruits dans la nature et pas seulement dans notre cage d'expérimentation où elle peut ne pas avoir d'autre choix que de manger les fruits que nous lui avons offerts.

Tests statistiques

À cause de la distribution non normale des variables (histogramme de données excentré vers la gauche) masse, longueur et concentration en glucose de la pulpe des fruits, elles ont été transformées en log puis analysées par test de Student pour chercher les différences de ces variables entre les espèces de *Z. jujuba* et *F. sakalavarum.*

Pour chaque espèce (catégorie) de fruit, la durée de prise de nourriture, la masse mastiquée et le nombre de fruits mangés par individu ont été comparés pour tester la préférence des chauves-souris pour l'une ou l'autre des espèces de fruit, ou pour une catégorie de fruits (pour seulement l'espèce *Z. jujuba*). Ces analyses ont été répétées pour chaque classe d'âge et de sexe. Des modèles linéaires sur données transformées (log) ne répondant pas aux critères de validité d'utilisation de ce type d'analyse (non normalité des résidus), nous présentons les résultats de tests non paramétriques pour données appariées (R Development Core Team 2010).

RÉSULTATS

Résultat des mesures et analyses faites sur les fruits

F. sakalavarum est plus long et plus lourd que *Z. jujuba*, mais son taux de sucre est moins élevé (Tab. I). Le nombre de graines de *F. sakalavarum* varie de 54 à 384 avec une moyenne de 179 graines par fruit.

Les fruits de *Z. jujuba* mûrs sont plus concentrés en sucre que les fruits immatures (ANOVA, df = 1 ; F = 8,883 ; P = 0,004 ; Tab. I).

Comportement alimentaire

Au cours de l'expérience, le comportement le plus commun en volière observé chez *R. madagascariensis* est de voler pour trouver un perchoir. Puis, elle s'approche d'un fruit par un vol direct, se tournant parfois en l'air avant de se percher sur la tige de raphia où le fruit est attaché. Elle mange le fruit quelques minutes, se repose près de celui-ci ou le transporte vers le perchoir fait de branches sèches. La chauve-souris mange alors le fruit en partie ou en entier. Elle l'entame par son bout supérieur. Les fibres des fruits des deux espèces que nous avons utilisées ont été recrachées et leur jus avalé. Parfois, elle revient à plusieurs reprises sur le même fruit (données non collectées). Que ce soit pour *Ficus* ou *Z. jujuba,* les fruits mangés l'ont été pour moitié sur place et pour moitié emportés et entamés sur les branches perchoirs (Tab. II). Pour manger le fruit, la chauve-souris le tient entre les deux avant-bras et le thorax et parfois avec le pied.

TABLEAU I

Comparaison de la morphométrie : longueur, poids et taux de sucre (en degré Brix) des fruits de Ziziphus jujuba *et de* Ficus sakalavarum

Fruits	*Ziziphus jujuba* immatures	*Ziziphus jujuba* mûrs	*Ficus sakalavarum*	t-test (entre les fruits mûrs de deux espèces)
Longueur : fruits (mm)	21,17 ± 1,54 (N = 33)	21,45 ± 1,80 (N = 31)	26,6 ± 3,7 (N = 28)	t = 9,2351, df = 87,738 ; P< 0,0001
Longueur : graines (mm)	14,47 ± 1,56 (N = 33)	14,89 ± 1,98 (N = 31)	-	
Poids : fruit(g)	3,6 ± 0,96 (N = 27)	5,12 ± 1,1 (N = 37)	7,2 ± 1,71 (N = 28)	t = 3,462, df = 71,908 ; P< 0,0001
Brix (%)	12,30 ± 4,7 (N = 33)	15,16 ± 4,28 (N = 31)	8,5 ± 2,43 (N = 28)	t = -9,1906, df = 61,166, P< 0,0001
Graines (Nombre)	1 (N = 33)	1 (N = 31)	179 ± 100 (N = 28)	-

TABLEAU II

Comportement de Rousettus madagascariensis *mangeant les fruits de* Ficus sakalavarum *et de* Ziziphus jujuba*. Les chiffres entre parenthèses sont les pourcentages par rapport au total des fruits entamés*

Fruit mangé	Total (%)	Total *Ficus sakalavarum* (%)	Total *Ziziphus jujuba* (%)
Sur place	65 (53)	41 (59)	24 (47)
Sur place et ailleurs	04 (03)	03 (04)	01 (02)
Ailleurs	46 (38)	24 (34)	22 (43)
Seulement trace de dents	07 (06)	02 (03)	04 (08)

PRÉFÉRENCE ENTRE LES DEUX ESPÈCES DE FRUITS UTILISÉS ET CHOIX DE *R. MADAGASCARIENSIS* PARMI LES FRUITS DE *Z. JUJUBA* À DIFFÉRENTS STADES DE DÉVELOPPEMENT (EXPÉRIENCE 1)

Parmi les 39 chauves-souris laissées pendant 70 minutes dans la volière, huit n'ont rien mangé. Sur les 31 restantes (18 femelles : 10 adultes et 8 jeunes et 13 mâles : 10 adultes et 3 jeunes), 6 n'ont pas mangé *F. sakalavarum* mais seulement *Z. jujuba*, 12 seulement *Ficus* et 13 individus ont mangé les deux espèces de fruits.

Il n'y a pas de différence significative entre la durée de prise de nourriture pour les deux espèces de fruits utilisées (Fig. 2a ; Wilcoxon : V = 297,5, p-value = 0,337). Les moyennes des durées de prise de nourriture sont de 6,61 ± 8,13 (N = 31) et de 5,63 ± 5 (N = 31) minutes par individu et par espèce pour *F. sakalavarum* et *Z. jujuba* respectivement.

Les durées de prise de nourriture par individu pour les fruits de *Z. jujuba* à différents stades de mûrissement sont significativement différentes (Kruskal-Wallis, df = 3, K = 12,856 p-value = 0,004). En effet, une chauve-souris met plus de temps pour mastiquer les fruits immatures grands (moyenne = 4,1 mn ± 7,9 ; N = 31) ou petits (moyenne = 3,5 mn ± 5,8 ; N = 31) que les fruits mûrs grands (moyenne = 0,45 mn ± 1,8 ; N = 31) ou petits (moyenne = 1,1 mn ± 5,0 ; N = 31).

Il y a une différence significative entre les masses des fruits mangés pour les deux espèces de fruits utilisées (Wilcoxon : V = 360, p-value = 0,029), la masse de *F. sakalavarum* mastiquée est plus importante que celle de *Z. jujuba*. Les moyennes des masses des fruits mangés sont de 10,97 g ± 14,16 (N = 31) et de 4,16 g ± 6,09 (N = 31) par individu respectivement pour *F. sakalavarum* et *Z. jujuba*.

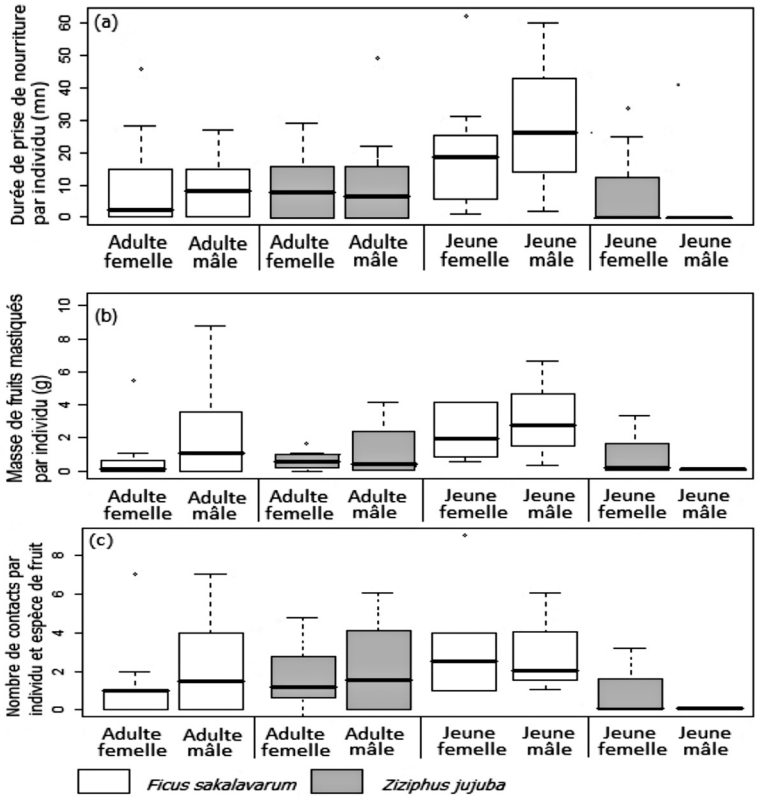

Figure 2.— Boîtes à moustaches des variables durée de prise de nourriture (a), masse (b) et nombre (c) de fruits mangés par espèces de fruits (*Ficus sakalavarum* et *Ziziphus jujuba*) et par individu de *Rousettus madagascariensis.* Les traits gras représentent les médianes et les quartiles supérieur et inférieur correspondent aux traits inférieur et supérieur de la boîte. Les losanges correspondent aux valeurs extrêmes supérieures.

Les masses de fruits mangés par individu pour les catégories de fruits de *Z. jujuba* sont significativement différentes (Kruskal-Wallis, df = 3, K = 11,781 ; P = 0,008, Fig. 2b). En effet, une chauve-souris mange plus de fruits immatures de grande (moyenne = 2,0 g ± 3,5 ; N = 31) ou de petite (moyenne = 1,3 g ± 2,7 ; N = 31) taille que de fruits mûrs de grande (moyenne = 0,35 g ± 1,4 ; N = 31) ou de petite (moyenne = 0,4 g ± 1,3 ; N = 31) taille.

Le nombre de fruits de *F. sakalavarum* et celui de *Z. jujuba* mangés par individu de *R. madagascariensis* est similaire (Wilcoxon : V = 261,5, p-value = 0,344). Les moyennes de nombre des fruits mangés par individu sont respectivement de 2,2 ± 2,4 (N = 31) et de 1,6 ± 2,0 (N = 31) pour *F. sakalavarum* et *Z. jujuba* (Fig. 2c).

Par contre, on a constaté que les fruits immatures grands (nombre moyen = 0,6 ± 0,9 ; N = 31) ou petits (nombre moyen = 0,7 ± 1,3 ; N = 31) sont mangés en abondance (Kruskal-Wallis, df = 3, K = 13,19, P = 0,004, Fig. 3a) par rapport aux fruits mûrs de grande (nombre moyen = 0,06 ± 0,2 ; N = 31) ou de petite taille (nombre moyen = 0,1 ± 0,4 ; N = 31).

Comparaison en fonction de l'âge et du sexe des individus

Variations liées au sexe :

La variable espèce de fruit n'affecte aucune des trois variables (durée de prise de nourriture ; masse et nombre de fruits consommés) sur la préférence des individus mâles ou femelles (Fig. 2).

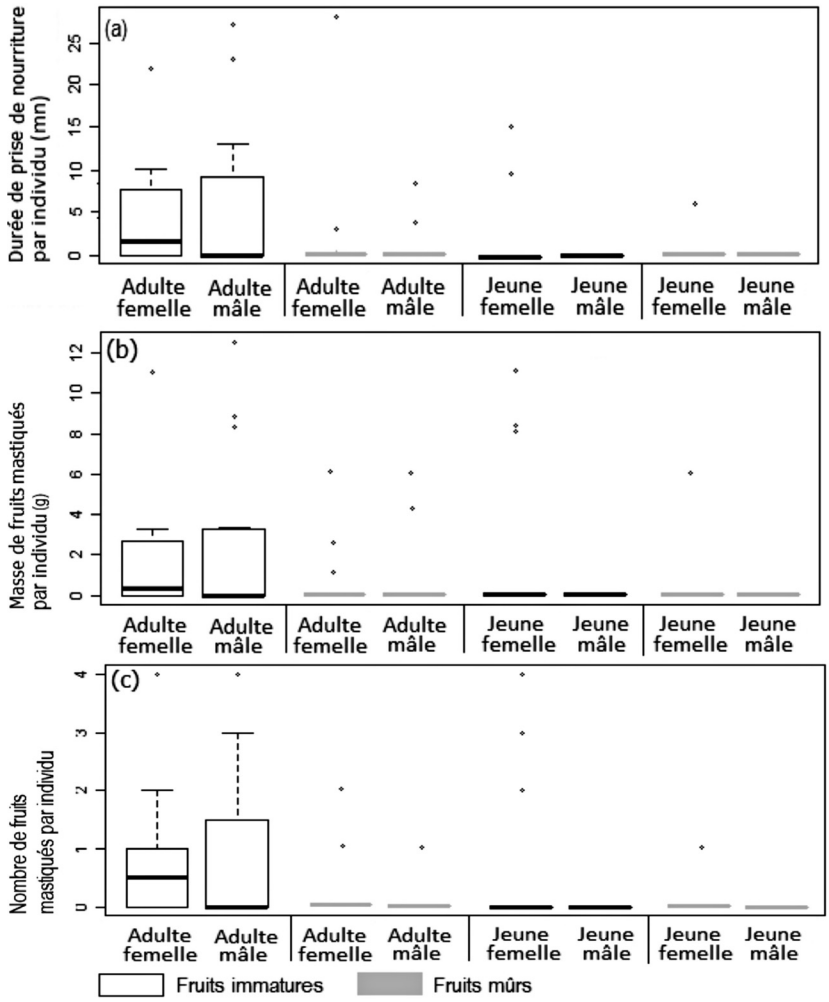

Figure 3.— Boîtes à moustaches des variables durée de prise de nourriture (a), masse (b) et nombre (c) de fruits mangés par stade de maturation des fruits (*Ziziphus jujuba*) et individu de *Rousettus madagascariensis.* Les traits gras représentent les médianes et les quartiles supérieur et inférieur correspondent au trait inférieur et supérieur de la boîte. Les losanges correspondent aux valeurs extrêmes supérieures.

Les femelles montrent une préférence significative pour les fruits immatures de *Z. jujuba*, quelle que soit la variable analysée (Wilcoxon ; durée de prise de nourriture, V = 104, p = 0,013 ; masse de fruits mastiqués, V = 105, p = 0,011 ; nombre de fruits mastiqués, V = 105, p = 0,009 ; Fig. 3). Chez les mâles, la même préférence affecte les variables durée de prise de nourriture (Wilcoxon, V = 50, p = 0,024 ; Fig. 3a) et nombre de fruits mastiqués (Wilcoxon, V = 42,5, p = 0,019, Fig. 3c).

Variations liées à l'âge :

Une différence significative entre les deux espèces de fruits existe sur la masse (Wilcoxon, V = 60, p = 0,013, Fig. 2b) et le nombre des fruits mangés par les jeunes (Wilcoxon, V = 56,5, p = 0,039, Fig. 2c). En effet, les jeunes mangent plus de *F. sakalavarum* que de *Z. jujuba* (Fig. 2). Les jeunes mâles n'ont pas mangé l'espèce *Z. jujuba*. Les adultes des deux sexes mangent des quantités similaires de *F. sakalavarum* et de *Z. jujuba* (Fig. 2).

Les adultes contrairement aux jeunes manifestent une préférence significative pour les fruits immatures (Wilcoxon ; durée de prise de nourriture, V = 221, p = 0,002 ; masse de fruits mastiqués, V = 207, p = 0,009 ; nombre de fruits mastiqués, V = 204, p = 0,002 ; Fig. 3). Quelle que soit la variable considérée, adultes et jeunes individus évitent les fruits mûrs de *Z. jujuba* (Fig. 3).

Aspect quantitatif et qualitatif de l'alimentation des individus laissés dans la volière durant la nuit (expérience 2)

Sur les neuf individus utilisés au cours de ces expériences, trois d'entre eux n'ont pas mangé le *F. sakalavarum* tandis qu'un individu seulement n'a pas mangé de *Z. jujuba* et les cinq restants ont utilisé les deux espèces à la fois.

Il n'y a pas de différence significative sur la masse (Wilcoxon test, V = 24, p = 0,906) de fruits mangés par individu. Par contre, le nombre de fruits mastiqués entre les deux espèces par individu par nuit est significativement différent (Wilcoxon, V = 4, p-value = 0,032). En effet, le nombre de fruits mangés par individu par nuit peut aller jusqu'à 27 pour *Z. jujuba* et 15 pour *F. sakalavarum*. Les masses de fruits mastiqués sont respectivement de 21,8 ± 20,6 g et de 19,0 ± 16,7 g pour *F. sakalavarum* et *Z. jujuba*.

Le poids de la chauve-souris n'affecte ni la masse ni le nombre de fruits mangés (masse de fruits, coefficient de corrélation, r = 0,24, N = 10, P = 0,49 ; nombre de fruits, coefficient de corrélation r = 0,19, N = 20, P = 0,40).

Le nombre moyen de graines qui passe à travers le système digestif ou collecté dans les fèces d'un individu de *R. madagascariensis* est de 615 ± 231 graines (238 à 932) ce qui représente une moyenne de 39 ± 15 % de graines d'un fruit. C'est un nombre minimum car la chauve-souris peut déféquer encore des graines après sa sortie de la volière. De plus, l'animal a eu le choix de manger les fruits de *Z. jujuba* ce qui pourrait avoir réduit le nombre de *Ficus* mangés. Les graines de *Z. jujuba* n'ont pas été avalées par *R. madagascariensis* et sont retrouvées intactes dans la volière.

Observation des comportements dans la nature et des fruits entamés sur les pieds de *Ziziphus jujuba*

Rousettus madagascariensis a été observée prenant les fruits de *Z. jujuba*. Le feuillage dense a souvent empêché de bien voir le comportement des chauves-souris. Sur 10 visites observées, on a noté que dans quatre cas le fruit a été emporté ailleurs par la chauve-souris ; dans les cas restants, on l'a vue se poser sur la branche mais on n'a pas pu observer si elle prenait les fruits ou non. Deux visites de *Pteropus rufus,* la plus grande chauve-souris frugivore de Madagascar, ont été aussi notées. Elle s'est perchée sur les branches, a pris le fruit, et s'est envolée.

Les fruits ramassés sous trois des 17 pieds étudiés ne portent aucune trace de dents de *R. madagascariensis*, alors que pour les autres pieds, il y a au moins un fruit marqué. Le nombre maximum de fruits marqués par les empreintes dentaires de cet animal sous un pied est de 17. Le fruit entamé par *R. madagascariensis* n'est pas entièrement mangé, au moins une portion de la chair de la partie distale du fruit reste intacte.

DISCUSSION

Préférence alimentaire entre *Ziziphus jujuba* et *Ficus sakalavarum*

Le fait que les individus laissés dans la volière mangent autant de fruits de *Z. jujuba* que de *F. sakalavarum* peut être dû à la nécessité de la présence de ces deux fruits en même temps dans le régime alimentaire de *R. madagascariensis* et que le choix de l'animal n'est affecté ni par le poids des fruits ni par le taux de sucre contenu dans la pulpe.

Cependant pour ces deux espèces de plantes, nous avons constaté que les jeunes chauves-souris préfèrent les fruits de *F. sakalavarum.* Nous avons aussi observé un changement de préférence alimentaire entre les jeunes et les adultes. Les jeunes mangent plus de *Ficus* que de *Z.*

jububa, ce qui pourrait être lié à un problème comportemental, si les jeunes en question n'ont pas au préalable eu l'occasion d'intégrer cette espèce à leur régime alimentaire. D'une part, étant donné que les tiges du *Z. jububa* sont épineuses, le fruit ne pourrait être enlevé qu'en vol stationnaire, un comportement non encore acquis chez les jeunes chauves-souris. D'autre part, les fruits de *Ficus* seraient riches en éléments utiles à la croissance des jeunes. En effet, des éléments tels que le calcium et l'azote sont nécessaires pour assurer une croissance rapide des jeunes (Morrison, 1980 ; Wendeln & Runkle, 2000) avant d'entamer la période sèche plus prolongée (septembre et octobre) pendant laquelle les aliments qui leur sont utiles sont peu abondants dans la nature.

D'ailleurs, chez les adultes, nous avons constaté une préférence plus marquée vis-à-vis des fruits immatures de *Z. jujuba.* L'animal est modérément susceptible de s'adapter à cette espèce introduite. Pour le cas des individus qui ont mangé les deux espèces en même temps*,* les éléments nutritionnels trouvés dans l'une ou l'autre espèce ne pourront pas satisfaire le besoin de l'animal mais certains éléments essentiels peuvent être présents dans l'une et faire défaut ou être en quantité minime dans l'autre, ce qui incite à consommer les deux espèces à la fois. Les adultes mangent à la fois *F. sakalavarum* et *Z. jujuba*, ce dernier en quantité plus importante car plus riche en sucres (Tab. I), mais aussi en protéines (1,03 à 1,18 %), phosphore, calcium et vitamine C (70-165 mg/100 g ; Singh *et al.*, 1967). Les fruits immatures de *Z. jujuba*, moins riches en sucres, ont été mangés en abondance par rapport aux fruits mûrs, cela vient peut être aussi du fait que les taux de sucres contenus dans la pulpe ne seraient pas les seuls facteurs influençant le choix de la chauve-souris. Selon Mattson (1980), les fruits riches en protéines et lipides attirent plus les frugivores que ceux riches en glucides.

Le choix plus marqué envers *Ficus* supporte les assertions des chercheurs (Raheriarisena, 2005 ; Ratrimomanarivo, 2007 ; Picot *et al.,* 2007) selon lesquelles *Ficus* est un des fruits les plus importants dans l'alimentation des frugivores tropicaux. Selon Wendeln *et al.* (2000), les espèces de *Ficus* diffèrent dans leur valeur nutritive ce qui conduit les frugivores à se nourrir d'espèces autres que les *Ficus* afin de se procurer les éléments nutritionnels appropriés.

Interaction entre *Ziziphus jujuba* et *Rousettus madagascariensis*

Cette étude s'inscrit parmi celles montrant la contribution des espèces de plantes introduites à l'alimentation de *R. madagascariensis*. Ainsi, Andrianaivoarivelo *et al.* (2007) ont étudié dans l'Est de Madagascar l'alimentation de l'espèce sur *Dymocarpus longan,* une plante à valeur économique importante. Dans l'extrême Sud-Est, les bananes (*Musa paradisiaca*) font aussi partie de son alimentation (Goodman, 1999). Nous avons constaté au cours de nos expériences et observations dans la nature que l'espèce introduite *Z. jujuba* entre dans l'alimentation de *R. madagascariensis*.

Pourtant, la contribution de *R. madagascariensis* à la dissémination des graines de *Z. jujuba* reste à étudier. Nos expériences et observations montrent que l'animal ne consomme pas tous les fruits sur place mais les transporte sur d'autres perchoirs avant de les manger. Deux possibilités peuvent être avancées pour mieux comprendre si *R. madagascariensis* participe à la dissémination des graines chez *Z. jujuba.* D'abord, nos résultats montrent que les fruits choisis par *R. madagascariensis* sont des fruits qui ne sont pas totalement mûrs, ce qui est probablement dû à la phénologie de la fructification de la plante. Les chauves-souris frugivores mangent les fruits encore accrochés sur les branches, elles choisissent ceux qui sont solides et pas totalement mûrs. Bien que l'animal soit capable de transporter les fruits, de manger la chair et de rejeter intactes les graines ailleurs, ces dernières non encore mûres ont peu de chance de germer car, selon Danthu *et al.* (1992), elles sont trop dures et trop grandes pour être avalées or pour que la germination des graines soit effective, celles-ci doivent subir une scarification mécanique et des actions chimiques induisant la germination (Danthu *et al.,* 1992), ce dont *R. madagascariensis* n'est pas capable sur les graines de jujube. La scarification mécanique des graines de jujube qui implique la fente, l'entaille ou l'enlèvement partiel de l'endocarpe ayant un aspect osseux est nécessaire pour le succès de la germination (Grice, 1996). Selon Grice (1996), les graines avalées par d'autres animaux frugivores peuvent rester dans le tube digestif pendant au moins 12 jours et une grande proportion de graines excrétées est viable, réalisant 88 % de la germination.

De ce fait, nous suggérons que *R. madagascariensis* n'assure pas la dissémination des graines de *Z. jujuba* mais l'animal dépend de cette plante pour améliorer son régime alimentaire au cours de la saison sèche pendant laquelle les fruits disponibles sont peu nombreux. Cette plante, au vu de sa large distribution le long de la côte Ouest de Madagascar, constitue une ressource alimentaire importante pour *R. madagascariensis* et pourrait faciliter les déplacements voire même la migration de l'espèce au cours de la saison sèche entre sites situés dans des régions éloignées géographiquement les unes des autres. La faible différenciation génétique ou panmixie entre les populations de cette espèce situées dans différentes régions lointaines (Goodman *et al.,* 2010) peut être due à la migration, laquelle est probablement facilitée par l'existence de telles plantes qui ravitaillent l'animal au long de sa route.

DISSÉMINATION DES GRAINES CHEZ *FICUS SAKALAVARUM*

Les résultats montrent que les graines de grande taille (*Z. jujuba*) ont été rejetées tandis que celles de petite taille (*F. sakalavarum*) ont été soit rejetées soit avalées. Des études ont montré que les *Pteropodidae* malgaches assurent la dissémination des graines de *Ficus*. Sur les hautes terres malgaches où la végétation est constituée par des savanes arborées anthropogéniques et des vestiges de forêt de haute altitude, Ratrimomanarivo (2007) a trouvé des graines de *F. lutea, F. pachyclada* et *F. reflexa* dans les fèces d'*Eidolon dupreanum.* Picot *et al.* (2007) ont également mentionné que des graines de *F. pyrifolia* et *F. brachyclada* accompagnaient les fèces d'*E. dupreanum* à l'Est, une zone caractérisée par des forêts denses humides et des formations secondaires.

Lors de leur expérience, Picot *et al.* (2007) ont réussi à faire germer avec plus de succès les graines de *F. brachyclada* et de *F. pyrifolia* issues de fèces d'*E. dupreanum* que celles des fruits non avalés par des animaux. Shilton *et al.* (1999) ont trouvé que C*ynopterus sphinx* (une espèce asiatique pesant 75,3 ± 13,36 g) avait la potentialité de disperser les graines sur plusieurs centaines de kilomètres. Des recherches sur l'importance du transport des graines zoochores vers des sites lointains et sur les flux génétiques entre populations de plantes isolées entre elles sont alors nécessaires (Shilton *et al.,* 1999). Ces recherches consistent à voir si les distances génétiques entre les populations des plantes sont faibles ce qui pourrait être dû à des échanges génétiques constants occasionnés par les frugivores.

Dans la volière, *Rousettus madagascariensis* défèque après avoir avalé la quasi-totalité des graines des fruits mangés. Les espèces qui consomment beaucoup de *Ficus* possèdent une probabilité élevée de disséminer les graines (Shanahan *et al.,* 2001). Ce n'est pas seulement l'abondance de fruits mangés qui compte pour l'efficacité de la germination et de la dissémination des graines. Celles-ci doivent passer et ressortir intactes des tubes digestifs comme c'est le cas avec les primates, les chauves-souris frugivores ou les pigeons (Shanahan *et al.*, 2001).

Marshall (1985) concluait que les figues sont consommées par au moins 47 espèces de *Pteropodidae*. Comme les fruits sont soit mangés sur place soit transportés vers d'autres perchoirs, les graines de *Ficus* sont disséminées de trois façons : lâcher en vol du fruit ou des graines enrobées de pulpe, émission de pelotes de régurgitation contenant les graines si l'animal a juste extrait le jus du fruit, rejet de graines dans les fèces.

La plupart des pieds de *F. sakalavarum* que nous avons étudiés à Anjohibe sont isolés des forêts qui constituent les habitats naturels d'autres espèces frugivores comme les Lémuriens. Les pieds groupés ne forment que de petits îlots isolés de forêt qui ne peuvent abriter des communautés de frugivores non-volants. Par conséquent, seuls les animaux à forte mobilité pourront effectuer la dissémination des graines de ces figuiers isolés à savoir les chauves-souris frugivores, les oiseaux et les sangliers (*Potamocherus larvatus*) qui se nourrissent des fruits tombés sous les arbres.

REMERCIEMENTS

Nos remerciements vont à IFS (International Foundation for Science) qui a financé ce travail. Le Département de Biologie Animale de l'Université d'Antananarivo et le Ministère de l'Environnement et des Forêts ont élaboré l'autorisation de recherche nécessaire au cours des missions sur le terrain. Nous tenons à remercier le Dr Steven

M. Goodman pour nous avoir conseillés et apporté des améliorations dans la rédaction de cet article. Nous remercions également tous ceux qui nous ont aidés à la réalisation de cette étude entre autres Mr Eugène Ambonimanana et Mr Rabemiary nos guides à Anjohibe.

RÉFÉRENCES

ANDRIAFIDISON, D., ANDRIANAIVOARIVELO, R.A., RAMILIJAONA, O.R, RAZANAHOERA, M.R., MACKINNON, J., JENKINS, R.K.B, & RACEY, P.A. (2006).— Nectarivory by endemic malagasy fruit bats during the dry season. *Biotropica*. 38 : 744-749.

ANDRIANAIVOARIVELO, R.A., RAMILIJAONA, O. & ANDRIAFIDISON, D. (2007).— *Rousettus madagascariensis* Grandidier 1929 feeding on *Dimnocarpus longan* in Madagascar. *African Bat Conservation News.* 11 : 3-4.

AZAM-ALI, S., BONKOUNGOU, E., BOWE, C., DEKOCK, C., GODARA, A. & WILLIAMS, J.T. (2006).— *Ber & other jujubes*. International Centre for Underutilised Crops, University of Southampton, Southampton.

BALSAM, M.S. & SAGARIN, E. (1972).— *Cosmetics science & technology.* John Wiley and Sons, Baltimore.

BERG, C.C. (1986).— The *Ficus* species (Moraceae) of Madagascar and the Comoro Islands. *Adansonia,* Série 4(8) : 17-55.

BOLLEN, A. & VAN ELSACKER, L. (2002).— Feeding ecology of *Pteropus rufus* (Pteropodidae) in the littoral forest of Sainte Luce, SE Madagascar. *Acta Chiropterologica*, 4 : 33-47.

BROOK, G.A., RAFTER, M.A., RAILSBACK, L.B., SHEEN, S.W. & LUNDBERG, J. (1999).— A high-resolution proxy record of rainfall and ENSO since AD 1550 from layering in stalagmites from Anjohibe Cave, Madagascar. *The Holocene*, 9 : 695-705.

BURNEY, D.A., BURNEY, L.P., GODFREY, L.R., JUNGERS, W.L., GOODMAN, S.M., WRIGHT, H.T. & JULL, A.J.T. (2004).— A chronology for late prehistoric Madagascar. *J. Human Evol.,* 47 : 25-63.

CAPURON, R. (1965).— *Matériaux pour l'étude de la flore forestière de Madagascar « Rhamnacées »*. Centre Technique Forestier Tropical section de Madagascar.

DALECKY, A., KERDELHUÉ, C., JOHNSON, S., RAZAFINDRATSITA, V.R, GRASSI, C,. RAZAFIARIMALALA, A.C, OVERDORFF, D. & RASPLUS, J.Y. (2003). — Moraceae, *Ficus* and associated fauna. Pp : 322-344 *in :* S.M. Goodman & J.P. Benstead (eds). *The natural history of Madagascar*. Chicago University Press, Chicago.

DANTHU, P., GAYE, A., ROUSSEL, J. & SARR, A. (1992*).— Quelques aspects de la germination des semences de* Ziziphus mauritiana. Paper presented at the IUFRO symposium on tree seeds, 23-27 November (1992), Ouagadougou, Burkina Faso.

DECARY, R. (1934).— Les grottes d'Anjohibe. *La Revue de Madagascar*, 8 : 81-85.

FROST, S. K. & FROST, P.G.H. (1981).— Sunbird pollination of *Strelizia nicolai*. *Oecologia*, 49 : 379-384.

GODINEZ-ALVAREZ, H. & VALIENTE-BANUET, A. (2000).— Fruit-feeding behavior of the bats *Leptonycteris curasoae & Choeronycteris mexicana* in flight cage experiments: Consequences for dispersal of columnar cactus seeds. *Biotropica,* 32 : 552-556.

GOODMAN, S.M. (1999).— Notes on the bats of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela and surrounding areas of southeastern Madagascar. Pp 251-257 *in :* A fauna and flora survey of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar, with particular reference to elevational variation. *Fieldiana : Zoology*, new series, 94 :1-297.

GOODMAN, S.M., CHAN, L.M, NOWAK, M.D., & YODER, A.D. (2010).— Phylogeny and biogeography of western Indian Ocean *Rousettus* (Chiroptera: Pteropodidae). *J. Mammal.*, 91 : 593-606.

GRICE, A.C. (1996).— Seed production, dispersal & germination in *Crytostegia grandiflora* and *Ziziphus mauritiana*, two invasive shrubs in tropical woodlands of northern Australia. *Austral. J. Ecol.*, 21 : 324-331.

HUMBERT, H. (1950).— *Flore de Madagascar et des Comores (Plantes vasculaires), 123, Famille Rhamnacées*. Typographie Firmin-Didot et Cie imprimeurs de l'Institut, Paris.

JAWANDA, J.S., AAL, J.S., JOSAN, J.S. & MANN, S.S. (1980).— Studies on the storage of ber fruits. II. Cold temperature. *Punjab Horticult. J.*, 20 : 171-178.

LONG, E. & RACEY, P.A. (2007).— An exotic plantation crop as a keystone resource for an endemic megachiropteran, *Pteropus rufus*, in Madagascar. *J. Trop. Ecol.,* 23 : 397-407.

MACKINNON, J.L., HAWKINS, C.E. & RACEY, P.A. (2003).— Pteropodidae, fruit bats, *Fanihy, angavo*. Pp 1299-1302 *in :* S.M. Goodman & J.P. Benstead (eds). *The natural history of Madagascar*. Chicago University Press, Chicago.

MARSHALL, A.G. (1985).— Old World phytophagous bats (Megachiroptera) and their food plants: a survey. *Zool. J. Linn. Soc.,* 83 : 351-369.

MATTSON, W.J. (1980).— Herbivory in relation to nitrogen content. *Ann. Rev. Ecol. Syst.,* 11 : 119-161.

MORRISON, D.W. (1978).— Foraging ecology and energetics of frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology,* 59: 716-723.

PICOT, M.M., JENKINS, R.K.B., RAMILIJAONA, O.R., RACEY, P.A. & CARRIÈRE, S.M. (2007).— The feeding ecology of *Eidolon dupreanum* (Pteropodidae) in eastern Madagascar. *Afr. J. Ecol.,* 45 : 645-650.

RAHERIARISENA, M. (2005).— Régime alimentaire de *Pteropus rufus* (Chiroptera : Pteropodidae) dans la région subaride du sud de Madagascar. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 60 : 255-264.

RATRIMOMANARIVO, F.H. (2007).— Étude du régime alimentaire d'*Eidolon dupreanum,* Chiroptera : Pteropodidae, dans la région anthropisée des hautes terres du centre de Madagascar. *Rev. Ecol. (Terre et Vie),* 62 : 229-244.

R DEVELOPMENT CORE TEAM.— *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http ://www.R-project.org

ROGER, B., SINGLETON, V., BISSON, L. & KUNKEE, R. (1996).— *Principles & practices of winemaking*. Chapman & Hall, London.

SHANAHAN, M., SO, S., COMPTON, S.G. & CORLETT, R. (2001).— Fig-eating by vertebrate frugivores: a global review. *Biol. Rev.*, 76 : 529-572.

SHILTON, L.A., ALTRINGHAM, J.D., COMPTON, S.G. & WHITTAKER, R.J. (1999).— Old World fruit bats can be long-distance seed dispersers through extended retention of viable seeds in the gut. *Proc. R. Soc. London. Series B,* 266 : 219-223.

SINGH, S., KRISHNAMURTHY, S. & KATYAL, SL. (1967).— *Fruit culture in India*. ICAR, New Delhi, India.

VASHISHTHA, B.B., PAREEK, O.P., CHRASEKHARAN, I. & GHAMIN, A. (1989).— Chemotaxonomic relationship among jujube (*Ziziphus mauritiana* Lamk.) cultivars & some related species. *Ann. Arid Zone*, 28 : 123-132.

WELLS, N.A. & ARIAMIHAJA, B.R. (1993).— The initiation & growth of guillies in Madagascar: are human to blame? *Geomorphology*, 8 : 1-46.

WENDELN, M.C., RUNKLE, J.R. & KALKO, E.K.V. (2000).— Nutritional values of 14 figs species and bat feeding preferences in Panamá. *Biotropica*, 32 : 489-501.