

Chiroptères

FLEURS VISITÉES
PAR *ROUSETTUS MADAGASCARIENSIS*
G. GRANDIDIER, 1928 (CHIROPTERA : PTEROPODIDAE)
DANS LA RÉSERVE SPÉCIALE D'ANKARANA,
MADAGASCAR

par

Judith VOLOLONA^{1,3}, Perle RAMAVOVOLOLONA¹,

Oliva S. NOROALINTSEHENO LALARIVONIAINA^{2,3}

et Steven M. GOODMAN^{3,4}

Les chauves-souris frugivores de l'ancien monde utilisent certains taxons végétaux comme ressource alimentaire et agissent en tant que pollinisateur potentiel des fleurs qu'elles visitent. À Madagascar, bien que des informations sur les plantes visitées par les deux espèces de plus grande taille de Pteropodidae endémiques – *Pteropus rufus* et *Eidolon dupreanum* – soient disponibles, celles visitées par *Rousettus madagascariensis*, de taille plus réduite, sont très peu connues. Pour déterminer les taxons végétaux visités par cette chauve-souris dans la Réserve Spéciale d'Ankarana, des échantillons de pollens ont été prélevés sur la fourrure de la tête des individus capturés à la fin de la

1. Mention Biologie et Écologie Végétales, Domaine Sciences et Technologie, Université d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo 101, Madagascar. E-mail : <vololonaj@gmail.com, ramavoperle@yahoo.fr>.

2. Mention Zoologie et Biodiversité Animale, Domaine Sciences et Technologie, Université d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo 101, Madagascar. E-mail: <olivasantarni@gmail.com>.

3. Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar.

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

Auteur correspondant : Judith VOLOLONA, Mention Biologie et Écologie Végétales, Domaine Sciences et Technologie, Université d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo 101, Madagascar. E-mail : <vololonaj@gmail.com>.

Bulletin de la Société zoologique de France 145 (1)

saison sèche en septembre et novembre 2016 puis en avril 2017, fin de la saison des pluies. Les analyses polliniques des échantillons ont donné treize taxons polliniques issus des fleurs visitées dont *Parkia madagascariensis* (26,5 %) et *Eucalyptus* spp. (16,9 %) sont les plus abondants. Les taxons végétaux visités par *R. madagascariensis* varient selon le sexe et l'âge du visiteur. Cette chauve-souris montre une préférence pour les fleurs petites, de couleur blanche et jaune, à nombreuses étamines, portées par des rameaux florifères axillaires, caractères habituellement corrélés avec le syndrome de la pollinisation cheiroptérophile. Les résultats suggèrent que *R. madagascariensis* pourrait être considéré comme un pollinisateur potentiel des plantes qu'elle visite.

Mots-clés : Visite de fleurs, *Rousettus madagascariensis*, fourrure, pollen, Réserve Spéciale d'Ankarana.

Flowers visited by *Rousettus madagascariensis* Grandidier, 1928 (Chiroptera: Pteropodidae) in the Réserve Spéciale d'Ankarana, Madagascar

Certain species of Old World fruit bats (Family Pteropodidae) feed on flowering plants for which they are potential pollinators. While some information is available for the two largest species of endemic Malagasy pteropodids (*Pteropus rufus* and *Eidolon dupreanum*), little is known about the plant species visited by *Rousettus madagascariensis*, the smallest endemic member of this family. To determine the plant taxa visited by *R. madagascariensis*, individuals were captured in the Réserve Spéciale d'Ankarana during the dry season (September and November 2016) and the wet season (April 2017). Immediately after capture, the rostrum of individual bats was swabbed for pollen traces, which were then identified using a flowering plant pollen catalog for the site. Thirteen plant taxa were identified from the bats, the most visited being *Parkia madagascariensis* (26.5%) and *Eucalyptus* spp. (16.9%). *Rousettus madagascariensis* showed sexual differences in plant species visited during the two seasons. This bat showed a preference for small, white or yellow flowers, with numerous stamens and axillary floriferous branches, which are chiropterophilic traits. It is assumed that *R. madagascariensis* can serve as a pollinator of the visited plant species.

Keywords: Flowers, *Rousettus madagascariensis*, pollen, fur, Réserve Spéciale d'Ankarana.

Introduction

Les chauves-souris frugivores de l'ancien monde, appartenant à la famille des Pteropodidae, jouent un rôle écologique dans le maintien de la structure forestière et dans la restauration des forêts perturbées en tant que pollinisateurs (BAWA, 1990 ; LAW & LEAN, 1999 ; HODGKINSON *et al.*, 2003 ; SINGAVERLAN & MARIMUTHU, 2004) et disséminateurs de graines (RAINEY *et al.*, 1995 ; SHILTON *et al.*, 1999). Dans les forêts tropicales, au moins 150 espèces de plantes sont pollinisées par les Pteropodidae (FUJITA & TUTTLE, 1991). Selon FAEGRI & VAN DER PIJL (1979), FENSTER *et al.* (2004) et WASER (2006), les fleurs visitées par les chauves-souris présentent des caractères d'adaptation morphologiques tels qu'une forte odeur, une couleur blanche ou terne et un port bien dégagé qui sont attractifs pour les Pteropodidae ; ces caractères sont conjointement connus comme le

Fleurs visitées par *Rousettus madagascariensis* d'Ankarana

syndrome de la pollinisation cheiroptérophile. Par ailleurs, les Pteropodidae exploitent abondamment les pollens les plus riches en protéines (LAW, 1992).

À Madagascar, la famille des Pteropodidae est représentée par trois espèces endémiques frugivores, pollinivores et nectarivores ; il s'agit de *Pteropus rufus*, *Eidolon dupreanum* et *Rousettus madagascariensis* (GOODMAN, 2011). Au moins, 58 espèces de plantes sont connues pour avoir été visitées par ces chauves-souris pour les pollens et les nectars (RACEY *et al.*, 2010). Ces chauve-souris sont des pollinisateurs confirmés de certaines espèces de plantes qu'elles visitent, à savoir les deux espèces de baobabs endémiques malgaches, *Adansonia grandidieri* et *A. suarezensis* (RASOAMANANA, 2015) et une espèce de kapokier introduite, *Ceiba pentandra* (ANDRIAFIDISON *et al.*, 2006).

La plupart des travaux portant sur les fleurs visitées par les Pteropodidae malgaches qui s'y nourrissent se rapportent à *P. rufus* et *E. dupreanum* (BOLLEN & VAN ELSACKER, 2002 ; LONG, 2002 ; RAHERIARISENA, 2005 ; ANDRIAFIDISON *et al.*, 2006 ; PICOT *et al.*, 2007 ; RATRIMOMANARIVO, 2007). Concernant *R. madagascariensis*, diverses études ont été effectuées sur la consommation de fruits, la dynamique de la population, le comportement social et la conservation de cette chauve-souris (ANDRIANAIVOARIVELO *et al.*, 2011 ; ANDRIANAIVOARIVELO *et al.*, 2012 ; NOROALINTSEHENO LALARIVONIAINA *et al.*, 2017, 2018 ; RAMANANTSALAMA *et al.*, 2018) ; alors que leur rôle en tant que visiteurs des fleurs (ANDRIAFIDISON *et al.*, 2006 ; RAZAFINDRAKOTO, 2006) est quasiment méconnu.

L'objet de la présente étude a été de déterminer les plantes visitées par *R. madagascariensis* et le rôle probable de celle-ci dans la pollinisation de ces plantes dans la forêt sèche de la Réserve Spéciale d'Ankarana. Les hypothèses émises étant : (i) les différentes plantes visitées varient suivant l'âge et le sexe de l'animal ainsi que la saison, (ii) les fleurs des plantes visitées par *R. madagascariensis* présentent des caractères morphologiques floraux et polliniques semblables, (iii) les caractères floraux des plantes visitées s'inscrivent dans le syndrome de la pollinisation cheiroptérophile.

Matériels et méthodes

Description de *Rousettus madagascariensis*

Rousettus madagascariensis est la plus petite des trois espèces de chauves-souris frugivores malgaches, avec une taille comprise entre 110 et 140 mm et une longueur de l'avant-bras entre 62 et 78 mm (GOODMAN, 2011). Elle a une large répartition dans une grande partie de l'île (GOODMAN & RAMASINDRAZANA, 2013) et est rencontrée dans divers habitats dont les forêts littorales, les forêts humides, les forêts sèches de l'Ouest et les paysages agricoles modifiés (MACKINNON *et al.*, 2003 ; ANDRIANAIVOARIVELO *et al.*, 2011 ; GOODMAN, 2011). Cette espèce consomme surtout les fruits, mais se nourrit également de pollen et de nectar (ANDRIANAIVOARIVELO *et al.*, 2011).

Site d'étude

La Réserve Spéciale d'Ankarana est localisée dans l'extrême nord de Madagascar, ex-province d'Antsiranana, région Diana, à 80 km au sud-ouest d'Antsiranana (Figure 1). Cette aire protégée se situe entre 12°50'–13°01'S et 49°01'–49°14'E à une altitude comprise entre 0 et 750 m. Elle abrite une forêt sèche sur un massif calcaire sculpté par une érosion hydrique connu sous le nom de « tsingy » et une large grotte à structure complexe occupée depuis plusieurs décennies par plusieurs espèces de chauves-souris dont *R. madagascariensis*.

La zone d'étude est caractérisée par un climat tropical sec avec une précipitation moyenne annuelle de 1012 mm ; la saison sèche s'étale sur 7 à 8 mois (mai à décembre) suivie par une saison des pluies de 4 mois (janvier à avril). En moyenne, la température journalière oscille entre 21,1°C et 30,9° C. La température moyenne annuelle est de 26,7°C (GOODMAN *et al.*, 2018, p. 561).

La végétation d'Ankarana est principalement constituée d'une forêt sèche avec des îlots de forêts humides, des fourrés secondaires à bambous et des zones ouvertes arborées (Figure 2). Dans les périphéries s'installent des formes de dégradation de la forêt, telles que des prairies et des pâturages secondaires entrecoupés de

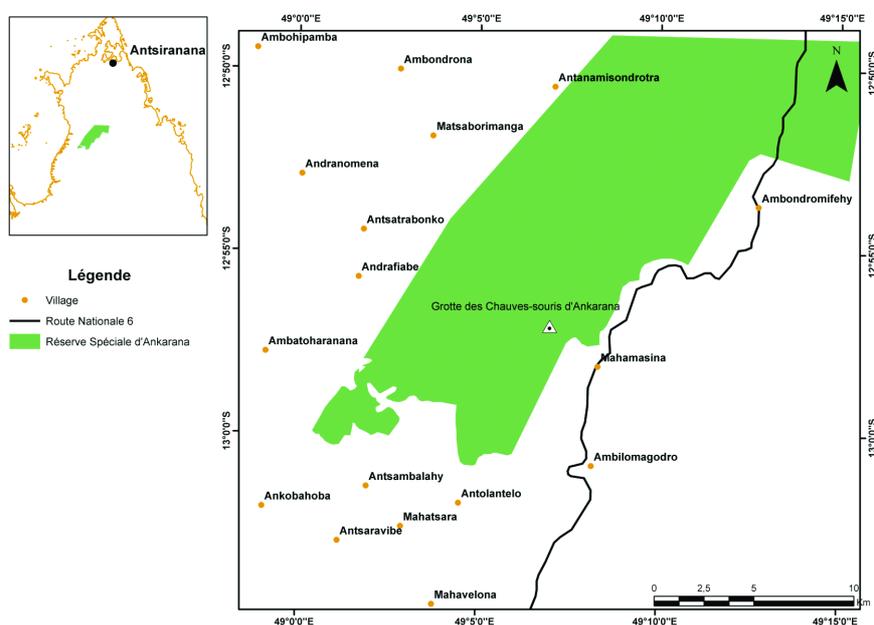


Figure 1

Localisation de la Réserve Spéciale d'Ankarana et la Grotte des Chauves-souris dans la partie Nord de Madagascar (Source : BD 500 ; MOAT & SMITH, 2007 ; Projection : WGS 198, UTM Zone 38S).

Location of the Grotte des Chauves-souris study site in the northern part of Madagascar (Source: BD 500; MOAT & SMITH, 2007; Projection: WGS 198, UTM Zone 38S).

Fleurs visitées par *Rousettus madagascariensis* d'Ankarana

lambeaux de forêt ripicole. Du point de vue floristique, la forêt abrite au moins 670 espèces de plantes appartenant à 108 familles (GOODMAN *et al.*, 2018, p. 563). Les familles les mieux représentées étant les Fabaceae, Rubiaceae, Euphorbiaceae, Malvaceae, Ebenaceae et Rutaceae. La plupart des espèces de plantes (60 %) de la forêt fleurissent à la fin de la saison sèche de septembre à novembre, 30 % en saison des pluies et 10 % après la chute des feuilles (BARDOT-VAUCOULON, 1991).

Collecte d'échantillons

La collecte des données a été effectuée dans un premier temps à la fin de la saison sèche en septembre et en novembre 2016, puis dans un second temps en période des pluies en avril 2017. Afin de collecter les pollens accrochés sur le pelage des individus de *R. madagascariensis*, les chauves-souris ont été capturées à l'entrée de la Grotte des Chauves-souris d'Ankarana (12°57'S – 049°07'E, alt. 100 m), le matin au moment où les chauves-souris rentrent dans leur gîte après la recherche de nourriture. Un piège harpe a été installé entre l'ouverture et le gîte diurne des chauves-souris. Le piège a été surveillé et aussitôt qu'un individu a été capturé, le pelage de la tête comprenant le front, le museau et le cou, a été frotté avec un coton-tige mouillé pour

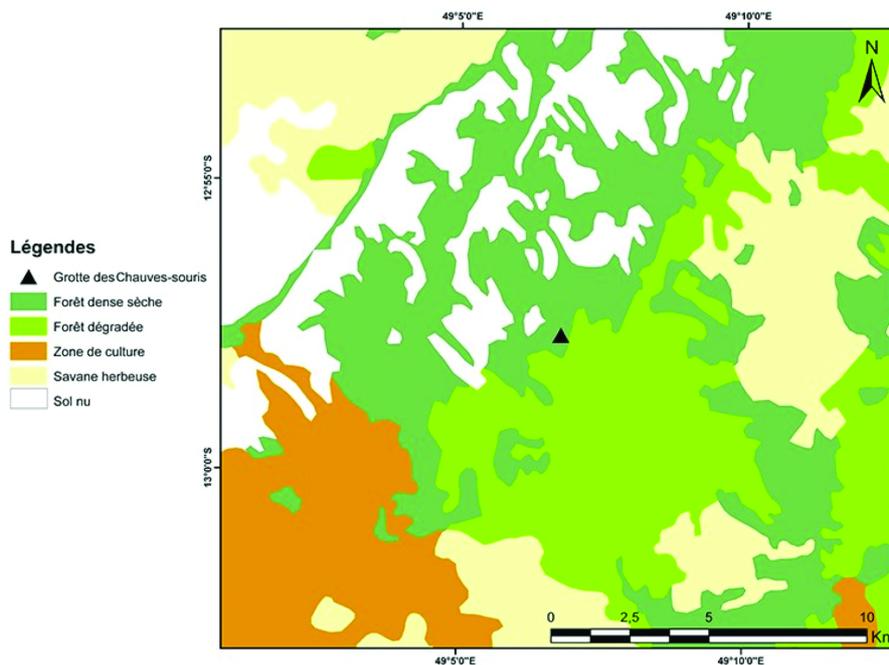


Figure 2

Carte d'occupation du sol centré sur la Grotte des Chauves-souris dans la Réserve Spéciale d'Ankarana (Source : BD 500 ; MOAT & SMITH, 2007 ; Projection : WGS 198, UTM Zone 38S).

Land-cover map around the Grotte des Chauves-souris in the Réserve Spéciale d'Ankarana (Source: BD 500; MOAT & SMITH, 2007; Projection: WGS 198, UTM Zone 38S).

Bulletin de la Société zoologique de France 145 (1)

l'accrochage d'éventuels pollens sur la fourrure (VOIGT *et al.*, 2009). Le coton tige individuel recueilli a été mis dans un tube en plastique numéroté lequel a été mis avec l'animal correspondant. L'échantillon de pollens en provenance de chaque individu a reçu le même numéro que l'individu lui-même. Le sexe et l'âge de chaque individu ont été déterminés par l'observation des organes génitaux externes et par l'examen des articulations épiphysaires des os du troisième doigt (ANTHONY, 1988). Les chauves-souris adultes sont celles dont les épiphyses phalangiennes sont complètement ossifiées, alors que, chez les juvéniles, l'ossification n'est pas encore terminée.

Des spécimens d'herbiers des plantes en fleurs ont été également collectés dans tous les types de végétation de la Réserve Spéciale d'Ankarana ainsi que dans les zones dégradées périphériques, au cours de chaque période d'échantillonnage. Les spécimens collectés ont été séchés puis identifiés à différents niveaux taxonomiques, selon les informations disponibles sur les bases de données de Madagascar Catalogue (2017). Les caractères floraux des plantes visitées par *R. madagascariensis* ont été étudiés. L'étude a consisté à décrire la couleur, la taille, le type d'inflorescence, le nombre d'étamines et la présence ou l'absence de nectar.

Traitements et analyses polliniques

Afin d'isoler les pollens, le coton-tige a été traité au laboratoire de Palynologie de l'Université d'Antananarivo. Le traitement consiste à acétolysier les pollens dans un mélange acétolysant de 9 volumes d'anhydride acétique et 1 volume d'acide sulfurique (ERDTMAN, 1952). La totalité du culot obtenu a été monté entre lame et lamelle dans de la glycérine à 40 % phénolée. Chaque préparation a été analysée au microscope photonique (x400). Les taxons polliniques rencontrés ont été photographiés (x1000) à l'aide d'un appareil mikroCamlab 1.3/3.0/5.0/9.0 MP raccordé au microscope, dénombrés, identifiés et décrits grâce à la comparaison avec les pollens de la Réserve Spéciale d'Ankarana (VOLOLONA *et al.*, 2019), les travaux de références en Palynologie (Association des palynologues de langue française, 1974 ; BONNEFILE & RIOLLET, 1980 ; RASOLOARIJAO *et al.*, 2018) ainsi que les collections de lames de références disponibles au laboratoire.

Analyses statistiques des données

Le nombre de visites d'un taxon donné correspond au nombre d'individus de *R. madagascariensis* portant le pollen du taxon en question sur le pelage. La fréquence (F) de visite a été exprimée par le rapport entre le nombre de visites d'un taxon (n) et le nombre total de visites de tous les taxons (N) (McANEY *et al.*, 1991). Les fréquences considérées dans le présent travail ont été celles obtenues par période d'échantillonnage et par saison.

$$F = n/N \times 100$$

Pour déterminer la variation de la fréquence des visites des fleurs de *R. madagascariensis* en fonction de la saison et du sexe de l'individu, le test de khi-deux (χ^2) de Pearson a été utilisé. Le test non paramétrique de Mann Whitney (U) a été utilisé pour la comparaison du nombre de grains de pollens collectés par les individus mâles

Fleurs visitées par *Rousettus madagascariensis* d'Ankarana

et femelles. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel SPSS (version 21.0).

Résultats

Résultats des captures

Pour les trois périodes d'échantillonnage, 182 individus de *R. madagascariensis* ont été capturés, dont 82 mâles (77 adultes et 5 sub-adultes) et 100 femelles (80 adultes et 20 sub-adultes) ; en septembre 2016, 52 individus (34 mâles et 19 femelles) dont 25 soit 48 % portaient des pollens sur leur pelage ; en novembre 2016, 100 individus (27 mâles et 73 femelles) capturés et 13 soit 13 % portaient des pollens ; en avril 2017, 30 individus (15 mâles et 15 femelles) et 12 (34 %) portaient des pollens. Dans l'ensemble, 25 % des individus capturés portaient des pollens sur leur pelage.

Plantes en fleurs inventoriées

Les plantes en fleurs collectées durant les trois périodes d'échantillonnage comportent 95 espèces, dont 63 % indigènes et 37 % allogènes. Les familles les plus représentées étant les Fabaceae (22 espèces), les Anacardiaceae (8 espèces) et les Apocynaceae (7 espèces). Les espèces de plantes inventoriées respectivement en

Tableau 1

Fréquence moyenne (%) des visites des fleurs de *Rousettus madagascariensis*
(dans l'ordre décroissant des fréquences).

Mean frequency (%) of flowers visited by Rousettus madagascariensis.

| Famille | Genre et espèce | Fréquence (moyenne \pm écart-type) |
|---------------|----------------------------------|---|
| Fabaceae | <i>Parkia madagascariensis</i> | 27,8 \pm 2,7 (n = 23) |
| Myrtaceae | <i>Eucalyptus</i> spp.* | 16,9 \pm 3,9 (n = 14) |
| Sapotaceae | <i>Capurodendron ankaranense</i> | 10,9 \pm 4,2 (n = 3) |
| Fabaceae | <i>Senna ankaranensis</i> | 10,9 \pm 4,3 (n = 9) |
| Aphloiaceae | <i>Aphloia theiformis</i> | 8,4 \pm 2,4 (n = 7) |
| Bombacaceae | <i>Ceiba pentandra</i> * | 7,2 \pm 3,9 (n = 6) |
| Euphorbiaceae | <i>Euphorbia</i> sp. | 4,9 \pm 1,9 (n = 4) |
| Pinaceae | <i>Pinus</i> sp.* | 3,6 \pm 1,4 (n = 3) |
| Asteraceae | <i>Psiadia altissima</i> | 3,6 \pm 1,4 (n = 3) |
| Ulmaceae | <i>Trema orientalis</i> * | 2,4 \pm 1,0 (n = 2) |
| Fabaceae | <i>Crotalaria berteroana</i> * | 1,2 \pm 0,5 (n = 1) |
| Malvaceae | <i>Dombeya</i> sp. | 1,2 \pm 0,5 (n = 1) |
| Malvaceae | <i>Hibiscus</i> sp. | 1,2 \pm 0,5 (n = 1) |

* = Plante allogène.



Fleurs visitées par *Rousettus madagascariensis* d'Ankarana

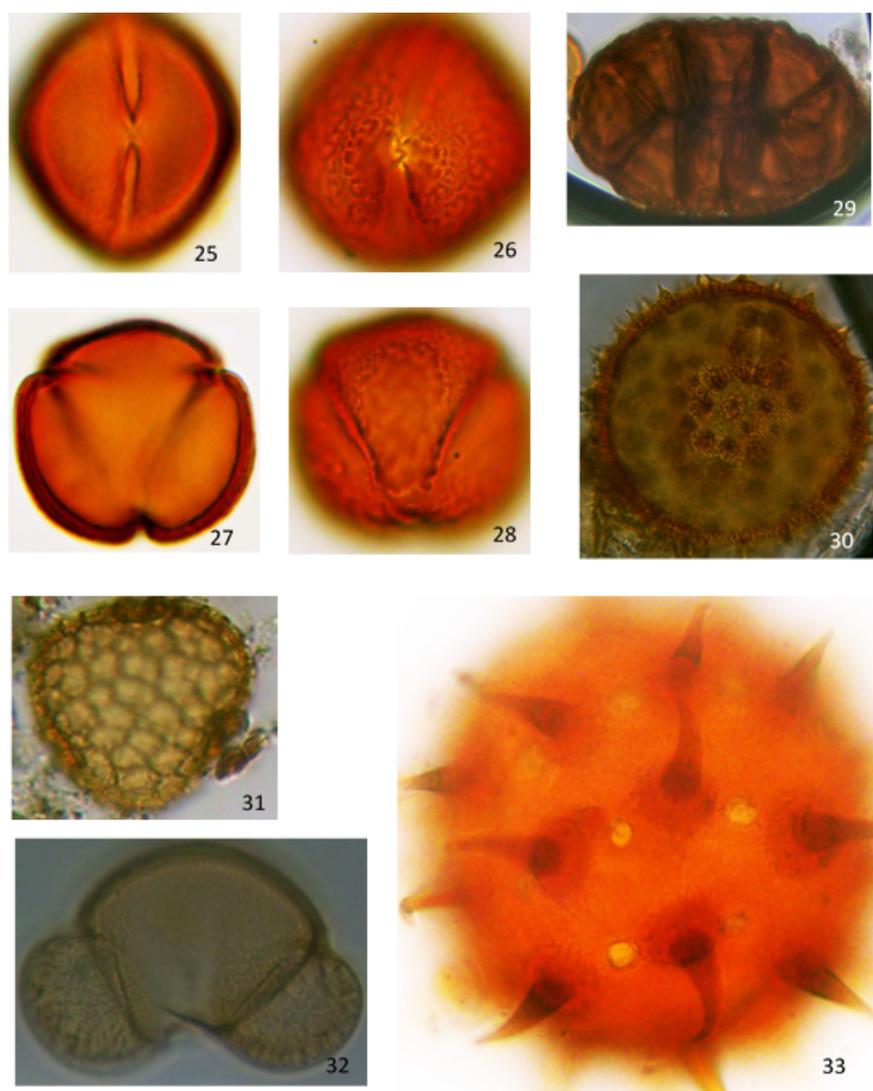


Figure 3

Grains de pollens identifiés sur la fourrure de *Rousettus madagascariensis*.

Pollen grains identified from the fur of Rousettus madagascariensis.

Trema orientalis (1-4) ; *Eucalyptus* spp. (5-8) ; *Aphloia theiformis* (9-12) ; *Crotalaria berteroana* (13-16) ;

Euphorbia sp. (17-18) ; *Capurodendron ankaranense* (19-22) ;

Psiadia altissima (23-24) *Senna ankaranensis* (25-28) ; *Parkia madagascariensis* (29) ;

Dombeya sp. (30) ; *Ceiba pentandra* (31) ; *Pinus* sp. (32) ; *Hibiscus* sp. (33).

Tableau 2

Caractéristiques florales et polliniques des espèces de plantes visitées par *Rousettus madagascariensis*.
Floral and pollen traits of the plant species visited by Rousettus madagascariensis.

| Famille Genre et espèce | Fleur | | Type d'inflorescence | Étamines | Nectar | Grains de pollen (dispersion, taille, ornementation de l'exine) |
|---|-------------------------|----------------------------|---|--|--------|---|
| | Couleur | Taille | | | | |
| Aphloiaceae <i>Aphlotia thiefformis</i> | blanche | petite | axillaire, en fascicule | nombreuses | + | monades, petits, striato-réticulés |
| Asteraceae <i>Psidium altissima</i> | jaune | petite | terminal, en capitule | nombreuses | + | monades, petits, échinulés |
| Bombacaceae <i>Celtis pentandra</i> | blanc-jaunâtre | grande | axillaire, en capitule | nombreuses | + | monades, grands, granulés |
| Euphorbiaceae <i>Euphorbia</i> sp. | — | petite | axillaire ou terminal, en cyme | rare | + | monades, moyens, perforés |
| Fabaceae <i>Crotalaria berteriana</i> <i>Parikia madagascariensis</i> <i>Senna ankaranensis</i> | jaune jaune jaune | petite petite grande | axillaire axillaire, en capitule axillaire, en panicule | nombreuses nombreuses nombreuses | + | monades, moyens, réticulés polyades, très grands, scabres monades, moyens, fovéolés |
| Malvaceae <i>Dombeya</i> sp. <i>Hibiscus</i> sp. | blanche, rose, jaune | petite à grande grande | axillaire, en cyme axillaire, solitaire | très nombreuses nombreuses | + | monades, grands, échinulés monades, très grands, échinulés |
| Myrtaceae <i>Eucalyptus</i> spp. | blanche | grande | axillaire, en cyme | très nombreuses | + | monade, petits, lisses |
| Pinaceae <i>Pinus</i> sp.* | — | — | cône | nombreuses | + | ballonnet, grands, lisses |
| Sapotaceae <i>Capurodendron ankaranense</i> | jaune | petite | axillaire, en fascicule | peu nombreuses | + | monades, moyens, lisses |
| Ulmaceae <i>Trema orientalis</i> | blanche | petite | axillaire, en cyme | peu nombreuses | — | monades, petits, verruqueux |

Nectar : + = présent, — = absent ; **Étamines** : rares < 5, nombreuses : 5 à 15, très nombreuses > 15 ; **Pollens** : très petit < 10 μm , 11 < petit < 24 μm , 25 < moyen < 49 μm , 50 < grand < 99 μm , 100 < très grand < 200 μm .

Fleurs visitées par *Rousettus madagascariensis* d'Ankarana

septembre 2016, novembre 2016 et avril 2017 étaient composées respectivement de 57 espèces (60 %), 24 espèces (25 %) et 14 espèces (15 %).

Plantes visitées par *Rousettus madagascariensis*

L'identification des pollens collectés sur le pelage des *R. madagascariensis* échantillonnés a donné 13 taxons polliniques issus des plantes visitées (Figure 3). Parmi ces taxons, huit sont des plantes indigènes, à savoir *Aphloia theiformis* (Aphloiaceae), *Capurodendron ankaranense* (Sapotaceae), *Dombeya* sp. (Malvaceae), *Euphorbia* sp. (Euphorbiaceae), *Hibiscus* sp. (Malvaceae), *Parkia madagascariensis* (Fabaceae), *Psiadia altissima* (Asteraceae) et *Senna ankaranensis* (Fabaceae), dont trois endémiques et cinq allogènes : *Ceiba pentandra* (Bombacaceae), *Crotalaria berteroana* (Fabaceae), *Eucalyptus* spp. (Myrtaceae), *Pinus* sp. (Pinaceae) et *Trema orientalis* (Ulmaceae). *Parkia madagascariensis* et *Eucalyptus* spp. ont été les taxons les plus visités avec des fréquences moyennes respectivement de 27,8 % et 16,9 % (Tableau 1). *Crotalaria berteroana*, *Dombeya* sp. et *Hibiscus* sp. ont été les moins visités. Pour l'ensemble des animaux échantillonnés, un individu de *R. madagascariensis* a visité de un à quatre taxons par nuit (moyenne (**m**) = 1,73 ; écart-type (**σ**) = 1,03 ; nombre d'individus (**n**) = 47).

Caractères morphologiques des fleurs et des pollens des plantes visitées

Les fleurs visitées par *R. madagascariensis* présentent en général des nectars et de nombreuses étamines (Tableau 2). Les fleurs sont petites, de couleur claire, à

Tableau 3

Fréquence (%) des visites des fleurs par *R. madagascariensis* selon les périodes d'étude.
Frequency of flowers visited by *R. madagascariensis* for each period of study.

| Genre/espèce de plantes | Période d'étude | | |
|----------------------------------|-----------------|---------------|------------|
| | Septembre 2016 | Novembre 2016 | Avril 2017 |
| <i>Aphloia theiformis</i> | 7,4 | 0,0 | 20,0 |
| <i>Capurodendron ankaranense</i> | 16,7 | 0,0 | 0,0 |
| <i>Ceiba pentandra</i> | 11,1 | 0,0 | 0,0 |
| <i>Crotalaria berteroana</i> | 1,9 | 0,0 | 0,0 |
| <i>Dombeya</i> sp. | 0,0 | 6,3 | 0,0 |
| <i>Eucalyptus</i> spp. | 18,5 | 6,3 | 20,0 |
| <i>Euphorbia</i> sp. | 0,0 | 62,5 | 0,0 |
| <i>Hibiscus</i> sp. | 1,9 | 0,0 | 0,0 |
| <i>Parkia madagascariensis</i> | 24,1 | 52,6 | 0,0 |
| <i>Pinus</i> sp. | 5,6 | 0,0 | 0,0 |
| <i>Psiadia altissima</i> | 5,6 | 0,0 | 0,0 |
| <i>Senna ankaranensis</i> | 0,0 | 0,0 | 60,0 |
| <i>Trema orientalis</i> | 3,7 | 0,0 | 0,0 |
| Total | 100 | 100 | 100 |

Bulletin de la Société zoologique de France 145 (1)

inflorescences axillaires et en capitule. Les pollens rencontrés sur le pelage de *R. madagascariensis* sont généralement des monades (92,0 %) de taille variable et bien ornementées (Figure 3).

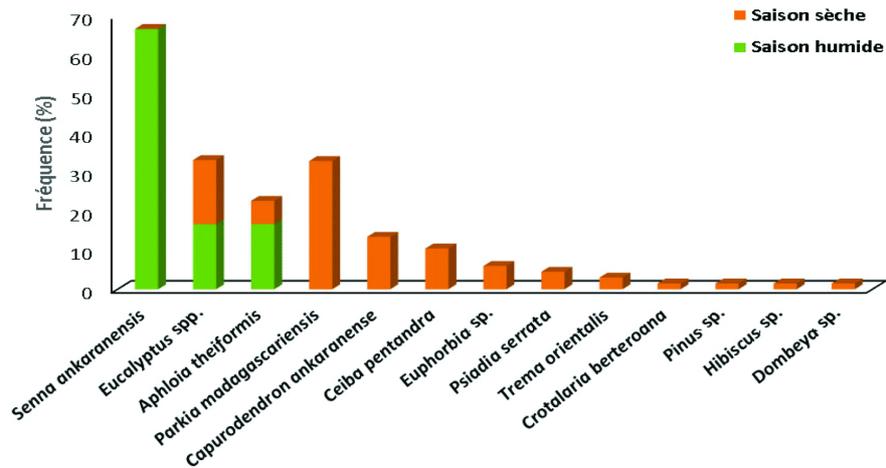


Figure 4

Fréquence (%) saisonnière des visites de fleurs par *Rousettus madagascariensis*.
Seasonal frequency of plant visits by Rousettus madagascariensis.

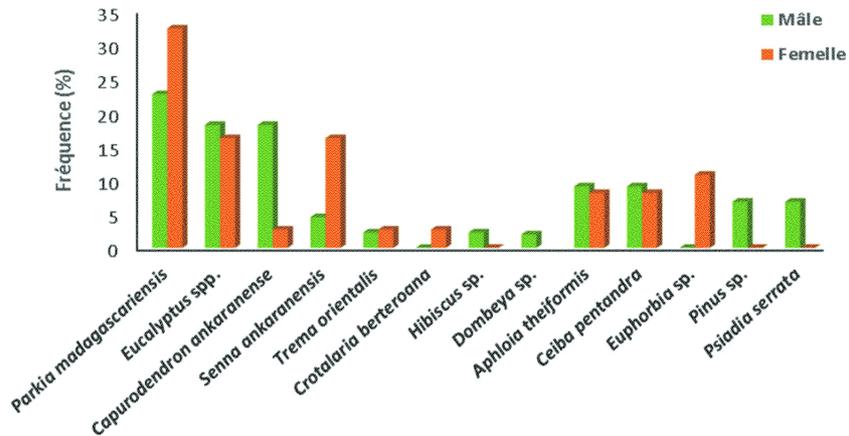


Figure 5

Fréquence (%) des visites de fleurs par *Rousettus madagascariensis* selon le sexe.
Frequency of plants visited by Rousettus madagascariensis according to sex.

Flours visitées par *Rousettus madagascariensis* d'Ankarana

Tableau 4

Fréquence des visites des fleurs suivant la catégorie d'âge et le sexe de *Rousettus madagascariensis*.
Frequency of of flowers visited according to age and sex of Rousettus madagascariensis.

| Genre/espèce de plantes | Mâle | | Femelle | |
|----------------------------------|--------|------------|---------|------------|
| | Adulte | Sub-adulte | Adulte | Sub-adulte |
| <i>Hibiscus</i> sp. | ++++ | - | - | - |
| <i>Dombeya</i> sp. | ++++ | - | - | - |
| <i>Pinus</i> sp. | ++++ | - | - | - |
| <i>Psiadia altissima</i> | ++++ | - | - | - |
| <i>Crotalaria berteroana</i> | - | - | - | ++++ |
| <i>Aphloia theiformis</i> | ++ | - | - | ++ |
| <i>Eucalyptus</i> spp. | ++ | - | - | ++ |
| <i>Trema orientalis</i> | ++ | - | - | ++ |
| <i>Euphorbia</i> sp. | - | - | +++ | + |
| <i>Capurodendron ankaranense</i> | +++ | - | - | + |
| <i>Senna ankaranensis</i> | - | + | - | +++ |
| <i>Ceiba pentandra</i> | ++ | - | + | + |
| <i>Parkia madagascariensis</i> | ++ | - | ++ | + |

++++ : Fréquence de visite élevée ; +++ : Fréquence de visite moyenne ; ++ : Fréquence de visite faible ; + : Fréquence de visite rare ; - : Absence de visite.

Variations saisonnières des fleurs visitées par *Rousettus madagascariensis*

Pendant la saison sèche (septembre et novembre), 12 taxons de plantes ont été visités par *R. madagascariensis*, dont quatre en novembre (Tableau 3). *Parkia madagascariensis* et *Eucalyptus* spp. ont été les plus visitées en cette saison. En saison des pluies (avril), trois taxons ont été en tout visités : il s'agit de *Aphloia theiformis*, *Eucalyptus* spp. et *Senna ankaranensis*, cette dernière espèce étant la plus visitée. Pour les deux saisons, *Eucalyptus* spp. a été toujours visité par *R. madagascariensis* (Figure 4). Néanmoins, le test de khi-deux ne montre pas de variation saisonnière significative des visites de fleurs de *R. madagascariensis* ($\chi^2 = 22,100$, ddl = 16, p = 0,140).

Variation des visites des fleurs de *Rousettus madagascariensis* selon le sexe

Parmi les 13 taxons dont les pollens ont été rencontrés sur le pelage de *R. madagascariensis*, cinq ont été les plus visités soit par les mâles adultes pour *Hibiscus* sp., *Dombeya* sp., *Pinus* sp., et *Psiadia altissima*, soit par les femelles adultes pour *Crotalaria berteroana* (Tableau 4). *Ceiba pentandra* et *Parkia madagascariensis* ont été à la fois visités par les mâles adultes et les femelles adultes et sub-adultes. *Eucalyptus* spp. (17,0 vs. 12,1 %) et *Capurodendron ankaranense* (17,0 vs. 2,1 %) ont été beaucoup plus visités par les chauves-souris mâles que par les femelles (Figure 5). D'après le test de khi-deux, les taxons végétaux visités par les indivi-

Bulletin de la Société zoologique de France 145 (1)

Tableau 5

Nombre de grains de pollens comptés sur *Rousettus madagascariensis* mâle et femelle.
Number of pollen grains counted for male and female *Rousettus madagascariensis*.

| Genre/espèce de plantes | Nombre de grains de pollens | | |
|----------------------------------|-----------------------------|---------------------|-------------|
| | Chez le mâle (%) | Chez la femelle (%) | Total |
| <i>Aphloia theiformis</i> | 107 (88,4) | 14 (11,6) | 121 |
| <i>Capurodendron ankaranense</i> | 142 (97,9) | 3 (2,9) | 145 |
| <i>Ceiba pentandra</i> | 10 (34,5) | 19 (64,5) | 29 |
| <i>Crotalaria berteroana</i> | – | 5 (100) | 5 |
| <i>Eucalyptus</i> spp. | 295 (51,3) | 280 (48,7) | 575 |
| <i>Euphorbia</i> sp. | – | 24 (100) | 24 |
| <i>Dombeya</i> sp. | – | 12 (100) | 12 |
| <i>Hibiscus</i> sp. | 56 (100) | – | 56 |
| <i>Parkia madagascariensis</i> | 235 (67,3) | 114 (32,7) | 349 |
| <i>Pinus</i> sp. | 3 (100) | – | 3 |
| <i>Psiadia altissima</i> | 7 (100) | – | 7 |
| <i>Senna ankaranensis</i> | 226 (36,6) | 392 (63,4) | 618 |
| <i>Trema orientalis</i> | 3 (8,6) | 32 (91,4) | 35 |
| Total | 1084 | 895 | 1979 |

des adultes et sub-adultes ($\chi^2 = 24,42$, ddl = 12, $p = 0,03$) et les individus mâles et femelles ($\chi^2 = 14,54$, ddl = 12, $p = 0,02$) sont significativement différents. Pour l'ensemble de grains de pollens comptés, le nombre de grains dénombrés chez les mâles a été plus élevé que chez les femelles, soit 1084 grains contre 895 (Tableau 5). Néanmoins la différence n'est pas statistiquement significative (Mann-Whitney : $U = 83,5$, $p > 0,05$).

Discussion et conclusion

Plantes visitées par *Rousettus madagascariensis*

Les treize taxons de plantes visités par *R. madagascariensis*, échantillonnés dans la Réserve Spéciale d'Ankarana lors du présent travail, appartiennent à différents types de formation végétale du site. Six de ces taxons, à savoir *Capurodendron ankaranense*, *Dombeya* sp., *Hibiscus* sp., *Euphorbia* sp., *Parkia madagascariensis* et *Senna ankaranense*, sont forestiers et indigènes au moins au niveau du genre (VOLOLONA *et al.*, 2019). Les sept taxons restants, dont cinq allogènes (*Ceiba pentandra*, *Eucalyptus* spp., *Pinus* sp., *Trema orientalis*) et deux indigènes (*Aphloia theiformis*, *Psiadia altissima*), appartiennent quant à eux à des formations plus ou moins dégradées et/ou à une zone de reboisement à la périphérie de l'aire protégée. Les résultats du présent travail sur les fleurs visitées par *R. madagascariensis* sont inédits

Fleurs visitées par *Rousettus madagascariensis* d'Ankarana

en dehors de *Dombeya* sp. et *Eucalyptus* spp., identifiés sur le pelage de *R. madagascariensis* par RAZAFINDRAKOTO (2006) dans le centre est de Madagascar (Moramanga).

Préférence de visite des fleurs de *Rousettus madagascariensis*

Rousettus madagascariensis présente une préférence particulière pour les fleurs d'une espèce forestière endémique, *Parkia madagascariensis* (27,8 %) et de reboisement *Eucalyptus* spp. (16,9 %). Les fleurs de *Parkia* et d'*Eucalyptus* produisent de fortes odeurs qui pourraient être facilement détectées dans la forêt (HODGKINSON *et al.*, 2003). De plus, ces fleurs sont probablement riches en contenu nutritionnel où cette chauve-souris peut prélever le plus d'éléments nutritifs. Selon LAW (1992), les Pteropodidae exploitent abondamment les pollens les plus riches en protéines.

Il est intéressant de noter que certaines plantes non inventoriées aux environs immédiats du site d'étude, *Aphloia theiformis* (8,4 %), *Ceiba pentandra* (7,2 %) et *Pinus* sp. (3,6 %), ont eu des fréquences de visites significatives. Ce fait suggère une préférence de *R. madagascariensis* d'Ankarana pour ces taxons végétaux. En effet, ANDRIANAIVOARIVELO *et al.* (2011), ont constaté que cette espèce de chauve-souris a parcouru plus de 8 km pour la recherche de nourriture dans l'Est de Madagascar. Ces constats concordent avec les travaux de RAHERIARISENA (2005), ANDRIAFIDISON *et al.* (2006) et RATRIMOMANARIVO (2007) montrant la visite et la préférence des autres espèces de Pteropodidae malgache, *Eidolon dupreanum* et *Pteropus rufus*, pour les fleurs de ces plantes.

Caractères floraux et pollinisation par *Rousettus*

D'après nos résultats, la plupart des fleurs exploitées par *R. madagascariensis* (Tableau 2) sont de couleur claire (blanche, jaune ou rose), à inflorescence axillaire, de petite ou de grande taille, à nectar et à nombreuses étamines. Ces caractères correspondent à celles cités par FAEGRI & VAN DER PIJL (1979), FENSTER *et al.* (2004) et WASER (2006) liés à la pollinisation cheiroptérophiles. Ces résultats suggèrent que *R. madagascariensis* intervient dans la pollinisation de ces plantes autochtones, introduites, endémiques et non endémiques rencontrées dans les formations primaires et dégradées d'Ankarana.

En l'absence de l'observation directe, le syndrome de la pollinisation permet de prédire les principaux pollinisateurs des taxons végétaux (OLLERTON *et al.*, 2009 ; REYNOLDS *et al.*, 2009). En effet, la plante avec des fréquences de visites les plus élevées, *Parkia madagascariensis* (27,8%), ont des fleurs blanches à très nombreuses étamines et beaucoup de nectar. *Parkia* présente des inflorescences en capitule, située sur un long pédoncule ; l'androcée et le gynécée très exposés, ce qui rend les pollens et le nectar facilement accessibles à la chauve-souris (SINGAVERLAN & MARIMUTHI, 2004 ; NATHAN *et al.*, 2005). Ainsi, *R. madagascariensis* assure, du moins en partie, le maintien de la population de *P. madagascariensis* par la pollinisation des fleurs, vu son statut écologique actuel vulnérable.

Bulletin de la Société zoologique de France 145 (1)

En Israël, *R. aegyptiacus* est le pollinisateur potentiel d'une espèce envahissante *Lantana camara* (Verbanaceae) (KORINE *et al.*, 1999). Bien que ces plantes se trouvent en abondance à Ankarana, aucun individu de *R. madagascariensis* échantillonné n'a été constaté visitant les fleurs. Selon l'étude de VANLALNGHAKA (2015) en Inde, *R. leschenaultii* ont visités les fleurs de *Bauhinia variegata* (Fabaceae). Contrairement à ces résultats, deux espèces de *Bauhinia* (*B. brevicalyx* et *B. capuronii*) inventoriées à Ankarana n'ont pas été exploitées par *R. madagascariensis* bien qu'il n'existe pas de grosses différences morphologiques au niveau des fleurs au sein de ce genre mais toutefois notées non conforme à la pollinisation cheiroptérophile.

Nos résultats ont montré que *R. madagascariensis* transportent les pollens à exine épaisse et bien ornementée. Ces caractères polliniques correspondent généralement aux pollens zoophiles (HESSE, 2000). La sculpture de pollens bien ornementée faciliterait sa fixation sur le corps de l'animal (PACINI & HESSE, 2005) et peuvent faciliter leur transport vers le stigmate d'une nouvelle fleur pour assurer la pollinisation. Ces constats montrent que *R. madagascariensis* peut transporter les pollens sur le stigmate des autres fleurs et peuvent être un bon candidat pollinisateur.

En conclusion, dans la Réserve Spéciale d'Ankarana, *R. madagascariensis* visite les fleurs des plantes indigènes et allogènes appartenant à la végétation naturelle et modifiée. Indépendamment de la proximité des plantes en fleurs, la préférence de *R. madagascariensis* pour les fleurs de *Parkia madagascariensis*, *Eucalyptus* spp., *Capurodendron ankaranense* et *Senna ankaranensis* a été constatée dans la présente étude. Les paramètres y afférents tels que le contenu nutritionnel des pollens et du nectar sont à approfondir ultérieurement. Les caractères floraux et polliniques des plantes visitées par *R. madagascariensis* sont en général ceux caractéristiques de la pollinisation cheiroptérophile. Durant les périodes d'échantillonnages, les individus mâles adultes sont les plus actifs pour les visites des fleurs, suivis des femelles sub-adultes. Les mâles sub-adultes sont les moins actifs. Une étude incluant une analyse des pollens contenus dans les matières fécales de cette chauve-souris serait toutefois intéressante pour vérifier la consommation de pollens et éliminer la possibilité de contamination.

Remerciements

Cette étude a été financée par Leona B. & Harry B. Helmsley Charitable Trust dans le cadre du Programme « Capacity building for Conservation project field staff and young Malagasy scientists » et par la famille Bob et Gail Loveman. Nous tenons à remercier la mention Biologie et Écologie Végétales de l'Université d'Antananarivo, la Direction Régionale des Forêts et Madagascar National Parks pour leur aide dans toutes les démarches administratives et pour la délivrance des autorisations des recherches. Nous sommes reconnaissants envers le directeur de la Réserve Spéciale d'Ankarana, M. Nicolas Salo, pour nous avoir donné l'autorisation d'accès. Nos remerciements à Riana V. Ramanantsalama, Sandrot Beravoana et Romuald (Baban'i Rapila) pour leur assistance sur le terrain. Nous remercions également l'examineur anonyme pour ses commentaires et critiques constructifs sur ce manuscrit.

Fleurs visitées par *Rousettus madagascariensis* d'Ankarana

RÉFÉRENCES

- ANDRIAFIDISON, D., ANDRIANAIVOARIVELO, R.A., RAMILJAONA, O.R., ANDRIANAIVOARIVELO, R.A., RACEY, P.A., RAZAFINDRAKOTO, N. & JENKINS, R.K.B. (2006).- Nectarivory by endemic Malagasy fruit bat during the dry season. *Biotropica*, **38** (1), 85-90.
- ANDRIANAIVOARIVELO, R.A., RAZANAHOERA M.R., MACKINNON, J., JENKINS, R.K.B. & RACEY, P.A. (2011).- Feeding ecology, habitat use and reproduction of *Rousettus madagascariensis* Grandidier, 1928 (Chiroptera: Pteropodidae). *Mammalia*, **75**, 69-78.
- ANDRIANAIVOARIVELO, R.A., PETIT, E.J., RAZAFINDRAKOTO, N., RACEY, P.A. (2012).- Alimentation et dispersion de graine chez *Rousettus madagascariensis* G. Grandidier, 1928 dans le nord-ouest de Madagascar. *Rev. Écol. (Terre Vie)*, **67**, 179-191.
- ASSOCIATION DES PALYNOLOGUES DE LANGUE FRANÇAISE. (1974).- *Pollen et spores d'Afrique tropicale*. Centre National de la Recherche Scientifique, Talence.
- ANTHONY, E.L. (1988).- Age determination in bats. In Anthony, E.L. & Kunz, T.H. (eds). *Ecological and behavioral method for the study of bats*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C: 47-58.
- BARDOT-VAUCOULON, M. (1991).- *Analyse floristique et mise en évidence des groupes écologiques sur faciès Karstique dans le massif d'Ankarana (zone du lac vert)*. Mémoire de D.E.A. Université d'Antananarivo, Madagascar.
- BAWA, K.S. (1990).- Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **21**, 399-422.
- BOLLEN, A. & VAN ELSACKER, L. (2002).- Feeding ecology of *Pteropus rufus* (Pteropodidae) in the littoral forest of Sainte Luce, SE Madagascar. *Acta Chiropt.*, **4** (1), 33-47.
- BONNEFILE, R. & RIOLLET, G. (1980).- *Pollens des savanes d'Afrique orientale*. CNRS, Paris.
- BUMRUNGSRI, S., LANG, D., HARROWER, C., SRIPAORAY, E., KITPIPIT, K. & RACEY, P.A. (2013).- The dawn bat, *Eonycteris spelaea* Dobson (Chiroptera: Pteropodidae) feeds mainly on pollen of economically important food plants in Thailand. *Acta Chiropt.*, **15** (1), 95-104.
- ERDTMAN, G. (1952).- *Pollen morphology and plant taxonomy-Angiosperms*. Almquist & Wiksell, Stockholm.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. (1979).- *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford.
- FENSTER, C.B., ARMBRUSTER, W.S., WILSON, P., DUDASH, M.R. & THOMSON, J.D. (2004).- Pollination syndromes and floral specialization. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **35**, 375-403.
- FUJITA, M.S. & TUTTLE, M.D. (1991).- Flying foxes (Chiroptera: Pteropodidae): threatened animals of key ecological and economic importance. *Conserv. Biol.*, **5** (4), 455-463.
- GOODMAN, S.M. (2011).- *Les chauves-souris de Madagascar*. Association Vahatra, Antananarivo.
- GOODMAN, S.M. & RAMASINDRAZANA, B. (2013).- Les chauves-souris ou ordre des Chiroptera, pp. 169-209 in: S.M. Goodman & M.J. Raheerilalao (eds). *Atlas d'une sélection de vertébrés de Madagascar*. Association Vahatra, Antananarivo.
- GOODMAN, S.M., RAHERILALAO, M.J. & WOHLHAUSER, S. 2018.- *Les aires protégées terrestres de Madagascar: Leur histoire, description et biote*. Association Vahatra, Antananarivo.
- HESSE, M., 2000. Pollen wall stratification and pollination.- *Plant Syst. Evol.*, **222** (4), 1-17.
- HODGKINSON, R., BALDING, S.T., ZUBAID, A. & KUNZ, T.H. (2003).- Fruit bats (Chiroptera: Pteropodidae) as seed dispersers and pollinators in a lowland Malaysian rain forest. *Biotropica*, **35** (4), 491-502.

Bulletin de la Société zoologique de France 145 (1)

- KORINE, C., IZHAKI, I. & ARAD, Z. (1999).- Is the Egyptian fruit-bat *Rousettus aegyptiacus* a pest in Israel? An analysis of the bat's diet and implications for its conservation. *Biol. Conserv.*, **88**, 301-306.
- LAW, B.S. (1992).- Physiological factors affecting pollen use by Queensland bats (*Syconycteris australis*). *Funct. Ecol.*, **6**, 257-264.
- LAW, B.S. & LEAN M. (1999).- Common blossom bats (*Syconycteris australis*) as pollinators in fragmented Australian tropical rainforest. *Biol. Conserv.*, **91** (2-3), 201-212.
- LONG, E. (2002).- *The feeding ecology of Pteropus rufus in a remnant gallery forest surrounded by sisal plantations in south-east Madagascar*. PhD thesis, University of Aberdeen.
- MACKINNON, J.L., HAWKINS, C.E., & RACEY, P.A. (2003).- Pteropodidae, fruit bats, pp. 1229-1302 in Goodman, S.M. & Bentead, J.P. (eds). *The natural history of Madagascar*. University of Chicago Press, Chicago.
- MADAGASCAR CATALOGUE. (2017).- Catalogue of the vascular plants of Madagascar. Missouri Botanical Garden, St. Louis and Antananarivo. Accessible sur <http://www.efloras.org/Madagascar>.
- MCANEY, C.M., SHIEL, C.B., SULLIVAN, C.M. & FAIRLEY, J.S. (1991).- *The analysis of bats droppings*. Mammal Society, London.
- MOAT, J. & SMITH, P. (2007).- *Atlas of the vegetation of Madagascar*. Royal Botanical Garden, Kew, U.K.
- NATHAN, P.T., RAGHURAN, H., ELANGOVAN, V., KARUPPUDURAI, T. & MARIMUTHU, G. (2005).- Bat pollination kapok tree, *Ceiba pentandra*. *Curr. Sci.*, **88** (10), 1679-1681.
- 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. & GOODMAN S.M. (2018).- Variation saisonnière de la structure d'âge et de la sex-ratio de la population de *Rousettus madagascariensis* (Ympterochiroptera: Pteropodidae) de la Grotte des Chauves-souris d'Ankarana, nord de Madagascar. *Rev. Écol. (Terre Vie)*, **73** (1), 23-30.
- OLLERTON, J., ALARCON, R., WASER, N.M., PRICE, M.V., WATTS, S., CRANMER, L. & ROTENBERRY, J. (2009).- A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Annal. Bot.*, **103** (9), 1471-1480.
- PACINI, E. & HESSE, M. (2005).- Pollenkit – its composition, forms and functions. *Flora*, **200**, 399-415.
- PICOT, M.M., JENKINS, R.K.B., RAMILJAONA, O.R., RACEY, P.A. & CARRIERE, S.M. (2007).- The feeding ecology of *Eidolon dupreanum* (Pteropodidae) in eastern Madagascar. *Afr. J. Ecol.*, **45**, 645-650.
- RACEY, P.A., GOODMAN, S.M. & JENKINS, R.K.B. (2010).-The ecology and conservation of Malagasy bats. In Fleming, T.H. & Racey, P.A. (eds). *Island bats. Ecology, evolution and conservation*. Chicago University Press, Chicago: 369-404.
- RAHERIARISENA, M. (2005).- Régime alimentaire de *Pteropus rufus* (Chiroptera: Pteropodidae) dans la région sub-aride du sud de Madagascar. *Rev. Écol. (Terre Vie)*, **60** (3), 225-264.
- RAINEY, W.E., PIERSON, E.D., ELMQVIST, T.E. & COX, P.A. (1995).- The role of flying foxes (Pteropodidae) in oceanic island ecosystems of the Pacific. In Racey, P.A. & Swift, S.M (eds). *Ecology, evolution and behaviour of bats*. Symposium of the Zoological Society of London, 47-62.
- RAMANANTSALAMA, R.V., ANDRIANARIMISA, A., RASELIMANANA, A. & GOODMAN, S.M. (2018).- Rates of hematophagous ectoparasite consumption during grooming by an endemic Madagascar fruit bat. *Parasite & vectors*, **11**, 1-8.

Fleurs visitées par *Rousettus madagascariensis* d'Ankarana

- RASOAMANANA, E.N. (2015).- *Biologie de la reproduction des baobabs (genre Adansonia L.) Malgaches: palynologie, interaction pollen-pistyl et fleur pollinisateur*. Thèse de doctorat, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- RASOLOARIJAO, T.M., RAMAVOVOLOLONA, P., RAMAMONJISOA, L., CLEMENCET, J., LEBRETON, G. & DELATTE, H. (2018).- Pollen morphology of melliferous plants for *Apis mellifera* unicolor in the tropical rainforest of Ranomafana National Park, Madagascar. *Palynology*, **43** (2), 292-320.
- 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 Vie)*, **62** (2-3), 229-244.
- RAZAFINDRAKOTO, N. (2006).- *Étude comparative du régime alimentaire de Pteropus rufus Tiedmann, 1808 et de Rousettus madagascariensis G. Grandidier, 1928 (Megachiroptera, Pteropodidae) dans le district de Moramanga*. Mémoire de D.E.A., Université d'Antananarivo, Madagascar.
- REYNOLDS, R.J., WESTBROOK, M.J., ROHDE, A.S., CRIDLAND, J.M., FENSTER, C.B. & DUDASH, M.R. (2009).- Pollinator specialization and pollination syndromes of three related North American Silene. *Ecology*, **90** (8), 2077-2087.
- 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. Lond. B. Biol. Sci.*, **266** (1416), 219-223.
- SINGAVERLAN, N. & MARIMUTHI, G. (2004).- Nectar feeding and pollen carrying from *Ceiba pentandra* by pteropodid bats. *J. Mammal.*, **85** (1), 1-7.
- VANLALNGHAKA, C. (2015).- Seasonal variation in the diet of the frugivorous bat, *Rousettus leschenaulti*. *Science Vision*, **15** (3), 106-114.
- VOIGT, C.C., KELM, D.H., BRADLEY, B.J. & ORTMANN, S. (2009).- Dietary analysis of plant visiting-bats. In Kunz, T.H & Parson, S. (eds). *Ecological and behavioral methods in the study of bats*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 593-609.
- VOLOLONA, J., RAMAMONJISOA, R.Z., RASOAMANANA, E.N. & RAMAVOVOLOLONA, P. (2019).- Morphologie pollinique de la flore de la Réserve Spéciale d'Ankarana, Madagascar. *Malagasy Nature*, **13**, 1-51.
- WASER, N.M. (2006).- Specialization and generalization in plant-pollinator interactions: an historical perspective. In Waser N.M. & Ollerton J. (eds). *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. University of Chicago Press, Chicago: 3-17.

(reçu le 04/12/2018 ; accepté le 11/01/2020)

mis en ligne le 25/02/2020