

## Chiroptères

# RÉGIME ALIMENTAIRE DE *ROUSETTUS MADAGASCARIENSIS* (CHIROPTERA : PTEROPODIDAE) DANS LA RÉSERVE SPÉCIALE D'ANKARANA, NORD DE MADAGASCAR

par

Judith VOLOLONA<sup>1,2</sup>, Perle RAMAVOVOLOLONA<sup>1</sup>

et Steven M. GOODMAN<sup>2,3</sup>

Les chauves-souris frugivores/nectarivores endémiques de Madagascar (*Pteropus rufus*, *Eidolon dupreanum* et *Rousettus madagascariensis*, famille des Pteropodidae), jouent deux rôles importants dans le fonctionnement de l'écosystème forestier par la pollinisation et la dispersion des graines des plantes consommées. Dans le but de déterminer le régime alimentaire de *Rousettus madagascariensis*, la plus petite des trois espèces des chauves-souris frugivores malgaches, cette étude a été menée dans la Réserve Spéciale d'Ankarana durant la saison sèche en septembre et novembre 2016 et lors de la saison de pluies en février et avril 2017. En analysant les pollens contenus dans les fèces des *Rousettus* capturées et les graines contenues dans les crottes collectées sous leur dortoir, 15 espèces de plantes ont été identifiées, dont neuf représentées par les pollens et six par les graines des fruits. La chauve-souris montre une préférence pour les fleurs d'une espèce endémique, *Parkia madagascariensis*, constitue 39,0 % des

---

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

3. 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. Email : <vololonaj@gmail.com>.

### Bulletin de la Société zoologique de France 145 (4)

fleurs consommées et d'une espèce introduite, *Ceiba pentandra* (17,1 %). Les fruits de *Solanum mauritianum* (31,0 %), une espèce introduite et de *Ficus polita* (24,1 %), une espèce autochtone, sont les plus prisés par l'animal. Ces résultats suggèrent que *R. madagascariensis* est une espèce généraliste qui se nourrit à la fois des fruits et des fleurs des plantes autochtones et introduites, endémiques et non endémiques. Cette chauve-souris joue probablement le rôle de pollinisatrice et de disséminatrice du pollen et des graines des plantes consommées.

**Mots-clés** : régime alimentaire, *Rousettus madagascariensis*, fèces, pollen, graines.

#### Diet of *Rousettus madagascariensis* (Chiroptera: Pteropodidae) in the Réserve Spéciale of Ankarana, north Madagascar

Old World fruit bats (family Pteropodidae) are known for their important function within tropical forest ecosystems. Madagascar's fruit bats, all endemic and including *Pteropus rufus*, *Eidolon dupreanum* and *Rousettus madagascariensis*, play at least two different roles in plant and forest ecology, pollination of flowers and dispersal of seeds. Although fruit and pollen are known to be consumed by these bats, little information is available on the diet of *R. madagascariensis*, the smallest of the three. To examine dietary aspects of *R. madagascariensis*, this study was conducted during the dry (September and November 2016) and wet (February and April 2017) seasons in the Réserve Spéciale d'Ankarana. Two methods were evaluated: analysis of pollen within feces of captured bats and analysis of fruit and seed remains from feces collected from the cave and below the day roost. In total, 15 plant species were identified, including four introduced taxa. Among these, four plant species were recorded for the first time in the diet of Malagasy pteropodids: *Capurodendron ankaranense* (Sapotaceae) and *Crotalaria berteroa*, *Parkia madagascariensis* and *Senna ankaranensis* (Fabaceae). Plant species consumed by *R. madagascariensis* at Ankarana include the pollen of nine taxa and the fruit of six other taxa. These bats show a preference for the pollen of an endemic plant, *P. madagascariensis* (39.0%) and an exotic plant, *Ceiba pentandra* (17.1%), as well as the fruit of the exotic *Solanum mauritianum* (31.0%) and native *Ficus polita* (24.1%). These results suggest that *Rousettus madagascariensis* is a generalist that feeds both on flowers and fruits of endemic and exotic plants. These bats are thought to be effective pollinators and dispersers of consumed plants, which include native and non-native species.

**Keywords**: diet, *Rousettus madagascariensis*, fecal analysis, pollen, seeds.

### Introduction

Les chauves-souris frugivores appartenant à la famille des Pteropodidae se nourrissent principalement de fruits, de feuilles, de fleurs et de produits floraux, tels que les pollens et les nectars. Elles assurent la dispersion des graines de diverses espèces de plantes (UTZURRUM & HEIDEMAN, 1991 ; SHANNAN *et al.*, 2001 ; ANDRIANAIVOARIVELO *et al.*, 2011, 2012) et contribuent à la pollinisation des plantes qu'elles visitent (FUJITA & TUTTLE, 1991 ; HODGKINSON *et al.*, 2003 ; SINGAVERLAN & MARIMUTHU, 2004 ; ANDRIAFIDISON *et al.*, 2006). 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 morpho-

### Régime alimentaire de *Rousettus madagascariensis* d'Ankarana

logiques tels que l'odeur forte, la couleur blanche ou terne, connues comme syndrome de la pollinisation « cheiroptérophile ». Les fruits consommés par les Pteropodidae ou fruits « cheiroptérochores » sont généralement de couleur terne ou verte, à odeur moisie et sont portés par les branches à la limite extérieure de la frondaison (STASHKO & DINERSTEIN, 1988 ; THOMAS, 1988 ; KORINE *et al.*, 1999).

À Madagascar, les trois espèces endémiques de Pteropodidae, *Pteropus rufus*, *Eidolon dupreanum* et *Rousettus madagascariensis*, consomment les fruits, les feuilles, les pollens et les nectars d'une grande variété de plantes autochtones et introduites. Différents travaux antérieurs ont montré le rôle de ces chauves-souris dans le fonctionnement de l'écosystème forestier malgache, entre autres la pollinisation des fleurs et la dissémination des graines des plantes (HUTCHEON, 2003 ; RACEY *et al.*, 2009 ; GOODMAN, 2011). Parmi ces trois espèces de Pteropodidae, le régime alimentaire de *P. rufus* et d'*E. dupreanum* est relativement bien étudié. Au moins 110 espèces de plantes appartenant à 70 genres et 46 familles constituent la base de leur régime alimentaire (BOLLEN & VAN ELSACKER, 2002 ; RAHERIARISENA, 2005 ; LONG & RACEY, 2007 ; PICOT *et al.*, 2007 ; RATRIMOMANARIVO, 2007). Par contre, très peu de données sont disponibles sur l'écologie alimentaire de *R. madagascariensis* pour laquelle 12 espèces de plantes seulement sont connues pour être consommées dans la forêt humide de la partie Est de Madagascar (RAZAFINDRAKOTO, 2006 ; ANDRIANAIVOARIVELO *et al.*, 2007, 2011).

Cette étude vise principalement à déterminer les espèces de plantes utilisées par *R. madagascariensis* comme ressources alimentaires dans la forêt dense sèche de la Réserve Spéciale d'Ankarana. Les objectifs spécifiques sont d'identifier les fruits et les fleurs consommés par cette chauve-souris, d'examiner la possibilité de variation du régime alimentaire en fonction de la saison, du sexe et de l'âge des individus, et d'évaluer leur rôle probable dans la pollinisation et la dissémination des graines.

## Méthodologie

### Site et période d'étude

Cette étude a été menée dans la Réserve Spéciale d'Ankarana durant la saison sèche en septembre et novembre 2016 et lors de la saison de pluies en février et avril 2017. Localisée dans l'extrême Nord de Madagascar (Figure 1), cette aire protégée se situe sur un ensemble de sol calcaire karstique avec des systèmes de grottes complexes (CARDIFF & BEFOUROUACK, 2003). La région a un climat tropical sec avec une saison sèche durant de 7 à 8 mois (mai à décembre), suivie par une saison de pluies de 4 mois (janvier à avril). Cette aire protégée reçoit des précipitations moyennes annuelles d'environ 1643 mm et la température moyenne annuelle est de 26,7 °C (GOODMAN *et al.*, 2018). La Réserve Spéciale d'Ankarana est recouverte principalement par une forêt dense sèche, avec des parties de forêts humides semi-décidues, des fourrés secondaires à bambous et des zones ouvertes arborées.

## Bulletin de la Société zoologique de France 145 (4)

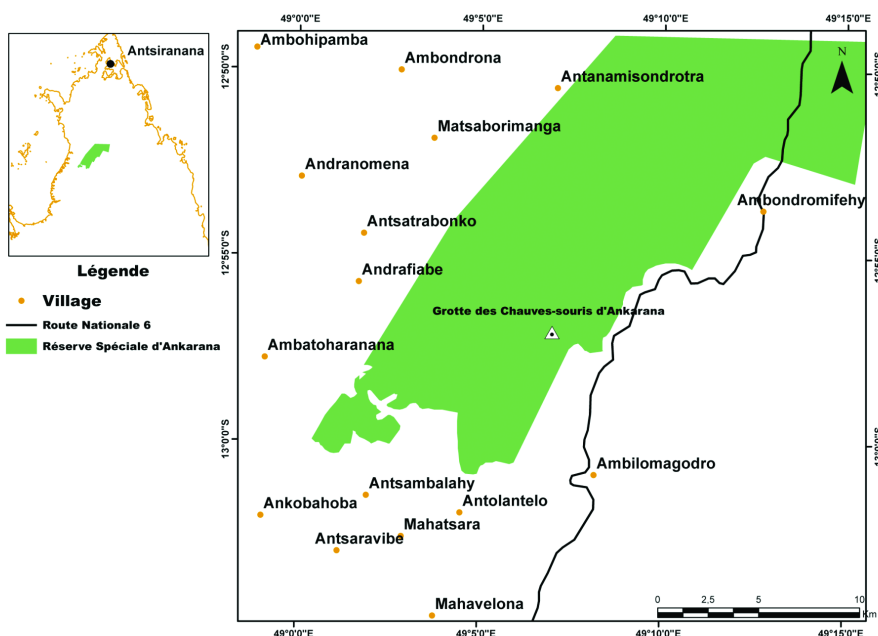


Figure 1

Localisation de la Réserve Spéciale d'Ankarana et la Grotte des Chauves-souris d'Ankarana  
(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)

### Collecte des données et analyse des échantillons au laboratoire

#### Collecte des fèces par capture des chauves-souris

Afin de déterminer les pollens consommés par *Rousettus 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), en septembre et novembre 2016 puis en avril 2017, périodes correspondant à la floraison des plantes à Ankarana. Vers 2 heures du matin, au moment où les chauves-souris commencent à rentrer dans leur gîte diurne après la recherche de nourriture, un piège harpe a été installé dans un passage étroit entre l'ouverture de la grotte et le gîte diurne des chauves-souris. Chaque individu capturé a été laissé séparément au moins 2 heures dans un pochon en tissu propre pour qu'il ait le temps de déféquer. Les matières fécales ont été ensuite collectées et conservées dans des flacons préalablement remplis d'éthanol à 70°. Le sexe et l'âge de chaque individu capturé 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 échantillons des fèces collectés ont été traités et analysés au laboratoire de Palynologie de l'Université d'Antananarivo. Les matériels fécaux sont broyés

### Régime alimentaire de *Rousettus madagascariensis* d'Ankarana

finement dans l'éthanol afin de délayer les pollens qu'ils contiennent, puis filtrés à l'aide d'un tamis dont la maille est supérieure à 70 microns pouvant laisser passer les pollens. Les solutions obtenues ont été centrifugées pendant 10 minutes à 2000 tours/minute. Le culot obtenu a été acétolysé dans un mélange de 9 ml d'anhydride acétique et 1 ml d'acide sulfurique (ERDTMAN, 1952). Après séchage à l'air libre, tout le culot correspondant à chaque fèces a été monté entre lame et lamelle dans de la glycérine à 40 %, phénolée. Chaque préparation a été observée au microscope photonique à l'objectif x 400. Les taxons polliniques rencontrés ont été dénombrés puis identifiés grâce à la comparaison avec les pollens de la flore de la Réserve Spéciale d'Ankarana (VOLOLONA *et al.*, 2019) et d'autres travaux de références palynologiques à Madagascar et en Afrique (BONNEFILE & RIOLLET, 1980 ; RAJERARISON, 1984 ; RAMAVOVOLOLONA, 1986 ; RAMAMONJISOA, 1992 ; RASOLOARIJAO *et al.*, 2018).

#### Collecte des crottes sous le dortoir

Pour déterminer les graines des fruits consommés par *R. madagascariensis*, des collectes de crottes ont été effectuées pendant six jours en novembre 2016 puis en février et avril 2017, correspondant aux périodes de fructification des plantes à Ankarana. Pour ce faire, vers 19 h, une nappe en plastique (2 x 1,5 m) a été étalée sous le gîte diurne, juste après la sortie de la chauve-souris en quête de nourritures (STASHKO & DINERSTEIN, 1988). Les crottes ont été ramassées le lendemain matin de la pose de la nappe, puis conservées dans des bocaux contenant de l'éthanol à 70°. Afin d'avoir des données journalières, le plastique a été changé après chaque collecte. Des collectes des échantillons de toutes les espèces de plantes à fruits mûrs ont été également effectuées pour servir de référence pour les graines consommées par *R. madagascariensis*. Les collectes couvrent les différentes formations végétales de la Réserve Spéciale d'Ankarana, ainsi que les zones dégradées à la périphérie de l'aire protégée.

Au laboratoire, toutes les graines observées dans les crottes ont été identifiées en les comparant avec les graines des échantillons de fruits collectés sur le terrain. Un document de référence sur la description morphologique des graines et des fruits de *Ficus* de la Réserve Spéciale d'Ankarana a également servi dans l'identification des graines de ce genre (VOLOLONA & GOODMAN, 2019). La détermination consiste à comparer la morphologie des graines rencontrées incluant la forme, la taille et la structure. La longueur et la largeur des graines ont été mesurées en utilisant un réticule oculaire.

#### Analyse statistique

Le nombre de consommations d'une espèce de plante donnée correspond au nombre d'individus de *R. madagascariensis* contenant les pollens et les graines de l'espèce en question dans les fèces. La fréquence de la consommation a été exprimée par le rapport entre le nombre de la consommation d'une espèce de plante et le nombre total de la consommation de toutes les espèces (MCANEY *et al.*, 1991). Afin

### Bulletin de la Société zoologique de France 145 (4)

d'examiner une possibilité de variation temporelle du régime alimentaire de *R. madagascariensis* ainsi que la variation des plantes consommées suivant l'âge et le sexe des individus, le test de Chi-deux ( $\chi^2$ ) de Pearson a été utilisé.

## Résultats

### Taxons polliniques identifiés dans les fèces

Au total, neuf taxons polliniques correspondant aux fleurs consommées ont été identifiés dans les fèces de *Rousettus madagascariensis*. Cinq taxons ont été déterminés au niveau de l'espèce, à savoir *Capurodendron ankaranense* (Sapotaceae), *Ceiba pentandra* (Bombacaceae), *Crotalaria berteroana* (Fabaceae), *Parkia madagascariensis* (Fabaceae), *Senna ankaranensis* (Fabaceae) et d'autres au niveau du genre à savoir *Euphorbia* sp. (Euphorbiaceae), *Eucalyptus* spp. (Myrtaceae), *Pinus* sp. (Pinaceae) et *Poupartia* spp. (Anacardiaceae). Les pollens de *Parkia madagascariensis* et *Senna ankaranensis* ont été les plus représentés avec une fréquence moyenne respective de 37,8 % et 16,7 % (Tableau 1). Les fleurs correspondant aux pollens consommés sont généralement de couleur blanche ou jaune, de petite ou grande taille, à odeur forte, avec du nectar et à nombreuses étamines.

### Variation saisonnière de la consommation des pollens

En septembre 2016, des fleurs de six espèces de plantes (*Capurodendron ankaranense*, *Ceiba pentandra*, *Crotalaria berteroana*, *Eucalyptus* spp., *Parkia madagascariensis*, *Pinus* sp.) étaient consommées par *R. madagascariensis* et *P. madagascariensis* a été la plus exploitée (Figure 2). En novembre 2016, elle en consomme sept dont *Capurodendron ankaranense*, *Ceiba pentandra*, *Eucalyptus*

**Tableau 1**

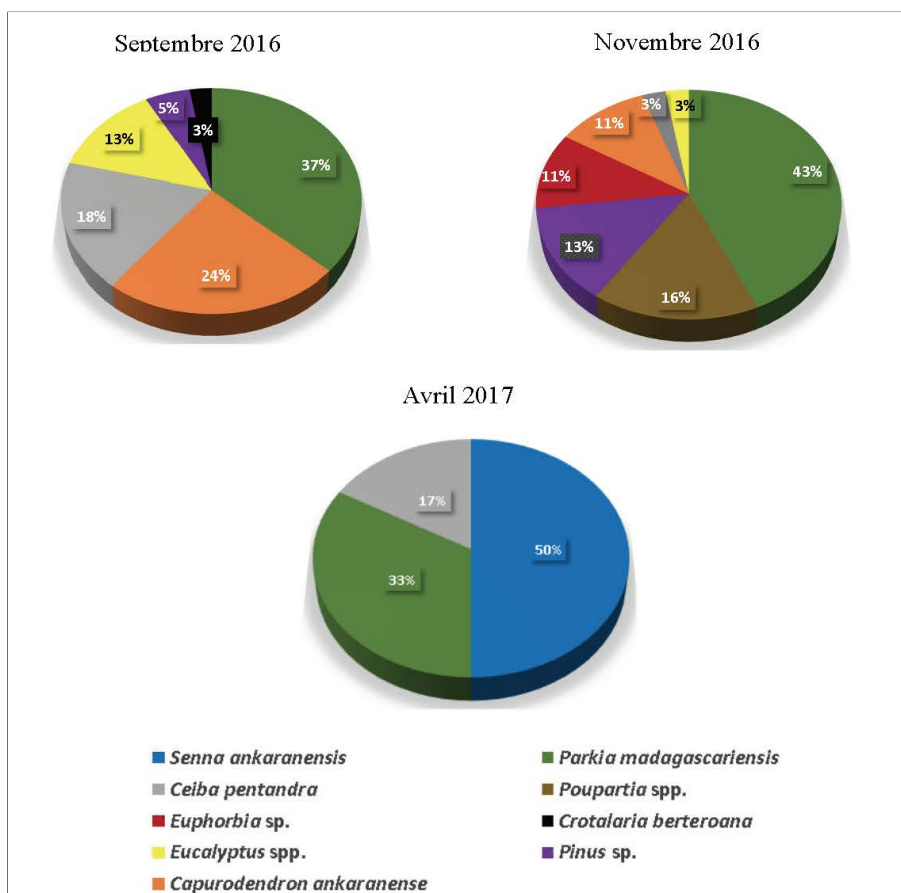
Fréquence moyenne (%) des pollens consommés par *Rousettus madagascariensis*.  
Mean frequency (%) of pollen consumed by *Rousettus madagascariensis*.

Famille	Genre et espèce	Fréquence moyenne (%) ± écart-type
Fabaceae	<i>Parkia madagascariensis</i>	37,8 ± 5,02
Fabaceae	<i>Senna ankaranensis</i>	16,7 ± 28,87
Bombacaceae	<i>Ceiba pentandra</i> *	12,6 ± 8,61
Sapotaceae	<i>Capurodendron ankaranense</i>	11,5 ± 11,86
Pinaceae	<i>Pinus</i> sp.*	6,3 ± 6,81
Anacardiaceae	<i>Poupartia</i> spp.	5,4 ± 9,36
Myrtaceae	<i>Eucalyptus</i> spp.*	5,3 ± 6,95
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia</i> sp.	3,6 ± 6,24
Fabaceae	<i>Crotalaria berteroana</i> *	0,9 ± 1,52

\*= Plante introduite

### Régime alimentaire de *Rousettus madagascariensis* d'Ankarana

spp., *Parkia madagascariensis*, *Pinus* sp., *Euphorbia* sp. et *Poupartia* spp. En avril 2017, il n'y a que trois espèces identifiées dont une (*Senna ankaranensis*) n'a pas encore figuré dans la liste des espèces identifiées lors des deux périodes d'échantillonnage antérieur. Effectivement, au cours des trois périodes d'échantillonnage, les pollens de *Ceiba pentandra* et de *Parkia madagascariensis* étaient toujours consommés par *R. madagascariensis*. La fréquence de la consommation de pollen de *P. madagascariensis* est nettement élevée durant ces trois périodes alors que celle de *C. pentandra* est faible en novembre 2016. Par ailleurs, le résultat du test de Chi-deux, confirme une différence significative de la consommation des graines de pollens du mois de septembre et ceux du mois de novembre ( $\chi^2 = 18,019$ , ddl = 8,  $p = 0,021$ ). Il en est de même pour le cas du mois de novembre avec celui du mois



**Figure 2**

Variation des fréquences des fleurs consommées par *Rousettus madagascariensis* selon les périodes d'étude

Seasonal frequency of flowers consumed by *Rousettus madagascariensis* for each period of study.

## Bulletin de la Société zoologique de France 145 (4)

Tableau 2

Taux de présence de pollen dans les fèces de *Rousettus madagascariensis* selon le sexe.  
*Pollen occurrence in the feces of male and female Rousettus madagascariensis*

Individu	Nombre de fèces avec pollen	Nombre de fèces sans pollen	Total
Mâle	22 (85,2 %)	4 (14,8 %)	26
Femelle	30 (93,8 %)	2 (6,3 %)	32
<b>Total</b>	<b>52</b>	<b>6</b>	<b>58</b>

d'avril ( $\chi^2 = 24,954$ , ddl = 8,  $p = 0,002$ ). La composition des espèces et le pourcentage de chacune d'elles varient d'une saison à l'autre. Le test de Chi-2 montre une variation significative de la consommation de fleurs en saison sèche, septembre et novembre, et en saison de pluies, avril, ( $\chi^2 = 41,847$ , ddl = 9,  $p < 0,05$ ).

### Variation de la consommation de pollens suivant l'âge et le sexe de *Rousettus madagascariensis*

Au cours des périodes d'échantillonnage, des fèces de 31 individus femelles (24 adultes et 7 sub-adultes) et 27 mâles (26 adultes et 1 sub-adulte) de *R. madagascariensis* capturé ont été collectés. Dans l'ensemble, 93,8 % des femelles et 85,2 % des mâles échantillonnés consommaient du pollen (Tableau 2). Les pollens de six espèces de plantes (*Capurodendron ankaranense*, *Ceiba pentandra*, *Eucalyptus* spp., *Euphorbia* sp., *Parkia madagascariensis* et *Pinus* sp) ont été consommés à la fois par les mâles et les femelles. Toutes les catégories d'âge de *R. madagascariensis*, que ce

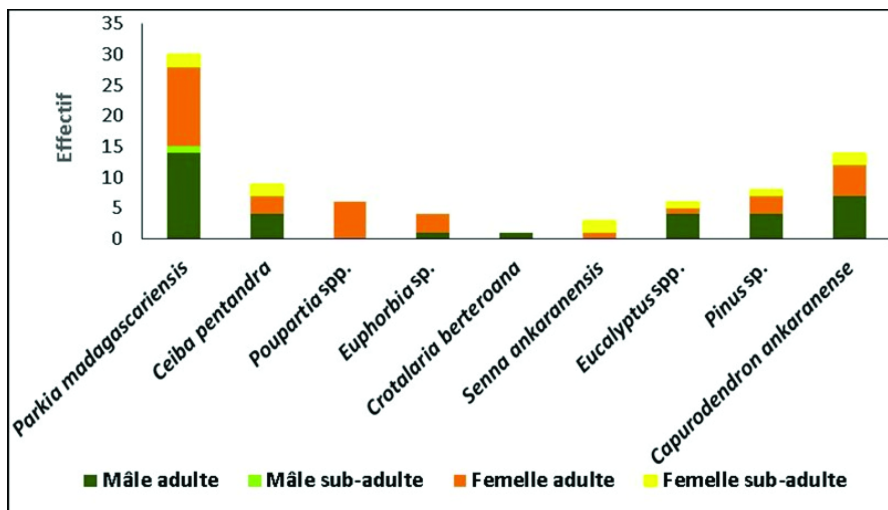


Figure 3

Fréquence de la consommation de pollens suivant l'âge et le sexe de *Rousettus madagascariensis*.  
*Frequency of pollen consumed by Rousettus madagascariensis according to age and sex*



### Régime alimentaire de *Rousettus madagascariensis* d'Ankarana

soient des mâles ou des femelles, adultes ou sub-adultes, ont montré une préférence pour les pollens de *Parkia madagascariensis* (Figure 3). Seules les femelles ont consommé les pollens de *Senna ankaranensis*. *Poupartia* spp. a été seulement consommée par les mâles adultes, et *Crotalaria berteroana*, uniquement par les femelles adultes. Toutefois, d'après le résultat du test de Chi-deux, les pollens consommés par les individus adultes ne sont pas significativement différents de ceux des sub-adultes ( $\chi^2 = 4,425$ , ddl = 9,  $p = 0,88$ ). Aucune différence significative n'a été également constatée sur la consommation des pollens par les mâles et les femelles ( $\chi^2 = 13,974$ , ddl = 9,  $p = 0,13$ ).

### Différents types de graines identifiés dans les crottes

Au total, six types des graines correspondant aux fruits consommés ont été identifiés dans les crottes de *R. madagascariensis* dont cinq déterminés au niveau de l'espèce à savoir *Ficus polita* et *F. tiliifolia* (Moraceae), *Flacourtia ramontchi* (Salicaceae), *Rubus mollucanus* (Rosaceae), *Solanum mauritianum* (Solanaceae) et un taxon indéterminé. Dans l'ensemble, les fruits de *S. mauritianum* (31,0 %) et de *Ficus polita* (24,1 %) ont été les plus consommés (Tableau 3). En moyenne, cette

**Tableau 3**

Fréquence moyenne (%) des fruits consommés par *Rousettus madagascariensis*  
(par ordre décroissant des fréquences).  
*Mean frequency (%) of fruits consumed by Rousettus madagascariensis.*

Famille	Genre et espèce	Fréquence moyenne (%)
Solanaceae	<i>Solanum mauritianum</i>	31,0
Moraceae	<i>Ficus polita</i>	24,1
Indéterminé	–	17,2
Moraceae	<i>Ficus tiliifolia</i>	13,8
Flacourtiaceae	<i>Flacourtia ramontchi</i>	6,9
Rosaceae	<i>Rubus mollucanus</i>	6,9

**Tableau 4**

Taille des graines ingérées par *Rousettus madagascariensis* (par ordre croissant de la longueur).  
*Size of seeds ingested by Rousettus madagascariensis*

Espèce	Longueur (mm)	Largeur (mm)
<i>Rubus mollucanus</i> (n = 4)	1,3 ± 0,1	1,2 ± 0,1
<i>Ficus polita</i> (n = 15)	1,6 ± 0,1	1,0 ± 0,1
<i>Ficus tiliifolia</i> (n = 15)	1,8 ± 0,2	1,2 ± 0,1
Indéterminé (n = 8)	2,5 ± 0,4	1,2 ± 0,2
<i>Solanum mauritianum</i> (n = 15)	2,8 ± 0,2	2,1 ± 0,2
<i>Flacourtia ramontchi</i> (n = 8)	4,2 ± 0,3	4,4 ± 0,3

### Bulletin de la Société zoologique de France 145 (4)

chauve-souris consomme les graines d'une taille comprise entre 1,3 à 4,2 mm de longueur et de 1,2 à 4,4 mm de largeur (Tableau 4). Parmi les graines rencontrées dans les crottes de *R. madagascariensis*, celles de *Rubus mollucanus* ont la plus petite taille (1,3 × 1,2 mm) alors que les celles de *Flacourtia ramontchi* ont la plus grande taille (4,2 × 4,4 mm). Les fruits correspondant aux graines ingérées sont de type charnu, déhiscent, de couleur rouge ou jaune. Ce sont principalement des fruits sphériques à nombreuses graines de petite taille. Les plantes productrices de ces fruits sont principalement des arbres et des arbustes des formations dégradées.

#### Variation temporelle de la consommation de fruits par *Rousettus madagascariensis*

Au cours des trois périodes d'investigation, 18 échantillons de crottes ont été ramassés sous le dortoir de *R. madagascariensis*. Au total, 2 877 graines ont été comptées dans l'ensemble de crottes ramassées dont 879 en novembre 2016 ; 20 en février et 1978 en avril 2017 (Tableau 5). Dans les fèces de *R. madagascariensis*, les graines les plus fréquentes ont été celles de *Ficus polita* et de *F. tiliifolia*, suivies de celles de *Solanum mauritianum*. Par ailleurs, aucune graine de *Ficus* n'a été identifiée au mois de février ; il en est de même pour *Solanum* au mois d'avril. Les autres taxons (*Rubus mollucanus*, *Flacourtia ramontchi* et les indéterminés) présentent des faibles variations pour les trois périodes.

En novembre 2016 (saison sèche), quatre types de fruits ont été consommés par *R. madagascariensis* dont *S. mauritianum* et *Ficus polita* ont été les plus exploités (Figure 4). En saison de pluies (février et avril), cinq types de fruits ont été en tout

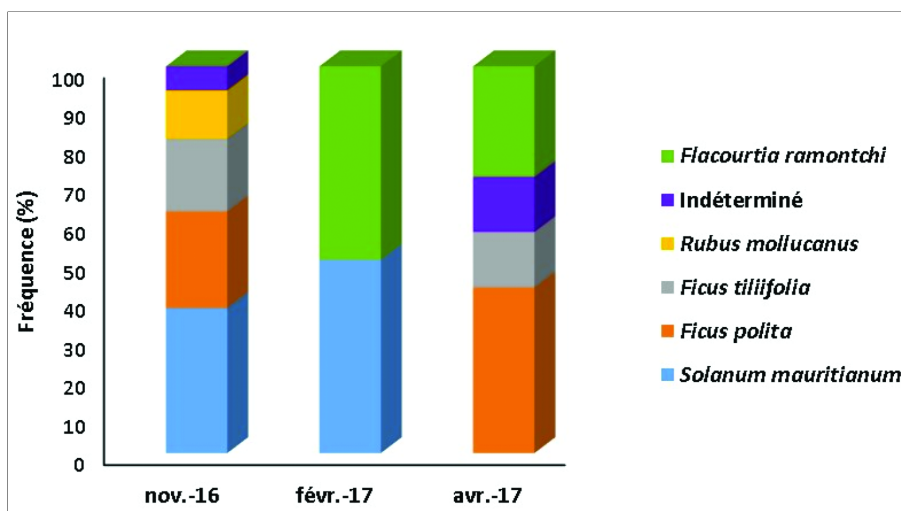


Figure 4

Fréquence des fruits consommés par *Rousettus madagascariensis* selon les trois périodes d'étude (nov. = saison sèche ; fév. et avr. = saison des pluies)

Frequency of fruits consumed by *Rousettus madagascariensis* for each period of study

Régime alimentaire de *Rousettus madagascariensis* d'Ankarana

**Tableau 5**  
 Nombre des graines comptées dans les crottes de *Rousettus madagascariensis*  
*Number of seeds recorded in feces of Rousettus madagascariensis*

Échantillons des crottes	<i>Ficus polita</i>	<i>Ficus tiltfolia</i>	<i>Solanum mauritianum</i>	<i>Rubus mollucanus</i>	Indéterminé	<i>Flacourtia ramontchi</i>	Total	Période
1	3	0	23	0	8	0	34	Novembre 2016
2	0	0	7	2	0	0	9	
3	375	0	360	0	0	0	735	
4	2	5	11	3	0	0	21	
5	5	15	55	0	0	0	75	
6	0	1	4	0	0	0	5	
7	0	0	2	0	1	0	3	
8	0	0	0	0	1	0	1	
9	0	0	0	0	0	0	0	
10	0	0	12	0	0	0	12	Février 2017
11	0	0	0	0	0	0	0	
12	0	0	2	0	2	0	4	
13	0	0	0	0	0	0	0	
14	318	0	0	0	0	20	338	
15	674	0	0	0	0	0	674	
16	0	0	0	0	2	1	3	
17	177	0	0	0	0	0	177	
18	0	786	0	0	0	0	786	
<b>Total</b>	<b>1 554</b>	<b>807</b>	<b>476</b>	<b>5</b>	<b>14</b>	<b>21</b>	<b>2877</b>	<b>Avril 2017</b>

### Bulletin de la Société zoologique de France 145 (4)

consommés par cette chauve-souris dont quatre en avril (*F. polita*, *F. tiliifolia*, *Flacourtia indica* et une espèce indéterminée) et deux en février (*F. indica* et *S. mauritianum*). Les fruits de *S. mauritianum* et de *F. indica* ont été les plus consommés en cette saison. D'après le résultat du test de Chi-deux, les fruits consommés en février étaient nettement différents de ceux du mois d'avril ( $\chi^2 = 9,98$ , ddl = 4,  $p = 0,041$ ). Par ailleurs, aucun changement significatif n'a été observé sur la consommation des fruits en novembre et en février ( $\chi^2 = 8,13$ , ddl = 4,  $p = 0,08$ ) ainsi qu'en novembre et en avril ( $\chi^2 = 7,16$ , ddl = 5,  $p = 0,20$ ). Les fruits de *Ficus* et de *Solanum* ont été consommés par *R. madagascariensis* à la fois en saison sèche et en saison des pluies, alors que ceux de *Flacourtia* l'ont été seulement en saison des pluies. Toutefois, on n'observe pas de variation significative de la consommation des fruits entre la saison sèche et la saison de pluies ( $\chi^2 = 7,71$ , ddl = 5,  $p = 0,17$ ).

## Discussion et Conclusion

### Fleurs et fruits consommés par *Rousettus madagascariensis*

D'après nos résultats, le régime alimentaire de *Rousettus madagascariensis* à Ankarana est constitué en tout de neuf espèces de fleurs et six espèces de fruits. Cette chauve-souris consomme à la fois les fruits et les fleurs des espèces de plantes forestières (53 %), des plantes appartenant à la formation dégradée (26 %) ainsi que des essences de reboisement (13 %). Soixante-cinq pour cent (65 %) des fleurs consommées par *R. madagascariensis* sont des plantes autochtones et 45 % des plantes introduites. Concernant les fruits, 50 % sont issus de plantes autochtones, 33 % issus de plantes introduites et 17 % indéterminés. Ces résultats suggèrent une légère tendance de cette chauve-souris à consommer les fleurs et les fruits des espèces forestières autochtones. Ces tendances s'opposent aux résultats des travaux de KORINE *et al.* (1999) sur une autre espèce de *Rousettus* en Israël qui ont rapporté que 78 % des fleurs consommées par *R. aegyptiacus* sont des plantes introduites, ainsi qu'à ceux d'ANDRIANAIVOARIVELO *et al.* (2011) pour *R. madagascariensis* dans la partie est de Madagascar avec 60 % des fruits consommés provenant de plantes introduites.

Dans cette étude, la préférence de *Rousettus madagascariensis* envers les fruits de *Solanum* et de *Ficus* a été constatée. Ces fruits sont probablement riches en éléments nutritifs, entre autres des lipides et du calcium, constituants des ressources préférées de *R. madagascariensis* (ANDRIANAIVOARIVELO *et al.*, 2011). Selon MATTSON (1980), les chauves-souris frugivores sont plus attirées par les fruits riches en protéines et lipides que par ceux riches en glucides. Les fruits de *Solanum* sont connus comme riches en éléments protéiques (KUNZ & DIAZ, 1995). D'autre part, les fruits de *Ficus* seraient riches en éléments tels que le calcium et l'azote, utiles pour assurer une croissance rapide des jeunes (MORRISON, 1980 ; WENDELN *et al.*, 2000). Cette préférence est commune à deux autres espèces de Pteropodidae malgaches (*Eidolon dupreanum* et *Pteropus rufus*) (RAHERIARISENA, 2005 ; PICOT *et al.*, 2007 ; RATRIMOMANARIVO, 2007). En outre, selon RAINEY *et al.* (1995) ; UTZURRUM (1995) ; SHANAHAN *et al.* (2001), les fruits du genre *Ficus*

### Régime alimentaire de *Rousettus madagascariensis* d'Ankarana

constituent la base de la nutrition des espèces de Pteropodidae. Par ailleurs, *R. madagascariensis* montre une préférence alimentaire particulière pour les fleurs de *Parkia madagascariensis*, constatée pour les trois périodes d'échantillonnage. Les fleurs de *Parkia* sont pourvues de nectar, de nombreuses étamines et dégagent une odeur forte et fruitée, et pourraient être facilement détectées par les chauves-souris frugivores qui possèdent des organes olfactifs bien développés (SUTHERS, 1970). Les fleurs de *Parkia* sont également riches en protéines, acides aminés, vitamines, acides organiques, glycérides, sucres, nitrates et autres minéraux nécessaires aux animaux nectarivores (LAW, 1992 ; COURTS, 1998 ; DOBSON, 1991 ; PIECHOWSKI, 2007).

### Rôle de *Rousettus madagascariensis* dans la dispersion des graines

Nos résultats ont montré que *R. madagascariensis* consomme les fruits des plantes forestières, *Ficus polita*, *F. tilliifolia*, *Flacourtia ramontchi* mais également ceux des plantes introduites, *Rubus mollucanus* et *Solanum mauritianum*. Les caractères morphologiques de ces fruits notamment charnus, à nombreuses petites graines, de couleur rouge ou jaune, à position axillaire correspondent à celles citées par HEITHAUS (1982) comme étant des caractères liés à la dispersion par les chauves-souris frugivores. *Rousettus madagascariensis* consomme les fruits de manière à les coincer entre le palais et la langue pour extraire et ingérer le jus (CHARLES-DOMINIQUE, 1991 ; ANDRIANAIVOARIVELO *et al.*, 2011). Du fait de leur tractus gastro-intestinal relativement étroit, seules les petites graines sont avalées (RICHARDS, 1990). Ainsi, *R. madagascariensis* assure seulement la dispersion des petites graines. Dans notre étude, les plus grosses graines ingérées par *R. madagascariensis* ont une dimension de 4,2 x 4,4 mm. Ceci constitue la plus grosse taille connue ingérée par cette chauve-souris. ANDRIANAIVOARIVELO *et al.* (2012) ont montré que la plus grosse graine identifiée dans les crottes de *R. madagascariensis* mesure 2,5 mm.

En général, *R. madagascariensis* consomme les fruits sur place ou les transporte vers d'autres perchoirs (ANDRIANAIVOARIVELO *et al.*, 2012). Dans ce cas, l'animal peut disperser au vol les graines des fruits ou des pelotes de régurgitation contenant des graines. Après avoir traversé le tube digestif de l'animal, les graines germent beaucoup plus rapidement grâce à la scarification de leur tégument sous l'action des sucs digestifs (ANDRIANAIVOARIVELO *et al.*, 2011). Cela montre ainsi la contribution de *R. madagascariensis* dans la dispersion des plantes correspondantes.

### Rôle de *Rousettus madagascariensis* dans la pollinisation

Les neuf espèces de plantes consommées par *R. madagascariensis*, principalement de couleur blanche ou jaune, à inflorescence axillaire, de petite ou grande taille, à nombreuses étamines et avec de nectaires témoignent d'une adaptation à la pollinisation cheiroptérophile (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979 ; FENSTER *et al.*, 2004 ; WASER, 2006). MUELLER *et al.* (2007) ont constaté que le genre *Rousettus* est aveugle à la couleur. Par conséquent, les fleurs visitées de couleur blanche ou

**Bulletin de la Société zoologique de France 145 (4)**

jaune sont conformes à sa vision monochromatique. Ces faits suggèrent que *R. madagascariensis* intervient probablement dans la pollinisation de ces plantes autochtones, introduites, endémiques ou non endémiques rencontrées dans les formations primaires et dégradées d'Ankarana. Parmi les plantes exploitées par *R. madagascariensis* à Ankarana, la pollinisation de deux espèces forestières endémiques, *Parkia madagascariensis* et de *Senna ankaranense* appartenant à la famille des Fabaceae, présente un intérêt particulier. *R. madagascariensis* montre une préférence particulière pour les fleurs de *Parkia madagascariensis*, avec un taux de visites de 27,8 % indiqué par la présence de son pollen sur le pelage (VOLOLONA *et al.*, 2020) et un taux de consommation de 37,8 % dans les fèces. *P. madagascariensis* est classée « vulnérable » et est distribuée dans la forêt sempervirente sub-humide de la région de Sambirano, ainsi que dans la forêt sèche du Nord de Madagascar (Madagascar Catalogue, 2020). La seconde espèce endémique, *Senna ankaranensis*, est l'espèce dont les pollens sont consommés à plus de 16 % par *R. madagascariensis* à Ankarana pendant la période de pluies. Il s'agit d'une espèce « quasi menacée », distribuée seulement dans deux à cinq localités de la région Nord de Madagascar. La reproduction au sein de la population de *P. madagascariensis* et de *S. ankaranensis* est ainsi assurée du moins en partie grâce à la pollinisation par *R. madagascariensis*.

En conclusion, dans la forêt dense sèche d'Ankarana, *R. madagascariensis* se nourrit de fleurs et de fruits des espèces forestières dégradées et de reboisement. Il s'agit d'une espèce de Pteropodidae apparemment généraliste qui adopte un régime alimentaire mixte en se nourrissant à la fois les plantes autochtones et introduites. Elle a une préférence spécifique pour les fruits d'une espèce introduite, *Solanum mauritianum* et les fleurs d'une espèce endémique, *P. madagascariensis*. Durant la saison des pluies, *R. madagascariensis* consomme essentiellement les fruits de *Solanum* et les fleurs de *Parkia*, tandis qu'au cours de la saison sèche, les fruits de *Ficus* et les fleurs de *Senna* sont les plus prisés. Les fleurs consommées par cette chauve-souris sont de couleur blanche ou jaune, portées par des rameaux axillaires, à nombreuses étamines et présentent des nectars. Les fruits sont de couleur rouge ou jaune, à nombreuses et petites graines.

Ces caractères morphologiques mettent en évidence une possibilité d'adaptation et de coévolution entre la chauve-souris et les plantes visitées et témoignent une adaptation à la pollinisation cheiroptérophile et la dispersion cheiroptérochore.

**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., RAMILJAONA, O. & ANDRIAFIDISON, D. (2007).- *Rousettus madagascariensis* Grandidier, 1929 feeding on *Dimnocarpus longan* in Madagascar. *African Bat Conservation News*, **1**, 3-4.
- ANDRIANAIVOARIVELO, R.A., RAMILJAONA, O., RACEY, P.A., RAZAFINDRAKOTO, N. & JENKINS, R.K.B. (2011).- Feeding ecology, habitat use and reproduction of *Rousettus mada-*

### Régime alimentaire de *Rousettus madagascariensis* d'Ankarana

- gascariensis* Grandidier, 1928 (Chiroptera: Pteropodidae) in eastern Madagascar. *Mammalia*, **75** (1), 69-78.
- ANDRIANAIVOARIVELO, R.A., PETIT, E.J., RAZAFINDRAKOTO, N. & RACEY, P.A. (2012).- Alimentation et dispersion de graines chez *Rousettus madagascariensis* G. Grandidier 1928, dans le Nord-Ouest de Madagascar. *Rev. Écol (Terre Vie)*, **67**, 179-191.
- ANTHONY, E.L. (1988).- Age determination in bats, pp. 47-58 in Anthony, E.L & Kunz, T.H. (eds.). *Ecological and behavioral method for the study of bats*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- 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.
- BONNEFILLE, R. & RIOLLET, G. (1980).- *Pollens des savanes d'Afrique orientale*. CNRS, Paris.
- CARDIFF, S. G. & BEFOUROUACK, J. (2003).- The Réserve Spéciale de l'Ankarana, pp. 1501-1507 in Goodman, S. M. & Benstead, J. P. (eds.). *The natural history of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. (1991).- Feeding strategy and activity budget of the frugivorous bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in French Guiana. *J. Trop. Ecol.*, **7**, 243-256.
- COURTS, S.E. (1998).- Dietary strategies of Old World fruit bats (Megachiroptera, Pteropodidae): How do they obtain sufficient protein? *Mammal Review*, **28**, 185-194.
- DOBSON, H. (1991).- Pollen and flower fragrances in pollination. *Acta Horticulturace*, **288**, 313-320.
- ERDTMAN, G. (1952).- *Pollen morphology and plant taxonomy-Angiosperms*. Almqvist & 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** (1), 375-403.
- FUJITA, M.S. & TUTTLE, M.D. (1991).- Flying foxes (Chiroptera: Pteropodidae): Threatened animals of key ecological and economic importance. *Conser. Biol.*, **5** (4), 455-463.
- GOODMAN, S.M. (2011).- *Les chauves-souris de Madagascar*. Association Vahatra, Antananarivo, Madagascar.
- GOODMAN, S.M., RAHERILALAO, M.J. & WOHLHAUSER, S. (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, Madagascar.
- HEITHAUS, E.R. (1982).- Coevolution between bats and plants, pp. 327-367 in Kunz, T.H. (ed.). *Ecology of bats*. Plenum Press, New York.
- 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.
- HUTCHEON, J.M. (2003).- Frugivory by Malagasy bats, pp. 1205-1207 in Goodman, S.M. & Benstead, J.P. (eds.). *The natural history of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago.
- 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. Conser.*, **88**, 301-306.
- KUNZ, T.H. & DIAZ, C.A. (1995).- Florivory in fruit-eating, with new evidence from *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biotropica*, **27**, 106-121.
- LAW, B.S. (1992).- Physiological factors affecting pollen use by Queensland bats (*Syconycteris australis*). *Funct. Ecol.*, **6**, 257-264.

**Bulletin de la Société zoologique de France 145 (4)**

- 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.
- MADAGASCAR CATALOGUE. (2020).- Catalogue of the vascular plants of Madagascar. Missouri Botanical Garden, St. Louis and Antananarivo. Accessible à <http://www.efloras.org/Madagascar>.
- MATTSON, W.J. (1980).- Herbivory in relation to nitrogen content. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **11**, 119-161.
- MCANEY, C.M., SHIEL, C.B., SULLIVAN, C.M. & FAIRLEY, J.S. (1991).- *The analysis of bat droppings*. Mammal Society, London.
- MORRISON, D.W. (1980).- Foraging ecology and energetics of frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology*, **59**, 716-723.
- MUELLER, B., GOODMAN, S.M. & PEICHL, L. (2007).- Cone photoreceptor diversity in the retinas of fruit bats (Megachiroptera). *Brain Behav. Evol.*, **70**, 90-104
- PICOT, M.M., JENKINS, R.K.B., RAMILJAONA, O.R., RACEY, P.A & CARRIÈRE, S.M. (2007).- The feeding ecology of *Eidolon dupreanum* (Pteropodidae) in eastern Madagascar. *Afr. J. Ecol.*, **45**, 645-650.
- PIECHOWSKI, D. (2007).- *Reproductive ecology, seedling performance, and population structure of Parkia pendula in an Atlantic fragment in northeastern Brazil*. Doctoral degree, Institute of Systematic Botany and Ecology, University of Ulm, Ulm.
- RACEY, P.A., GOODMAN, S.M. & JENKINS, R.K.B. (2009).- The ecology and conservation of Malagasy bats, pp. 369-404 in Fleming, T.H. & Racey P.A. (eds.). *Island bats. Ecology, evolution and conservation*. The University of Chicago Press, Chicago.
- 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), 225-264.
- RAINEY, W.E., PIERSON, E.D., ELMQVIST T. & COX, P.A. (1995).- The role of flying foxes (Pteropodidae) in oceanic island ecosystems of the Pacific, pp. 47-62 in Racey P.A. & Swift S.M. (eds.). *Ecology, evolution and behaviour of bats*. Symposium of the Zoological Society of London, London.
- RAJERARISON, C. (1984).- *Influences des formations végétales malgaches et des principaux facteurs climatiques dans la composition des flux polliniques atmosphériques de la région d'Antananarivo (Madagascar), au cours de 3 cycles annuels (1979, 1980 et 1981)*. Doctorat d'état, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- RAMAMONJISOA, R. Z. (1992).- *Analyses polliniques et comportement d'Apis mellifera var. unicolor dans la végétation de différents sites des hauts plateaux malgaches*. Mémoire École pratique des hautes études, Paris.
- RAMAVOVOLOLONA, P. (1986).- *Recherche sur les émissions polliniques atmosphériques des formations végétales de la région de Majunga. Morphologie des principaux types polliniques. Mise en évidence des caractéristiques régionales des spectres polliniques de Majunga et de Tananarive*. Thèse de Doctorat 3<sup>e</sup> cycle, Université d'Antananarivo, Madagascar.
- RASOLOARIJAO, T.M., RAMAVOVOLOLONA, P., RAMAMONJISOA, L., CLÉMENCET, 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*, DOI: 10.1080/01916122.2018.1443980.
- 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. Écol. (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



### Régime alimentaire de *Rousettus madagascariensis* d'Ankarana

- d'Antananarivo, Madagascar. RICHARDS, G. C. (1990).- The spectacled flying-fox, *Pteropus conspicillatus* (Chiroptera: Pteropodidae), in North Queensland. 2. Diet, seed dispersal and feeding ecology. *Aust. Mammal.*, **13**, 25-31.
- SHANAHAN, M., SO, S., COMPTON, S. & CORLETT, R. (2001).- Fig-eating by vertebrate frugivores: A global review. *Biol. Rev.*, **76**, 529-572.
- SINGAVERLAN, N. & MARIMUTHU, G. (2004).- Nectar feeding and pollen carrying from *Ceiba pentandra* by pteropodid bats. *J. Mammal.*, **85** (1), 1-7.
- 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.
- SUTHERS, R.A. (1970).- Vision, olfaction, taste, pp. 265-309 in Wimsatt W.A. (ed.). *Biology of bats*. Academic Press, New York.
- THOMAS, D.W. (1988).- Analysis of diets 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.
- UTZURRUM, R. & HEIDMAN, P.D. (1991).- Differential ingestion of viable vs nonviable *Ficus* seeds by fruit bats. *Biotropica*, **23**, 311-312.
- UTZURRUM, R. (1995).- Feeding ecology of Philippine fruit bats: Patterns of resource use and seed dispersal. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, **67**, 63-77.
- VOLOLONA, J. & GOODMAN, S.M. (2019).- Morphométrie des fruits et des graines de *Ficus* (Moraceae) de la forêt sèche de la Réserve Spéciale d'Ankarana, Madagascar. *Malagasy Nature*, **13**, 52-59.
- VOLOLONA, J., RAMAVOVOLOLONA, P., NOROALINTSEHENO LALARIVONIAINA, O.S. & GOODMAN, S.M. (2020).- Fleurs visitées par *Rousettus madagascariensis* G. Grandidier, 1928 (Chiroptera : Pteropodidae) dans la Réserve Spéciale d'Ankarana, Madagascar. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **145** (1), 49-67.
- WASER, N.M. (2006).- Specialization and generalization in plant-pollinator interactions: an historical perspective, pp. 3-17 in Waser, N.M. & Ollerton, J. (eds.). *Plant-pollinator interactions: From specialization to generalization*. The University of Chicago Press, Chicago.
- WENDELN, M.C., RUNKLE, J.R. & KALKO, E.K.V. (2000).- Nutritional values of 14 fig species and bat feeding preferences in Panamá. *Biotropica*, **32**, 489-501.

(reçu le 29/04/2020 ; accepté le 13/09/2020)

mis en ligne le 15/01/2021