

Étude du régime alimentaire des chauves-souris frugivores (Chiroptera : Pteropodidae) dans le Parc national de Namoroka au nord-ouest de Madagascar

Herizo N. RANDRIAHARIMANANA^{1 2 *}, Julie RANIVO¹, Steven M. GOODMAN^{2 3}

¹ Mention zoologie et biodiversité animale, université d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo 101, Madagascar
randherizonantenaina@gmail.com, ranivojc@gmail.com.

² Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar.

³ Field Museum of Natural History, 1400 South Lake Shore Drive, Chicago, Illinois 60605, USA
sgoodman@fieldmuseum.org, ORCID ID: 0000-0001-9318-0570.

*contact

Reçu : 25/03/2026 ; accepté : 21/05/2026 ; mis en ligne : 05/07/2026 ; DOI : <https://doi.org/10.60881/10.60881/bszf151-3-1>

Résumé Madagascar héberge trois espèces de chauves-souris endémiques largement frugivores de la famille des Pteropodidae (classées par ordre décroissant de taille corporelle) : *Pteropus rufus*, *Eidolon dupreanum* et *Rousettus madagascariensis*. Elles jouent deux rôles importants dans le fonctionnement de l'écosystème forestier, spécifiquement la pollinisation des fleurs et la dispersion des graines. Dans le but de déterminer les fruits consommés par ces trois espèces, cette étude a été menée dans le Parc national de Namoroka durant la saison sèche en août et septembre 2025. En analysant les graines et les restes de fruits contenus dans les fèces collectées sous les gîtes diurnes de ces espèces, au total 14 espèces de plantes ont été identifiées dont neuf espèces sont consommées par *P. rufus*, cinq par *E. dupreanum* et quatre par *R. madagascariensis*. *Pteropus rufus* montre une préférence pour les *Ficus*, qui constituent 75,8 % de son régime alimentaire ; *E. dupreanum* a une préférence pour *Ziziphus mauritiana* et l'espèce introduite *Cordia myxa* qui constituent 77,7 % de son régime ; et *R. madagascariensis* a une préférence pour les fruits de *Z. mauritiana* qui constituent 70,7 % de son régime. Cependant, la manière dont ces Pteropodidae recherchent les fruits diffère et influence donc les types de plantes utilisées. En outre, les résultats révèlent la présence de 10 types de graines de plantes différentes dans les échantillons fécaux que ces chauves-souris pourraient disséminer.

Mots-clés Régime alimentaire, *Pteropus rufus*, *Eidolon dupreanum*, *Rousettus madagascariensis*, fèces, fruits, graines

Dietary study of frugivorous bats (Chiroptera: Pteropodidae) in the Namoroka National Park, northwestern Madagascar

Abstract Old World fruit bats (family Pteropodidae) are prodigious consumers of fruits, and occasionally leaves, nectar, and pollen and contribute important ecological services through pollination of flowers and seed dispersal. Madagascar host three endemic species of fruit bats: *Pteropus rufus*, the largest bat on the island, *Eidolon dupreanum*, of intermediate size, and *Rousettus madagascariensis*, the smallest. Previous research has been conducted in different areas of Madagascar on their diet and the roles in pollination and forest ecology, but few data are available from the dry forests of the west and in no case with the three species in sympatry. The purpose of this study is to identify the fruits consumed by all three species at a study site in the northwest of the island, specifically the Namoroka National Park, during August and September 2025, the period at the end of the dry season. Based on fruit and seed remains contained in the feces of these three Pteropodidae, 14 plant species were identified. Among these, *P. rufus* shows a preference for *Ficus* fruits, which constitute 75.8% of their diet. *Eidolon dupreanum* has a preference for the fruits of *Ziziphus mauritiana* and the introduced species *Cordia myxa*, which constitute 77.7% of its diet. For *R. madagascariensis*, the fruits of *Z. mauritiana* were the dominant food source, accounting for 70.7% of consumed fruits. The manner each of

these fruit bats searches for fruits differ and this influences the plant species they feed on. In addition, intact seeds of 10 different plant species were found in the fecal samples, and it is presumed the bats act as their dispersers in and around Namoroka.

Keywords Diet, *Pteropus rufus*, *Eidolon dupreanum*, *Rousettus madagascariensis*, feces, fruits, seeds

Introduction

Madagascar héberge 46 espèces de chauves-souris dont 36 espèces ou 78 % des espèces connues sont endémiques à l'île (GOODMAN *et al.*, 2022). Selon leur régime alimentaire, les chauves-souris de Madagascar sont classées en deux groupes : les frugivores qui se nourrissent principalement de fruits, de feuilles, de nectars et de pollens (ANDRIANAIVOARIVELO *et al.*, 2022) et les insectivores dont le régime alimentaire est constitué principalement d'arthropodes (RAZAKARIVONY *et al.*, 2005 ; RAKOTOARIVELO *et al.*, 2007 ; RAMASINDRAZANA *et al.*, 2012 ; GOODMAN *et al.*, 2022). Concernant les chauves-souris frugivores, l'île est représentée par trois genres, chacun ne comprenant qu'une seule espèce. Ces espèces sont endémiques et appartiennent à la famille des Pteropodidae. Ces trois espèces se distinguent par leur taille corporelle et leur couleur de pelage : *Pteropus rufus*, la plus grande, *Eidolon dupreanum*, de taille intermédiaire et *Rousettus madagascariensis*, la plus petite (GOODMAN, 2011). Ces trois espèces de chauves-souris frugivores de Madagascar ont une fonction importante dans la pollinisation et la dispersion des graines, en particulier sur des distances de plusieurs kilomètres dans différents types d'habitats (RAZAFINDRATSIMBA *et al.*, 2022).

Etant la seule aire protégée où *P. rufus*, *E. dupreanum* et *R. madagascariensis* vivent en sympatrie (GOODMAN *et al.*, 2018), le Parc national de Namoroka est un site d'importance capitale pour la conservation de ces espèces. Pourtant, aucune étude concernant le régime alimentaire de ces trois espèces de Pteropodidae n'a été effectuée dans cette aire protégée, or cela devrait offrir un aperçu unique de la façon dont ces trois espèces de tailles différentes coexistent. En revanche, au cours de ces deux dernières décennies, des études du régime alimentaire des Pteropodidae malgaches ont été effectuées dans différents sites pour comprendre l'écologie alimentaire et les rôles effectifs de ces espèces (BOLLEN & VAN ELSACKER, 2002 ; RAHERIARISENA, 2005 ; ANDRIAFIDISON *et al.*, 2006 ; LONG & RACEY, 2007 ; PICOT *et al.*, 2007 ; RATRIMOMANARIVO, 2007 ; ANDRIANAIVOARIVELO *et al.*, 2011, 2012a, 2012b ; VOLOLONA *et al.*, 2020). Ces études ont montré que ces espèces consomment principalement des fruits appartenant au moins à 79 espèces de plantes et des feuilles, des fleurs et des pollens d'au moins 17 espèces de plantes.

L'objectif principal de cette étude est de déterminer les fruits consommés par *P. rufus*, *E.*

dupreanum et *R. madagascariensis* dans le Parc national de Namoroka vers la fin de la saison sèche. Ainsi, les objectifs spécifiques sont d'identifier quels sont les fruits consommés par ces Pteropodidae, de faire une comparaison entre les trois espèces pour comprendre le partage de niche alimentaire entre ces chauves-souris et d'estimer leur rôle écologique dans la dissémination des graines.

Méthodologie

Site et période d'étude

L'étude a été menée dans le Parc national de Namoroka d'août à septembre 2025, vers la fin de la saison sèche. Ce parc s'étend sur une superficie de 22 509 ha et se situe entre 16°40'S et 16°60'S de latitudes et entre 45°30'E et 45°40'E de longitudes au nord-ouest de Madagascar (Figure 1). Le parc appartient à l'écorégion de l'ouest de Madagascar (GOODMAN & WILME, 2008) et est marqué par deux saisons climatiques bien distinctes : une saison humide et chaude pouvant durer jusqu'à cinq mois et une saison sèche et fraîche pendant laquelle les précipitations sont rares (GOODMAN *et al.*, 2018). La pluviométrie annuelle dans le parc est d'environ 1389 mm dont 98 % sont enregistrés entre novembre et avril et la moyenne des températures est de 20,8 °C à 31,0 °C (GOODMAN *et al.*, 2018). Le Parc national de Namoroka est recouvert de forêt dense sèche caducifoliée qui est la végétation dominante, de forêt dense humide semi-décidue et de savane boisée. La principale géologie du parc est formée de sol calcaire et d'un ensemble de massif de calcaires lapiezés ou *tsingy* (GOODMAN *et al.*, 2018).

Collecte des données et analyse des échantillons au laboratoire

Collecte des fruits, graines et herbiers

D'août à septembre 2025, chaque jour pendant 21 jours, des échantillons de toutes les plantes trouvées et portant des fruits dans et aux alentours du Parc national de Namoroka ont été collectés. Des spécimens d'herbiers, des fruits et des graines ont été ramassés dans les différentes formations végétales du parc : forêt dense humide semi-décidue, forêt sèche caducifoliée et savane boisée, ainsi que dans les zones dégradées à la périphérie et à l'extérieur de l'aire protégée. Les échantillons de fruits ont été stockés dans des tubes en plastiques contenant de l'éthanol à 70 % et numérotés avec le même numéro de catalogue que le spécimen d'herbier associé. Des échantillons de graines ont aussi été récoltés pour servir de référence afin de faciliter l'identification des graines présentes

dans les fèces. Ces échantillons ont été séchés et mis dans des enveloppes numérotées avec le même

numéro que celui de l'échantillon d'herbier correspondant.

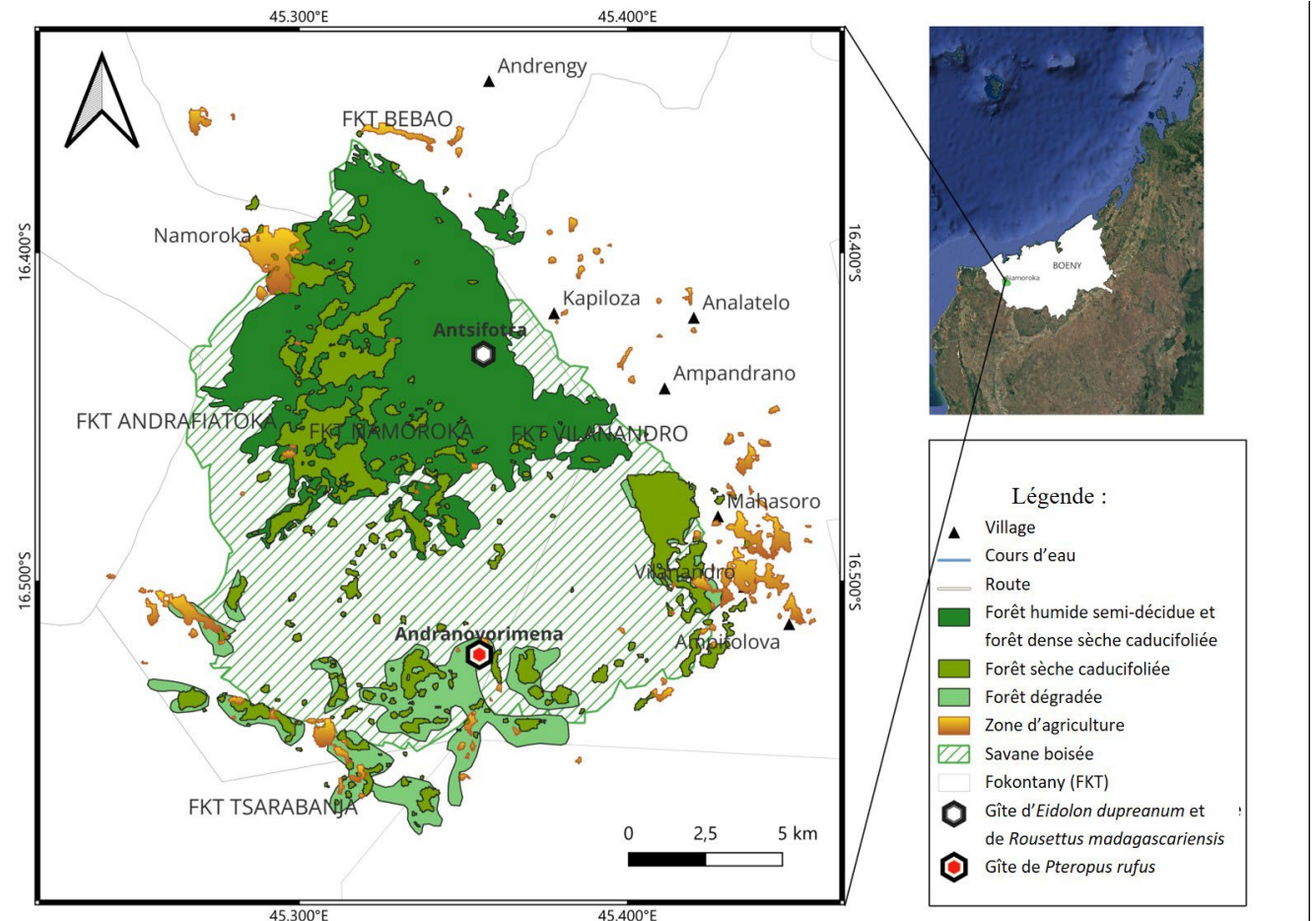


Figure 1. Localisation du Parc national de Namoroka avec les gîtes de *Pteropus rufus*, d'*Eidolon dupreanum* et de *Rousettus madagascariensis* élaborée dans Q-Gis version 3.44.

Figure 1. Localization of the Namoroka National Park with the day roost sites of *Pteropus rufus*, *Eidolon dupreanum*, and *Rousettus madagascariensis* edited in Q-Gis version 3.44.

Collecte des fèces

Les échantillons de fèces ont été récoltés selon la méthode appliquée par STASHKO & DINERSTEIN (1988) selon laquelle des placettes en plastique de 3,0 m de longueur et 1,8 m de largeur sont installées vers 14 h sous les gîtes diurnes des trois espèces de Pteropodidae puis récupérées le lendemain matin. Cette méthode facilite la collecte des échantillons tout en minimisant les perturbations des chauves-souris. Trois placettes ont été utilisées pour *P. rufus*, deux pour *E. dupreanum* et deux pour *R. madagascariensis*. Le gîte de *P. rufus* était dans les grands arbres (*Terminalia* sp.) à Andranovorimena (16°31'26,70"S - 045°21'15,42"E, alt. 155 m) dans la partie sud de l'aire protégée; les gîtes d'*E. dupreanum* et de *R. madagascariensis* étaient dans différentes parties de la grotte d'Antsifotra (16°26'11,70"S - 045°21'43,02"E, alt. 144 m) au centre-est de l'aire protégée: *Eidolon dupreanum* occupe les falaises à l'ouverture des *tsingy* tandis que *R. madagascariensis* occupe l'intérieur de la grotte.

La collecte a été effectuée le lendemain matin (vers 10 h) après la pose des placettes et les échantillons ont été stockés dans des tubes contenant de l'éthanol à 70 %. Les informations suivantes ont été notées sur chaque tube : la date de collecte, le numéro de la placette et le nom de l'espèce. Les placettes ont été remplacées et changées d'emplacement chaque jour pour recueillir des données alimentaires auprès d'un éventail de groupes d'individus différents.

Identification des graines dans les fèces au laboratoire

L'identification des graines dans les fèces a été réalisée avec la meilleure précision taxonomique possible. Pour cela, les graines et les restes de fruits présents dans les fèces ont été comparés aux échantillons de fruits et de graines correspondants des échantillons d'herbier. Ainsi, la comparaison de la forme, de la taille et de la structure des graines avec ceux de catalogue de référence ont été réalisées afin de faciliter l'identification des fruits consommés par les chauves-souris (THOMAS, 1988). La longueur et la

largeur des graines et des fruits ont été mesurées en utilisant un pied à coulisse numérique.

Analyse statistique

La fréquence de consommation d'une espèce de plante a été estimée comme le rapport entre le nombre de détections de cette plante et le nombre total de détections de toutes les espèces de plantes (MCANEY *et al.*, 1991). Un test exact de Fisher avec simulation de Monte Carlo a été utilisé, en raison du nombre d'occurrence faible (inférieur à 5) de certains fruits consommés par les chauves-souris, pour estimer la variation interspécifique des fruits consommés par ces trois espèces de Pteropodidae. Une Analyse Factorielle de Correspondances (AFC) a été générée dans R-studio version 4.2.2 en utilisant les packages « FactoMiner » et « factoextra » pour la visualisation de résultat du test exact de Fisher. Un test de Kruskal Wallis, suivi d'un test post hoc (test de Dunn) a été réalisé pour la comparaison de la taille des graines trouvées dans les fèces. Enfin, l'indice de Horn (R_o), évalué le chevauchement du régime alimentaire entre différents groupes, a été utilisé afin

de mesurer la compétition alimentaire entre ces Pteropodidae.

Résultats

Espèces de fruits identifiées dans les fèces des Pteropodidae

Durant l'étude, 300 échantillons de fèces ont été récoltés, soit 100 échantillons par espèce de chauve-souris. L'analyse des contenus fécaux a permis d'identifier un total de 14 espèces végétales consommées par ces trois espèces de chauves-souris (Figure 2). Les espèces végétales les plus consommées appartiennent à trois familles différentes : les Moraceae, représentées par cinq espèces ; les Rhamnaceae, représentées par une seule espèce *Ziziphus mauritiana* et les Cordiaceae, représentées par l'espèce introduite *Cordia myxa*. Ces familles constituent 85,6 % du régime alimentaire de ces trois espèces de chauves-souris, avec des fréquences respectives de 34,4 % pour les Moraceae, 36,4 % pour les Rhamnaceae et 14,8 % pour les Cordiaceae.

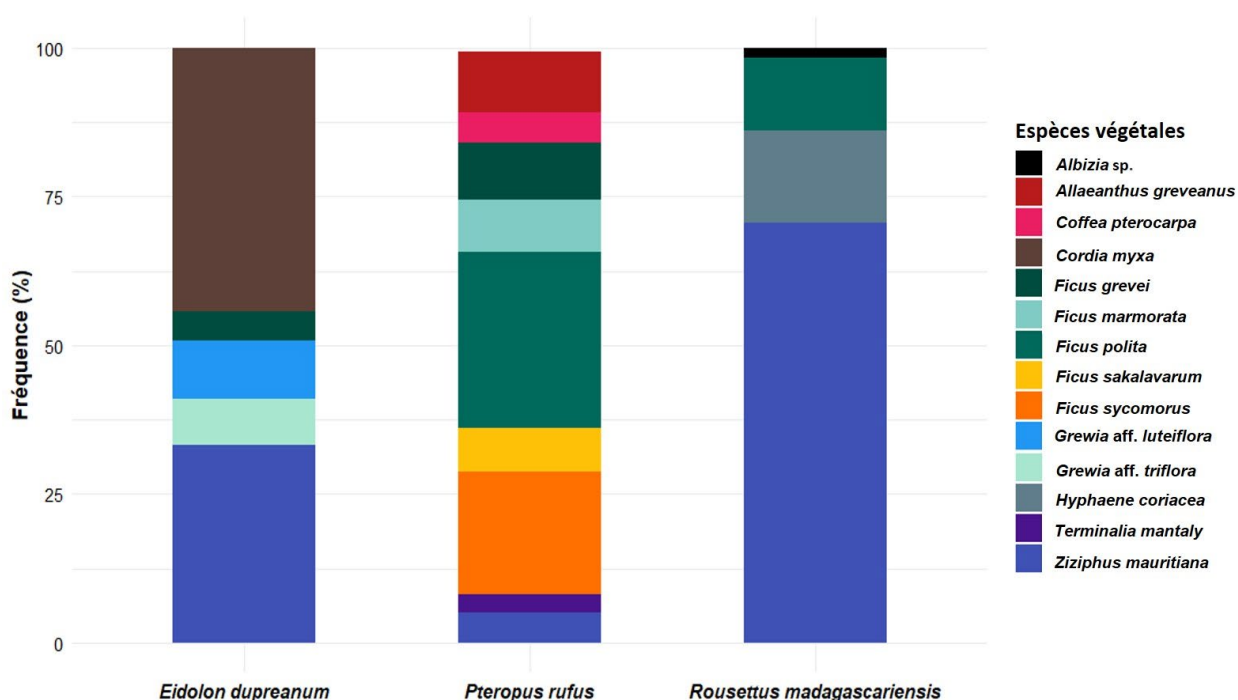


Figure 2. Fréquence des espèces végétales à fruits consommées par *Pteropus rufus*, *Eidolon dupreanum* et *Rousettus madagascariensis*.

Figure 2. Frequency of fruit plant species consumed by *Pteropus rufus*, *Eidolon dupreanum*, and *Rousettus madagascariensis*.

Fruits consommés par *Pteropus rufus*

Au total, neuf espèces de fruits, réparties dans cinq genres et quatre familles, ont été identifiées dans les fèces de *P. rufus* dont sept sont ingérées avec leurs graines, alors que pour *Ziziphus mauritiana* et *Terminalia mantaly* seules les pulpes de ces fruits ont été ingérées. La longueur des fruits

de ces plantes consommées par *P. rufus* varie de 6,6 mm à 50,2 mm (Tableau 2). Ces fruits sont issus des plantes natives occupant la forêt sèche caducifoliée, la forêt humide semi-décidue et la savane boisée dans et aux alentours du parc (Tableau 2). En général, ils sont de types charnus, de forme sphérique, avec de nombreuses petites graines (Tableau 2). Les fruits de

Ficus polita et de *F. sycomorus* constituent 50 % des fruits ingérés par *P. rufus* durant cette étude (Tableau 1). La taille des graines trouvées dans les fèces de *P. rufus* varie en moyenne de 0,6 mm à 3,8 mm de longueur. Parmi ces graines identifiées, celles de *F. marmorata* ont la plus petite taille de 0,6 mm de longueur × 0,5 mm de largeur alors que celles de *Coffea pterocarpa* ont la plus grande taille de 3,8 mm × 2,4 mm.

Fruits consommés par *Eidolon dupreanum*

Cinq espèces de plantes correspondent aux fruits consommés par *E. dupreanum*. Cette espèce a une préférence pour les fruits de *Cordia mixa* et de *Ziziphus mauritiana* qui constituent 77,7 % des fruits consommés (Tableau 1). Pourtant, l'espèce consomme également des fruits d'autres espèces de plantes : *Ficus grevei*, *Grewia* aff. *luteiflora* et *G. aff. triflora*. La longueur des fruits de ces plantes consommées par *E. dupreanum* varie de 4,2 mm à 20,9 mm (Tableau 2). Ces fruits sont de types charnus de couleur brune et jaune. Les plantes productrices de ces fruits occupent la forêt sèche caducifoliée et la savane boisée à l'intérieur et à l'extérieur du parc (Tableau 2). Trois types de graines appartenant à trois espèces différentes *G. aff. luteiflora*, *G. aff. triflora* et

F. grevei ont été ingérées par *E. dupreanum* avec une longueur moyenne allant de 1,4 mm à 7,5 mm (Tableau 2). Celles de *G. aff. triflora* ont la plus grande taille de 7,5 mm × 3,6 mm, tandis que celles de *F. grevei* présentent la plus petite taille des graines de 1,4 mm × 0,8 mm.

Fruits consommés par *Rousettus madagascariensis*

L'analyse des fèces de cette espèce a révélé la présence de quatre espèces de fruits répartis dans quatre genres et quatre familles. Les fruits de *Ficus polita* et d'*Albizia* sp. ont été ingérés avec leurs graines tandis que seule la partie externe des fruits a été mangée pour *Ziziphus mauritiana* et *Hyphaene coriacea*. Ces fruits consommés par *R. madagascariensis* ont une longueur moyenne comprise entre 15,9 mm et 66,4 mm et sont issus de plantes occupant la savane boisée et la forêt sèche caducifoliée à Namoroka (Tableau 2). À l'état mûr, ils sont de couleur brune et jaune. Dans l'ensemble, les fruits de *Z. mauritiana* ont été les plus fréquemment consommés (70,7 % des fruits mangés) (Tableau 1). Seules les graines de *F. polita* et *Albizia* sp. ont été trouvées dans les fèces de cette espèce, leurs tailles étant de 0,8 mm × 0,7 mm pour *F. polita* et de 5,1 mm × 4,2 mm pour *Albizia* sp.

Tableau 1. Liste des espèces de fruits consommées par *Pteropus rufus*, *Eidolon dupreanum* et *Rousettus madagascariensis* avec leurs fréquences. n : nombre d'échantillon de fèces pour chaque espèce de chauve-souris ; + : mangée par l'espèce de chauves-souris ; - : pas mangée.

Table 1. List of fruit species consumed by *Pteropus rufus*, *Eidolon dupreanum*, and *Rousettus madagascariensis* with their frequencies. n: number of fecal samples for each bat species; +: eaten by bat species; -: not eaten.

Plantes	Chauves-souris			Fréquence par fèces (%)		
	<i>Pteropus rufus</i> (n=100)	<i>Eidolon dupreanum</i> (n=100)	<i>Rousettus madagascariensis</i> (n=100)	<i>Pteropus rufus</i>	<i>Eidolon dupreanum</i>	<i>Rousettus madagascariensis</i>
MORACEAE						
<i>Allaeanthus greveanus</i>	+	-	-	10,3	-	-
<i>Ficus grevei</i>	+	+	-	9,6	4,9	-
<i>Ficus marmorata</i>	+	-	-	8,8	-	-
<i>Ficus polita</i>	+	-	+	29,4	-	12,1
<i>Ficus sycomorus</i>	+	-	-	20,6	-	-
<i>Ficus sakalavarum</i>	+	-	-	7,4	-	-
RUBIACEAE						
<i>Coffea pterocarpa</i>	+	-	-	5,1	-	-
COMBRETACEAE						
<i>Terminalia mantaly</i>	+	-	-	3,7	-	-
RHAMNACEAE						
<i>Ziziphus mauritiana</i>	+	+	+	5,1	33,3	70,7
CORDIACEAE						
<i>Cordia myxa</i>	-	+	-	-	44,4	-
MALVACEAE						
<i>Grewia</i> aff. <i>luteiflora</i>	-	+	-	-	9,8	-
<i>Grewia</i> aff. <i>triflora</i>	-	+	-	-	7,6	-
ARECACEAE						
<i>Hyphaene coriacea</i>	-	-	+	-	-	15,5
FABACEAE						
<i>Albizia</i> sp.	-	-	+	-	-	1,7

NB : Pour *Hyphaene coriacea*, seul l'exocarpe est gratté par *Rousettus madagascariensis*

Tableau 2. Description des espèces de fruits consommées par *Pteropus rufus*, *Eidolon dupreanum* et *Rousettus madagascariensis* à Namoroka. Non mesurable : graine trop petite.

Table 2. Description of the fruit species consumed by Pteropus rufus, Eidolon dupreanum, and Rousettus madagascariensis in Namoroka. Not measurable: seed too small.

Taxons	Plantes				Fruits			Graines
	Endémisme	Origine	Types	Habitats	Types	Couleur (mûr)	Taille moyenne (longueur × largeur)	Taille moyenne (longueur × largeur)
MORACEAE								
<i>Allaeanthus greveanus</i>	Endémique	Native	Arbre	Forêt humide	Charnu	Vert-orangé	17,2 × 19,8 mm	0,7 × 0,5 mm
<i>Ficus grevei</i>	Endémique	Native	Arbre	Forêt sèche	Charnu	Jaune	16,2 × 15,2 mm	1,4 × 0,8 mm
<i>Ficus polita</i>	Non-endémique	Native	Arbre	Forêt sèche	Charnu	Jaune	15,9 × 13,5 mm	0,8 × 0,7 mm
<i>Ficus sycomorus</i>	Non-endémique	Native	Arbre	Forêt sèche	Charnu	Vert	24,4 × 20,1 mm	1,3 × 0,9 mm
<i>Ficus sakalavarum</i>	Endémique	Native	Arbre	Forêt sèche	Charnu	Vert	50,2 × 55,6 mm	1,5 × 1,2 mm
<i>Ficus marmorata</i>	Endémique	Native	Arbre	Forêt sèche	Charnu	Jaune	6,6 × 6,4 mm	0,6 × 0,5 mm
RUBIACEAE								
<i>Coffea pterocarpa</i>	Endémique	Native	Arbuste	Savane boisée	Charnu	Rouge	8,1 × 6,4 mm	3,8 × 2,4 mm
COMBRETACEAE								
<i>Terminalia mantaly</i>	Endémique	Native	Arbre	Forêt sèche	Charnu	Brun	19,5 × 13,7 mm	14,5 × 10,6 mm
RHAMNACEAE								
<i>Ziziphus mauritiana</i>	Non-endémique	Native	Arbuste	Savane boisée	Charnu	Brun	20,9 × 20,8 mm	12,2 × 8,7 mm
CORDIACEAE								
<i>Cordia myxa</i>	Non-endémique	Introduite	Arbuste	Forêt sèche	Charnu	Jaune	15,6 × 13,1 mm	9,8 × 8,0 mm
MALVACEAE								
<i>Grewia aff. luteiflora</i>	Endémique	Native	Arbuste	Savane boisée	Charnu	Brun	4,2 × 4,9 mm	3,3 × 1,7 mm
<i>Grewia aff. triflora</i>	Non-endémique	Native	Arbuste	Savane boisée	Charnu	Brun	9,1 × 8,7 mm	7,5 × 3,6 mm
ARECACEAE								
<i>Hyphaene coriacea</i>	Non-endémique	Native	Palmier	Savane boisée	Charnu	Brun	66,4 × 54,4 mm	Non mesurable

Variation interspécifique des fruits consommés par *Pteropus rufus*, *Eidolon dupreanum* et *Rousettus madagascariensis*

Le test exact de Fisher indique qu'il existe une différence significative du nombre d'occurrences d'espèces de fruits consommés par ces trois espèces

de chauves-souris ($p < 0,0001$). Une composition du régime alimentaire différente a été observée entre les trois espèces de Pteropodidae (*Pteropus rufus*, *Eidolon dupreanum* et *Rousettus madagascariensis*) dans le Parc national de Namoroka (Figure 3).

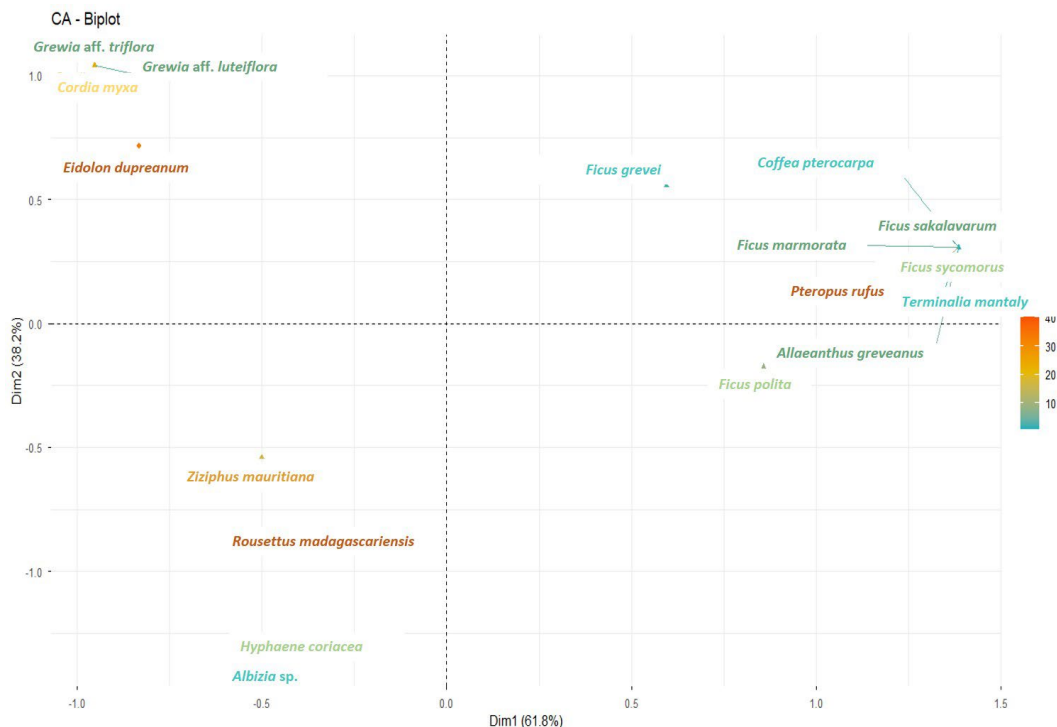


Figure 3. Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) illustrant la contribution « contrib » de *Pteropus rufus*, d'*Eidolon dupreanum* et de *Rousettus madagascariensis* pour les espèces végétales consommées par ces trois espèces de chauves-souris. contrib = nombre d'occurrence d'espèces végétales.

Figure 3. Correspondence Analysis (CA) biplot illustrating the contribution ("contrib") of Pteropus rufus, Eidolon dupreanum, and Rousettus madagascariensis to the plant species consumed by these three bats species. contrib = frequency of plants species.

Pteropus rufus a montré une préférence pour les espèces de fruits appartenant au genre *Ficus*, *E. dupreanum* pour les fruits de l'espèce introduite *C. myxa* et *R. madagascariensis* pour *Z. mauritiana*.

Comparaison de la taille des graines trouvées dans les fèces

La taille des graines de fruits trouvées dans les fèces des trois espèces de Pteropodidae est significativement différente (test de Kruskal-Wallis : $p < 0,0001$) (Figure 4). Le test post hoc (test de Dunn) a par ailleurs montré que la différence est significative entre *P. rufus* et *E. dupreanum* ($p < 0,0001$), *E. dupreanum* et *R. madagascariensis* ($p < 0,0001$), mais

pas entre *P. rufus* et *R. madagascariensis* ($p = 0,5803$).

Compétition alimentaire interspécifique entre les trois espèces de Pteropodidae malgache

L'indice de chevauchement de niche de Horn R_0 a révélé des degrés de chevauchement variés entre *P. rufus*, *E. dupreanum* et *R. madagascariensis*. Le recouvrement le plus important a été observé entre *E. dupreanum* et *R. madagascariensis* avec un indice modéré de 0,5, tandis que *P. rufus* a montré des indices de chevauchement faibles avec les deux autres espèces : 0,2 avec *R. madagascariensis* et seulement 0,1 avec *E. dupreanum*.

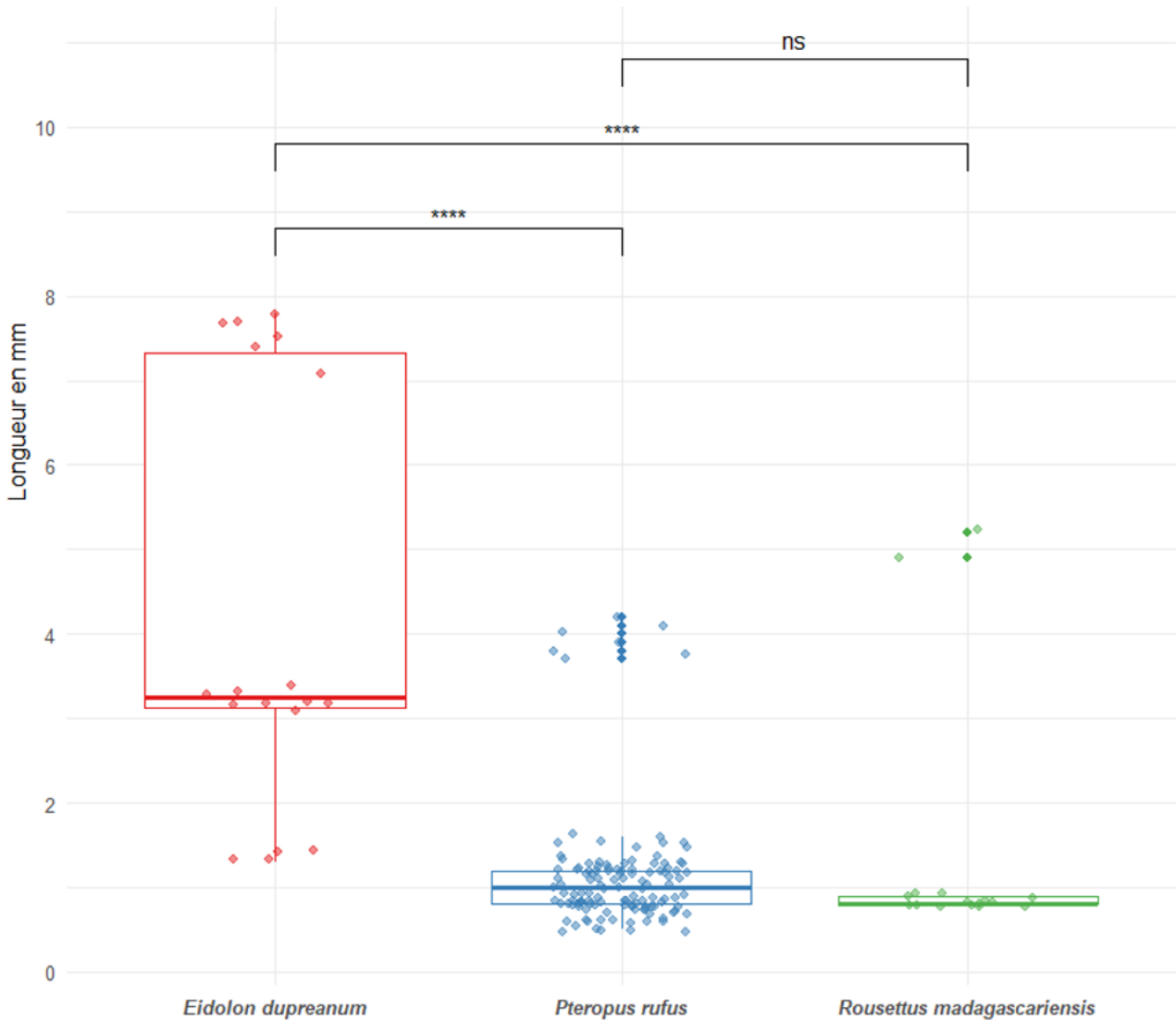


Figure 4. Comparaison par paire d'espèces des graines trouvées dans les fèces de *Pteropus rufus*, *Eidolon dupreanum* et *Rousettus madagascariensis*. **** : différence significative ($p \leq 0,0001$), ns : différence non significative.

Figure 4. Comparison by species pair of seeds found in the feces of *Pteropus rufus*, *Eidolon dupreanum* and *Rousettus madagascariensis*. ****: significant difference ($p \leq 0.0001$), ns: non-significant difference.

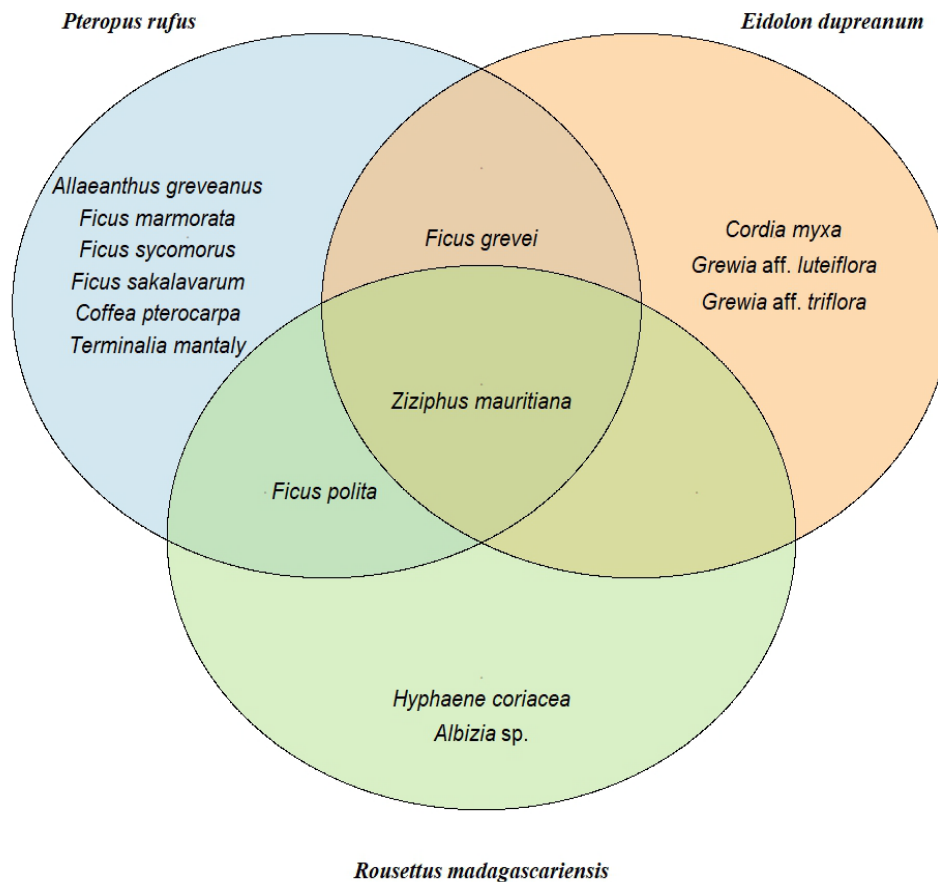


Figure 5. Diagramme montrant le chevauchement du régime alimentaire entre *Pteropus rufus*, *Eidolon dupreanum* et *Rousettus madagascariensis*.

Figure 5. Diagram showing the overlap in diet between *Pteropus rufus*, *Eidolon dupreanum*, and *Rousettus madagascariensis*.

Discussion et conclusion

Fruits consommés par *Pteropus rufus*

D'après les résultats présentés ici, les fruits consommés par *Pteropus rufus* à Namoroka sont constitués de neuf espèces, qui sont toutes des plantes natives de Madagascar. Cette tendance de *P. rufus* à choisir des fruits issus des plantes natives est conforme aux résultats de BOLLEN & VAN ELSAKER (2002) dans la forêt littorale humide de Sainte Luce, au sud-est de Madagascar, où *P. rufus* se nourrit des fruits de 40 espèces, largement endémiques à Madagascar. Cependant, cela s'oppose aux résultats de RAHERIARISENA (2005) et de LONG & RACEY (2007) dans le bush épineux dans l'extrême sud de Madagascar, où plus de la moitié des plantes consommées par *P. rufus* sont des espèces exotiques.

Il a été démontré que *P. rufus* mastique la pulpe des fruits, en avalant le jus et rejetant les grosses graines sous forme de pelote (RAHERIARISENA, 2005), ce que nous avons observé pour les deux espèces consommées à Namoroka, *Terminalia mantaly* et *Ziziphus mauritiana*. En raison de la grande taille des graines de fruits de ces plantes, qui est en moyenne de 14,5 mm pour *T. mantaly* et de 12,2 mm pour *Z. mauritiana*, *P. rufus* ne peut pas les ingérer. Ce qui veut dire que les graines présentes

dans les fèces de cette espèce de chauve-souris ne sont donc pas représentatives de l'ensemble des fruits consommés, certains étant représentés uniquement par des restes de fruits (écorce, pulpe). Les études précédentes sur le régime alimentaire de *P. rufus* montrent que la plus grande taille des graines ingérées par cette espèce est celle d'une longueur de 10 mm (BOLLEN & VAN ELSAKER, 2002). Dans la présente étude, les graines de *Coffea pterocarpa* ont été les plus grandes trouvées dans les fèces de *P. rufus* avec une longueur de 3,8 mm (RANDRIAHARIMANANA, 2026). A l'inverse, les plus petites graines observées dans ses fèces appartiennent à la plante *Ficus marmorata* avec une longueur de 0,6 mm. Ce qui constitue la plus petite taille de graines connues ingérées par cette chauve-souris à ce jour.

En général, *P. rufus* a une tendance à choisir les figes (*Ficus*) pour se nourrir (BOLLEN & VAN ELSAKER, 2002 ; RAHERIARISENA, 2005 ; LONG & RACEY, 2007). Une analyse des figes de l'île de Barro Colorado, au Panama, suggère que les chauves-souris non-Pteropodidae peuvent obtenir suffisamment de glucides, de minéraux, d'acides aminés et de lipides en se nourrissant uniquement d'une combinaison de différentes espèces de *Ficus* (WENDELN *et al.*, 2000). Cependant, les espèces de *Ficus* sont moins riches en

protéines, ce qui pousserait l'espèce à manger d'autres fruits ou d'autres éléments comme des feuilles, des pollens et même des insectes (DUMONT, 2003). En effet, dans notre étude, nous avons constaté la présence de feuilles non-déterminées et de fourmis dans les fèces. Bien que ces dernières puissent avoir été avalées accidentellement en consommant des fruits (RAHERIARISENA, 2005). Ces éléments sont probablement indispensables pour les chauves-souris afin de compléter leurs besoins en protéines et autres éléments nutritionnels (COURTS, 1998 ; NELSON *et al.*, 2005).

D'ailleurs, les chauves-souris de grande taille comme *P. rufus* ont tendance à consommer des fruits moins riches en protéines et plus riches en fibres. Des hypothèses suggèrent que ce serait lié au fait que les Pteropodidae sont particulièrement efficaces pour retenir l'azote (protéine) ou ont des besoins en azote moindres (DUMONT, 2003), notamment grâce à une spécialisation du système digestif des chauves-souris frugivores. Bien que, *P. rufus* se nourrisse également des fruits de *Coffea pterocarpa*, *Terminalia mantaly* et *Ziziphus mauritiana* qui sont riches en glucides, en potassium, en magnésium et en calcium (FILHO & MALAVOLTA, 2003 ; PAREEK, 2013) et lesquels sont indispensables pour la fonction musculaire chez les chauves-souris frugivores (STUDIER *et al.*, 1994).

Fruits consommés par *Eidolon dupreanum*

Durant cette étude, cinq espèces de fruits ont été consommées par *E. dupreanum*. Cette espèce consomme à la fois les fruits d'espèces de plantes forestières et ceux de plantes occupant des milieux ouverts. Les fruits consommés par *E. dupreanum* sont constitués d'une part des fruits issus de plantes introduites (44,4 %) et d'autre part ceux issus de plantes autochtones (55,6 %). Des recherches sur *E. helvum*, une espèce Africaine très proche d'*E. dupreanum*, suggère que cette espèce mange aussi à la fois des fruits de plantes natives et introduites (OKON, 1974 ; FUNMILAYO, 1976). Cependant, nos résultats montrent une légère préférence d'*E. dupreanum* à choisir les fruits des espèces autochtones. Cela ne corrobore pas avec les résultats de RATRIMOMANARIVO (2007) sur le régime alimentaire d'*E. dupreanum* dans les Hautes Terres centrales sur des paysages dégradés et fortement anthropisés qui a affirmé qu'environ 63 % des espèces de fruits consommées sont des plantes introduites, tandis que ceux de PICOT *et al.* (2007) dans une forêt dense humide du corridor forestier entre les parcs nationaux de Ranomafana et d'Andringitra à l'est de Madagascar montrent qu'environ 61 % des espèces de fruits mangés par *E. dupreanum* sont des fruits issus de plantes autochtones. Dans l'ensemble, ces études révèlent la capacité d'*E. dupreanum* à adapter son régime alimentaire à son habitat et aux ressources alimentaires disponibles, suggérant une plasticité écologique de cette espèce.

Parmi les fruits consommés par *E. dupreanum* à Namoroka, ceux de *Cordia myxa* ont été les plus fréquemment observés. Ces fruits sont riches en glucides, en lipides et en protéines (ALJEBOURY, 2021) et fournissent une source d'énergie rapide grâce à une teneur en glucides élevée, comprise entre 57 % et 63 %, notamment nécessaire pour le vol (AL-KHAFIJI *et al.*, 2021). *Eidolon dupreanum* consomme également des fruits de *Ziziphus mauritiana*, de *Grewia* aff. *luteiflora* et de *G. aff. triflora* qui sont eux-aussi riches en éléments nutritifs dont l'espèce a besoin pour survivre durant cette période sèche (ex. glucides, potassium, calcium et magnésium) (ELHASSAN & YAGI, 2010 ; PAREEK, 2013).

Fruits consommés par *Rousettus madagascariensis*

A Namoroka, *R. madagascariensis* se nourrit de fruits de trois espèces natives de Madagascar et une espèce du genre *Albizia*, potentiellement non-native c'est-à-dire que cette espèce de chauve-souris pourrait manger des fruits d'espèces introduites de Madagascar à Namoroka. La préférence de cette espèce de chauve-souris pour les fruits de *Ziziphus mauritiana* (70 %) serait due au fait que ces fruits sont riches en sucres, en protéines, en phosphore, en calcium et en vitamine C et constituent donc des ressources importantes pour *R. madagascariensis* (ANDRIANAIVOARIVELO *et al.*, 2012b ; PAREEK, 2013 ; VOLOLONA *et al.*, 2020).

Selon ANDRIANAIVOARIVELO *et al.* (2012b), en conditions expérimentales dans une volière, *R. madagascariensis* a montré une préférence pour les fruits de *Ziziphus* par rapport à ceux de *Ficus sakalavarum*. Pourtant, dans notre étude, où ces deux espèces de plantes sont en fructification en même temps, nos résultats montrent une large préférence de *R. madagascariensis* pour les fruits de *Z. mauritiana* par rapport à ceux de *F. sakalavarum* et aux autres espèces de fruits.

D'ailleurs, une étude dans la Réserve Spéciale d'Ankarana au nord de Madagascar, présentant une végétation similaire à celle de Namoroka, pendant la saison sèche et humide, a montré que durant la saison sèche à Ankarana plus précisément aux mois de septembre et novembre, les fruits de *Solanum mauritianum* et de *F. polita* sont les plus exploités par cette chauve-souris (VOLOLONA *et al.*, 2020). Comparés à nos résultats, ces études pourraient montrer une variation géographique du régime alimentaire de *R. madagascariensis* même dans des habitats similaires.

Notre analyse des fèces a mis en évidence pour la première fois la présence du palmier *Hyphaene coriacea*, et plus spécifiquement la partie fibreuse de l'exocarpe de son fruit, dans le régime alimentaire de *R. madagascariensis*. Les fruits de cette espèce de palmier sont très larges et durs et seul l'exocarpe est gratté avec les dents par *R. madagascariensis*. Cependant, BOLLEN & VAN ELSAKER (2002) dans la forêt littorale de Sainte-Luce au sud-est de Madagascar ont trouvé que *P. rufus* se nourrit des fruits de deux

autres espèces de palmier, *Dypsis prestoniana* et *D. nodifera* qui ont des fruits de petites tailles par rapport à ceux d'*H. coriacea*. Durant cette étude, *R. madagascariensis* a été trouvée en train de visiter cette plante et des fruits d'*H. coriacea* ont été trouvés par terre et sur la plante mère, déjà grattés par *R. madagascariensis*. De plus, les fruits du genre *Hyphaene* sont connus pour être riches en micronutriments essentiels et en composés bioactifs, qui sont des substances indispensables aux réactions métaboliques, ainsi qu'en vitamines, potassium et calcium (AHMED *et al.*, 2023). Ces nutriments constituent des ressources essentielles pour *R. madagascariensis* (ANDRIANAIVOARIVELO *et al.*, 2011 ; VOLOLONA *et al.*, 2020).

Rousettus madagascariensis se nourrit également de *Ficus polita* et d'une espèce d'*Albizia* en quantité relativement faible par rapport aux deux espèces mentionnées précédemment, puisque la présence de ces espèces est moins fréquente dans les fèces. *Rousettus madagascariensis* pourrait utiliser ces fruits pour compenser ses besoins en éléments nutritifs. Les *Ficus* sont riches en calcium et en fibres qui sont indispensables pour la croissance rapide des jeunes (WENDELN *et al.*, 2000), et moins riches en protéines et en lipides (FLEMING, 1987) qui sont également essentiels pour les chauves-souris frugivores. D'ailleurs, selon GIUSEPPE *et al.* (2017), les fruits de Madagascar sont globalement pauvres en azote, ce qui est dû à des facteurs historiques et environnementaux comme le paléoclimat, l'isolement géographique et l'histoire évolutive de la végétation de Madagascar, ce qui pousserait les frugivores à compenser leurs besoins en protéines avec d'autres sources. Par exemple, dans notre étude, des fragments d'arthropodes ont été trouvés dans quelques échantillons de fèces de *R. madagascariensis*.

Bien que ces fragments d'arthropodes n'aient pas été identifiés, tandis que la présence d'arthropodes dans le régime alimentaire de *R. madagascariensis* a été déjà montrée par RASOARIMANANA *et al.* (2023) dans la région d'Ankarana, au Nord de Madagascar. Plus spécifiquement, ils ont identifié des diptères ectoparasites de la famille des Nycteribiidae et des Streblidae dans les fèces de *R. madagascariensis* dans cette région, qui pourraient compléter ses besoins en protéines et en matières grasses, surtout pendant la période sèche où les fruits sont moins abondants.

Occupation des ressources alimentaires

Nos résultats montrent une séparation de niche entre *P. rufus*, *E. dupreanum* et *R. madagascariensis*. Seule l'espèce de plante *Ziziphus mauritiana* est partagée entre ces trois espèces de chauve-souris, probablement car cette plante était en pleine fructification durant notre étude et occupe la savane boisée à l'intérieur et à l'extérieur du Parc national de Namoroka. Nos résultats indiquent donc

que ces espèces de Pteropodidae exploitent de manière différente les ressources alimentaires disponibles durant cette période sèche à Namoroka. Selon FLEMING *et al.* (1987), la répartition et l'abondance des fruits sont des facteurs fondamentaux qui déterminent la diversité des espèces frugivores. De plus, des études ont démontré que les chauves-souris frugivores utilisent la stratification verticale pour le partitionnement des niches entre les espèces sympatriques (DUMONT, 2003).

En effet, en raison de leur différence de taille, telle que mesurée par leur envergure et leur poids : *P. rufus* a la plus grande taille avec une envergure atteignant 125 cm et un poids moyen de 750 g ; *E. dupreanum* est de taille intermédiaire avec une envergure de 95 cm et un poids moyen de 392 g ; et *R. madagascariensis*, la plus petite, n'a que 72 cm d'envergure et ne pèse en moyenne que 62,1 g (GOODMAN, 2011 ; ANDRIANAIVOARIVELO *et al.*, 2022), ces trois espèces de chauves-souris utilisent de façon différente leur habitat pour la recherche de nourriture.

BONACCORSO (1979) a décrit trois types de frugivores parmi les chauves-souris frugivores de l'Amérique centrale en fonction de leurs préférences alimentaires et de la hauteur à laquelle elles se nourrissent : les frugivores de la canopée, qui se nourrissent principalement de fruits des grands arbres ; les frugivores de sous-bois, qui se nourrissent principalement de fruits des arbustes et des petits arbres dans le sous-bois ; et ceux qui sont omnivores, se nourrissant de fruits, de nectar, de pollen et d'insectes. D'après nos résultats, *P. rufus*, occupe la strate arborée pour la recherche de son alimentation (Tableau 2) ce qui pourrait être lié à sa grande taille limitant son déplacement dans les sous-bois. *Eidolon dupreanum* et *Rousettus madagascariensis* utilisent plutôt les arbres occupant la savane boisée du parc, et les arbres fréquentés par ces espèces sont généralement des arbustes (Tableau 2). Ces chauves-souris sont de petites tailles par rapports à *P. rufus* et ont une préférence de chercher les fruits des plantes occupant les milieux ouverts sur des strates arbustives. En effet, d'après BONACCORSO (1979), les chauves-souris frugivores de petite taille comme *R. madagascariensis* se nourrissent de fruits de haute qualité, dont les plantes sont largement espacées dans les sous-bois et peuvent être relativement grands.

Ensuite, les besoins nutritionnels de ces trois espèces de chauves-souris pourraient être différents. *Pteropus rufus* montre une préférence pour les fruits riches en fibres et moins en protéines ; tandis que *E. dupreanum* et *R. madagascariensis* choisissent les fruits riches en protéines, en calciums et en glucides. Ce qui différencie la consommation des fruits pour satisfaire leurs besoins alimentaires. Ces résultats confirment le travail de DUMONT (2003), qu'au sein des assemblages de chauves-souris frugivores, ceux de petite taille ont tendance à se concentrer sur les fruits de haute qualité, tandis que les chauves-souris de

grande taille ont tendance à consommer des fruits moins riches en azote et plus riches en fibres.

Ainsi, non seulement leurs tailles et leurs besoins nutritionnels affectent le choix des fruits chez ces Pteropodidae mais également la façon dont elles cherchent les fruits. *Pteropus rufus* utilise sa vision polychromatique et son olfaction pour la recherche de nourriture (LUFT *et al.*, 2003 ; MÜLLER *et al.*, 2007). Grâce à sa capacité à voir différentes couleurs et à posséder une olfaction très sensible, *P. rufus* peut percevoir des fruits de couleurs et d'odeurs différentes. Ces aspects pourraient expliquer pourquoi l'espèce est considérée comme une chauve-souris généraliste qui consomme une variété de plantes (BOLLEN & VAN ELSAKER, 2002), ce que corroborent nos résultats. En revanche, *E. dupreanum* et *R. madagascariensis* ont des visions monochromatiques ce qui signifie que ces espèces ne perçoivent pas la couleur (MÜLLER *et al.*, 2007). En outre, l'olfaction, qui est un sens commun à tous les Pteropodidae de l'Ancien Monde pour la recherche de nourriture (Dumont, 2003), la vision de couleur ne jouerait donc pas de rôle significatif dans la recherche de fruits mûrs chez *E. dupreanum* et *R. madagascariensis*.

Fonction écologique dans la dispersion des graines

Nos résultats ont montré la présence de graines de 10 espèces de plantes différentes dans les fèces de *P. rufus*, *E. dupreanum* et *R. madagascariensis*. Ces graines, principalement petites, sont issues des fruits de type charnu, de couleur rouge, brun, vert ou jaune, et correspondent à des caractères liés à la dispersion par les chauve-souris frugivores (HEITHAUS, 1982). En effet, les graines trouvées dans les fèces de ces trois espèces de Pteropodidae sont de petites tailles, allant de 0,6 à 7,5 mm de longueur, et appartiennent principalement à la famille des Moraceae. D'ailleurs, le mode de consommation des fruits chez ces trois espèces est similaire, car elles n'ingèrent pas la totalité des fruits : elles écrasent, à l'aide de leur puissante langue, la pulpe des fruits contre les crêtes palatines de leurs dents pour en extraire le jus et les nutriments solubles (MARSHALL, 1985 ; RAHERIARISENA, 2005 ; LONG & RACEY, 2007 ; ANDRIANAIVOARIVELO *et al.*, 2011). Une fois le jus extrait, elles recrachent le reste, y compris les grosses graines, tandis que les petites graines, comme celles des *Ficus*, sont souvent ingérées en même temps que le jus. De plus, nous avons montré que la taille, la diversité et la quantité de graines trouvées dans les fèces sont différentes entre ces espèces de Pteropodidae en sympatrie à Namoroka. Cela peut être dû à la différence de leur taille, de structure de leur bouche, dents et appareil digestive ainsi qu'à leurs besoins nutritionnels spécifiques.

Ces chauve-souris frugivores jouent un rôle important dans la dissémination des graines à travers des habitats fragmentés et sur de longues distances.

Une étude effectuée à Berenty dans l'extrême sud de Madagascar a montré que *P. rufus* peut se déplacer à plus de 10 km en seulement 12 minutes pour la recherche de nourriture (LONG & RACEY, 2007) et l'espèce peut parcourir plus de 40 km de distance en seulement une nuit (OLESKY *et al.*, 2017). Selon PICOT *et al.* (2007), *E. dupreanum* peut parcourir 5 km par nuit pour la recherche de nourriture. Pour *R. madagascariensis*, cette espèce peut aller jusqu'à 14,8 km de son gîte en seulement une nuit à la recherche de nourriture (ANDRIANAIVOARIVELO *et al.*, 2011).

Pteropus rufus se nourrit d'une grande variété de fruits, ce qui ferait de cette espèce un important disséminateur de graines de nombreuses espèces végétales (BOLLEN & VAN ELSAKER, 2002). Dans le contexte de la présente étude à Namoroka, sept espèces de graines sont susceptibles d'être disséminées par *P. rufus* : *F. polita*, *F. sycomorus*, *F. grevei*, *F. sakalavarum*, *F. marmorata*, *Allaeanthus greveanus* et *Coffea pterocarpa*. Les graines trouvées dans les fèces de cette chauve-souris sont presque toutes intactes (plus de 80 %) et donc potentiellement viables pour la germination. L'étude menée dans la Zone de Conservation de Mandena, dans la Réserve Privée de Berenty à l'extrême sud de Madagascar et celle de Marovitsika dans le nord-est, par OLESKY *et al.* (2017) a montré que 80 % des graines de 20 espèces de plantes présentes dans les fèces de *P. rufus* germent dans un délai de quatre à six semaines, plus vite que celles prélevées sur des fruits collectés directement sur l'arbre. D'ailleurs, la plupart des graines (86 %) trouvées dans les fèces de *P. rufus* appartiennent à des *Ficus*, ce qui suggère que *P. rufus* serait un agent disperseur des *Ficus* car d'après SHANAHAN *et al.* (2001), les espèces qui consomment beaucoup de *Ficus* ont une probabilité élevée de disséminer ces graines.

De manière similaire, des graines de fruits appartenant à trois espèces de plantes (*Grewia* aff. *luteiflora*, *G.* aff. *triflora* et *F. grevei*) ont été trouvées intactes dans les fèces d'*E. dupreanum*. Un test de germination des graines de plantes de taille inférieure à 5 mm trouvées dans les fèces d'*E. dupreanum* a été effectué dans le corridor forestier entre les parcs nationaux de Ranomafana et d'Andringitra à l'est de Madagascar (PICOT *et al.*, 2007). Cette expérience a également montré des différences significatives de taux de germination des graines, avec un succès de germination de 20 à 40 % pour celles issues des fèces d'*E. dupreanum* contre moins de 10 % pour celles des fruits mûrs (PICOT *et al.*, 2007). Le passage des graines dans le tube digestif des chauve-souris frugivores aurait donc de potentiels effets positifs sur la viabilité des graines pour la germination.

Enfin, *R. madagascariensis* pourrait participer à la dissémination des graines de *Ziziphus mauritiana*, consommée en grande quantité durant l'étude. Comme indiqué précédemment, cette espèce de chauve-souris consomme seulement la pulpe du fruit et rejette les restes sous forme de pelote de régurgitation contenant les graines (VOLOLONA *et al.*, 2020). Or,

d'après ANDRIANAIVOARIVELO *et al.* (2012b), *R. madagascariensis*, se nourrit des fruits sur place ou les emporte vers d'autres endroits, ce qui augmente la capacité de dispersion des graines des fruits consommés par cette espèce. Cependant, le rôle de *R. madagascariensis* serait moindre par rapport à celle de *P. rufus* et d'*E. dupreanum* car la présence de graines est plus rare.

En guise de conclusion, *P. rufus* montre une préférence pour les fruits de *Ficus*, constituant 75,8 % des fruits consommés par cette espèce pendant cette période sèche à Namoroka. *Eidolon dupreanum* a une préférence pour les fruits de l'espèce introduite *C. myxa* et de l'espèce native *Z. mauritiana*, constituant 77,7 % des fruits mangés. Pour *R. madagascariensis*, les fruits de *Z. mauritiana* ont été les plus fréquemment ingérés, constituant 70,7 % des fruits mangés. Les résultats révèlent la présence de 10 espèces de plantes différentes (identifiées par leurs graines) dans les échantillons fécaux, dont ces chauves-souris peuvent potentiellement assurer la dissémination dans différentes formations végétales à Namoroka. Ainsi, au regard de ces résultats, la présente étude constitue une base pour des analyses plus approfondies sur le régime alimentaire et le rôle dans la dispersion des graines par ces trois espèces vivant en sympatrie à Namoroka.

Remerciements

Nous tenons à remercier les autorités nationales de Madagascar pour l'octroi des permis nécessaires à la réalisation de cette étude. Nous remercions chaleureusement Jai Shekhawat pour le soutien précieux qu'il a accordé à la réalisation de ce travail. Ce travail a aussi bénéficié du soutien logistique et financier de l'organisation « Re:wild », que nous remercions vivement. Nous adressons nos remerciements à Jacques TAHINARIVONY pour son expertise précieuse dans l'identification des plantes collectées durant cette étude. Nous tenons également à remercier Oriane TOURNAYRE pour ses suggestions et commentaires constructifs sur ce manuscrit. Enfin, nous tenons à saluer l'implication indispensable des guides locaux pour leur assistance technique et leur connaissance approfondie du terrain lors des missions de collecte.

Références

- AHMED, A., MAGOHA, H. & FWEJA, L. (2023).- Unlocking the economic potential of *Hyphaene* species known as *mikoche* in Tanzania. *East Afr. J. Sci. Technol. Innov.*, **4** (2), 1-15.
- ALJEBOURY, G.H. (2021).- Anti-inflammatory effect of *Cordia myxa* extract on bacteria that infected wounds in rats as a model for human. *Ann. Rom. Soc. Cell Biol.*, **25** (4), 16040-16045.
- AL-KHAFI, S.A., ALSAADAWI, M.A., AL-YASARI, A.M. & AL-SAADAWI, M.A. (2021).- *Cordia myxa* L.: The gift of nature, a review. *Basrah J. Agric. Sci.*, **32** (2), 267-277.
- ANDRIAFIDISON, D., ANDRIANAIVOARIVELO, R.A., RAMILJAONA, 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** (1), 85-90.
- ANDRIANAIVOARIVELO, R.A., ANDRIAFIDISON, D., RAHAINGONIRINA, C., RAHARIMBOLA, S., RAKOTOARIVELO, A.A., RAMILJAONA, O.R., RACEY, P.A. & JENKINS, R.K.B. (2011).- A conservation assessment of *Rousettus madagascariensis* (G. Grandidier, 1928, Pteropodidae) roosts in eastern Madagascar. *Madagascar Conservation & Development*, **6** (2), 78-82.
- ANDRIANAIVOARIVELO, R.A., JENKINS, R.K.B., PETIT, E.J., RAMILJAONA, O.R., RAZAFINDRAKOTO, N. & RACEY, P.A. (2012a).- *Rousettus madagascariensis* (Chiroptera: Pteropodidae) shows a preference for native and commercially unimportant fruits. *Endanger. Species Res.*, **19**, 19-27.
- ANDRIANAIVOARIVELO, R.A., PETIT, E.J., RAZAFINDRAKOTO, N. & RACEY, P.A. (2012b).- Alimentation et dispersion de graines chez *Rousettus madagascariensis* G. Grandidier 1928, dans le nord-ouest de Madagascar. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **67** (2), 179-191.
- ANDRIANAIVOARIVELO, R.A., ANDRIAFIDISON, D., RAZAFIMANAHAKA, J.H., RAZAFINDRAKOTO, N., OLEKSY, R.Z. & RACEY, P.A. (2022).- Pteropodidae, fruit bats, *fanihy, angavo*, pp. 1911-1916 in Goodman, S.M. (ed.). *The new natural history of Madagascar*. Princeton University Press, Princeton.
- 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.
- BONACCORSO, F.J. (1979). Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bull. Florida Mus. Nat. Hist.*, **24** (4), 359-408.
- COURTS, S.E. (1998).- Dietary strategies of Old World fruit bats (Megachiroptera, Pteropodidae): How do they obtain sufficient protein? *Mammal Review*, **28** (4), 185-194.
- DUMONT, E.R. (2003).- Bats and fruit: An ecomorphological approach, pp. 398-429 in Kunz, T.H. & Fenton, M.B. (eds.). *Bat ecology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- ELHASSAN, G.O.M. & YAGI, S.M. (2010).- Nutritional composition species (*Grewia tenax* (Forsk.) Fiori, *G. flavescens* Juss and *G. villosa* Willd) fruits. *Adv. J. Food Sci. Technol.*, **2** (3), 159-162.
- FILHO, O.F.L. & MALAVOLTA, E. (2003).- Studies on mineral nutrition of the coffee plant (*Coffea arabica* L. cv. Catuai Vermelho): LXIV. Remobilization and re-utilization of nitrogen and potassium by normal and deficient plants. *Braz. J. Biol.*, **63** (3), 481-490.

- FLEMING, T.H., BREITWISCH, R. & WHITESIDES, G.H. (1987).- Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **18**, 91-109.
- FUNMILAYO, O. (1976).- Diet and roosting damage and environmental pollution by the straw-colored fruit bat in south-western Nigeria. *Nigerian Field*, **41**, 136-142.
- GIUSEPPE, D., SANTINI, L., EPPLEY, T.M., ARRIGONELSON, S.J., BALESTRI, M., BOINSKI, S., BOLLEN, A., BRIDGEMAN, L.L., CAMPERA, M., CARRAI, V., CHALISE, M.K., LEWIS, A.D., HOHMANN, G., KINNAIRD, F., KOENIG, A., KOWALEWSKI, M., LAHANN, P., MCLENNAN, M.R., NEKARIS, A.K.I., NIJMAN, V., NORSCIA, I., OSTNER, J., POLOWINSKY, S.Y., SCHÜLKE, O., SCHWITZER, C., STEVENSON, P.R., TALEBI, M.G., TAN, C., TOMASCHEWSKI, I., VOGEL, E.R., WRIGHT, P.C. & GANZHORN, J.U. (2017).- Low levels of fruit nitrogen as drivers for the evolution of Madagascar's primate communities. *Sci. Rep.*, **7**, 14406. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-13906-y>
- GOODMAN, S.M. (ed.). (2011).- *Les chauves-souris de Madagascar*. Association Vahatra, Antananarivo.
- GOODMAN, S.M., RAMASINDRAZANA, B. & SCHOEMAN, M.C. (2022).- The bats of Madagascar, pp. 1894-1911 in Goodman, S.M (ed.). *The new natural history of Madagascar*. Princeton University Press, Princeton.
- GOODMAN, S.M. & WILME, L. (eds.). (2008).- Les forêts sèches de Madagascar. *Malagasy Nature*, **1**, 1-189.
- GOODMAN, S.M., RAHERILALAO, M.J. & WOHLHAUSER. (eds.). (2018).- *Les aires protégées terrestres de Madagascar: Leur histoire, description et biote/The terrestrial protected areas of Madagascar: Their history, description, and biota*. Association Vahatra, Antananarivo.
- HEITHAUS, E.R. (1982).- Coevolution between bats and plants, pp. 327-367 in Kunz, T.H. (ed.). *Ecology of bats*. Plenum Press, New York.
- 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.
- LUFT, S., CURIO, E. & TACUD, B. (2003).- The use of olfaction in the foraging behaviour of the golden-mantled flying fox, *Pteropus pumilus*, and the greater musky fruit bat, *Ptenochirus jagori* (Megachiroptera: Pteropodidae). *Naturwissenschaften*, **90**, 84-87.
- MARSHALL, A.G. (1985).- Old World phytophagous bats (Chiroptera: Megachiroptera) and their food plants: A survey. *Zool. J. Linn. Soc.*, **83** (4), 351-369.
- MCANEY, C.M., SHIEL, C.B., SULLIVAN, C.M. & FAIRLEY, J.S. (eds.). (1991).- *The analysis of bat droppings*. Mammal Society, London.
- MÜLLER, B., GOODMAN, S.M. & PEICHL, L. (2007).- Cone photoreceptor diversity in the retinas of fruit bats (Megachiroptera). *Brain Behav. Evol.*, **70**, 90-104.
- NELSON, S.L., KUNZ, T.H. & HUMPHREY, S.R. (2005).- Folivory in fruit bats: Leaves provide a natural source of calcium. *J. Chem. Ecol.* **31** (8), 1684-1691.
- OKON, E.E. (1974).- Fruit bats at Ife: Their roosting and food preferences. *Nigerian Field*, **39**, 33-40.
- OLESKY, R., GIUGGIOLI, L., MCKETTERICK, T.J., RACEY, P.A. & JONES, G. (2017). Flying foxes create extensive seed shadows and enhance germination success of pioneer plant species in deforested Madagascan landscapes. *PLoS One*, **12** (9), e0184023.
- PAREEK, S. (2013).- Nutritional composition of jujube fruit. *Emir. J. Food Agric.*, **25** (6), 463-470.
- PICOT, M., JENKINS, R.K.B., RAMILIJAOA, O., 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 sub-aride du sud de Madagascar. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **60** (3), 255-264.
- RAKOTOARIVELO, A.A., RANAIVOSON, N., RAMILIJAOA, O.R., KOFOKY, A.F., RACEY, P.A. & JENKINS, R.K.B. (2007).- Seasonal food habits of five sympatric forest microchiropterans in western Madagascar. *J. Mammal.*, **88** (4), 959-966.
- RAMASINDRAZANA, B., RAJEMISON, B. & GOODMAN, S.M. (2012).- Bio-écologie des chauves-souris du Parc national de Tsimanampetsotsa. 2. Variation interspécifique et saisonnière du régime alimentaire. *Malagasy Nature*, **6**, 117-124.
- RANDRIAHARIMANANA, H.N. (2026).- *Etude du régime alimentaire des chauves-souris frugivores (Chiroptera : Pteropodidae) dans le Parc national de Namoroka, nord-ouest de Madagascar*. Mémoire de Master, Département Biologie Animale, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- RASOARIMANANA, V.M.C., GOODMAN, S.M., RAJEMISON, B., LEBARBENCHON, C. & RAMANANTSALAMA, R.V. (2023).- Fecal analysis of an endemic Malagasy fruit bat (*Rousettus madagascariensis*, Pteropodidae): Evidence of ectoparasite consumption and insectivory. *Acta Chiropt.*, **25** (2), 257-263.
- RATRIMOMANARIVO, F.H. (2007).- Etude 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), 229-244.

- RAZAFINDRATSIMBA, O.H., TANOS, J., RAMANANJATO, V., DUNHAM, A.E. & ANDRIAMAVOSOLOARISOA, M.N.N. (2022).- Frugivory and seed dispersal, pp. 140-180 in Goodman, S.M. (ed.). *The new natural history of Madagascar*. Princeton University Press, Princeton.
- RAZAKARIVONY, V., RAJEMISON, B. & GOODMAN, S.M. (2005).- The diet of Malagasy Microchiroptera based on stomach contents. *Mamm. Biol.*, **70** (5), 312-316.
- SHANAHAN, M., SO, S., COMPTON, S.G. & CORLETT, R. (2001).- Fig-eating by vertebrate frugivores: A global review. *Biol. Rev.*, **76**, 529-572.
- STASHKO, E.R. & DINERSTEIN, E. (1988).- Methods of estimating fruit availability to frugivorous bats, pp. 221-231 in Kunz, T.H. (ed.). *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- STEFFENS, T.S., RAMSAY, M.S., MALABET, F.M. & LEHMAN, S.M. (2022).- The effects of forest loss and fragmentation on nonvolant mammals, pp. 1812-1817 in Goodman, S.M. (ed.). *The new natural history of Madagascar*. Princeton University Press, Princeton.
- STUDIER, E.H., SEVICK, S.H., RIDLEY, D.M. & WILSON, D.O. (1994).- Mineral and nitrogen concentrations in feces of some Neotropical bats. *J. Mammal.*, **75** (3), 674-680.
- THOMAS, D.W. (1988). Analysis of the diet of plant-visiting bats, pp. 211-220 in Kunz, T.H. (ed.). *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- VOLOLONA, J., RAMAVOVOLOLONA, P. & GOODMAN, S.M. (2020).- Régime alimentaire de *Rousettus madagascariensis* (Chiroptera : Pteropodidae) dans la Réserve Spéciale d'Ankarana, nord de Madagascar. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **145** (4), 365-381.
- WENDELN, M.C., RUNKLE, J.R. & KALKO, E.K.V. (2000).- Nutritional values of 14 fig species and bat feeding preferences in Panama. *Biotropica*, **32**, 489-501.