

# Baobabs de Madagascar : un anachronisme de la dispersion ?

Seheno ANDRIANTSARALAZA<sup>1,2</sup>  
Miguel PEDRONO<sup>3</sup>  
Jacques TASSIN<sup>2</sup>  
Roger EDMOND<sup>1</sup>  
Pascal DANTHU<sup>2,4</sup>

<sup>1</sup> Université d'Antananarivo  
Département de biologie  
et écologie végétales  
Antananarivo 101  
Madagascar

<sup>2</sup> Cirad  
Upr B&sef  
Biens et services des écosystèmes  
forestiers tropicaux :  
l'enjeu du changement global  
Campus international de Baillarguet  
34398 Montpellier Cedex 05  
France

<sup>3</sup> Cirad  
Upr Agir  
BP 8  
Antananarivo  
Madagascar

<sup>4</sup> Cirad  
Direction régionale  
Ampandrianomby  
BP 853  
Antananarivo  
Madagascar



**Photo 1.**

Le baobab produit généralement peu de fruits, mais de grande taille. La pulpe qui entoure les graines présente des qualités nutritives élevées. Sur ce cliché représentant *A. rubrostipa*, le faible effectif de fruits peut s'expliquer par la prédation de fruits non mûres par le propitèque (*Propithecus verreauxi*).  
Photo J. Tassin.

## RÉSUMÉ

### BAOBABS DE MADAGASCAR : UN ANACHRONISME DE LA DISPERSION ?

La dispersion des semences de baobabs malgaches, *Adansonia* spp., semble ne jamais avoir été étudiée de manière formelle, à ce jour. Elle relève d'hypothèses que cette synthèse bibliographique a pour objet de réunir. Si l'homme semble jouer un rôle important dans la dispersion d'*Adansonia digitata* en Afrique, une telle hypothèse reste rarement évoquée à l'égard des espèces malgaches. Divers auteurs privilégient l'hypothèse d'une dispersion anachronique, liée à la disparition de la mégafaune malgache ; mais d'autres évoquent le rôle possible de vertébrés introduits. L'intervention de l'oiseau-éléphant, *Aepyornis* spp., des tortues géantes, *Aldabrachelys* spp., et des grands lémuriers disparus, *Archaeolemur* spp., ou actuels est plus particulièrement évoquée, en vis-à-vis du rôle possible d'animaux introduits, zébus, *Bos indicus*, potamo-chères, *Potamochoerus larvatus*. Des expérimentations conduites *ex situ* sur des animaux indigènes ou introduits, dont certains se rapprochent par leur morphologie ou leur phylogénèse de vertébrés éteints, pourraient éclaircir cette énigme de la dispersion chez les baobabs de Madagascar.

**Mots-clés :** *Adansonia*, *Aepyornis*, *Aldabrachelys*, *Archaeolemur*, baobab, anachronisme, dispersion, semence, frugivorie, Madagascar.

## ABSTRACT

### MADAGASCAR'S BAOBABS: TESTING THE ANACHRONISTIC SEED DISPERSION HYPOTHESIS

Seed dispersion from Madagascar's baobabs, *Adansonia* spp., never seems to have been formally studied to date. Assumptions exist, which we have set out in this summary of the bibliography. While humans seem to have an important role in *Adansonia digitata* seed dispersion in Africa, this assumption is rarely mentioned for the Malagasy species. Several authors have put forward a hypothesis of anachronistic seed dispersion since Madagascar's megafauna became extinct; others suggest that introduced vertebrates may be involved. The possible role of elephant-birds, *Aepyornis* spp., giant tortoises, *Aldabrachelys* spp., and giant lemurs, extinct or not, is mentioned in particular, as against that of introduced animals such as the zebu, *Bos indicus*, or bush pigs, *Potamochoerus larvatus*. *Ex situ* experiments with indigenous or introduced species, some of which have a morphology or phylogenesis similar to that of extinct vertebrates, could shed light on the puzzle of baobab seed dispersion in Madagascar.

**Keywords:** *Adansonia*, *Aepyornis*, *Aldabrachelys*, *Archaeolemur*, baobab, anachronism, dispersion, seed, frugivory, Madagascar.

## RESUMEN

### BAOBABS DE MADAGASCAR: ¿UN ANACRONISMO DE LA DISPERSIÓN?

A día de hoy, la dispersión de semillas de baobabs malgaches, *Adansonia* spp., no parece que se haya estudiado nunca de manera formal. Esta síntesis bibliográfica intenta reunir todas las hipótesis elaboradas. Si el hombre parece desempeñar un papel importante en la dispersión de *Adansonia digitata* en África, esta hipótesis es raramente considerada para las especies malgaches. Algunos autores favorecen la hipótesis de una dispersión anacrónica, ligada a la desaparición de la megafauna malgache; pero otros autores aluden al posible papel desempeñado por vertebrados introducidos. Se apunta, más concretamente, a la intervención del ave elefante, *Aepyornis* spp., de las tortugas gigantes, *Aldabrachelys* spp., y de los grandes lemúridos desaparecidos, *Archaeolemur* spp., o actuales, frente al posible papel de los animales introducidos: cebúes, *Bos indicus* y potamoqueros, *Potamochoerus larvatus*. La realización de experimentos *ex situ* con animales indígenas o introducidos, algunos de los cuales están próximos por su morfología o su filogenesis de vertebrados extinguidos, podría aclarar este enigma de la dispersión de los baobabs de Madagascar.

**Palabras clave:** *Adansonia*, *Aepyornis*, *Aldabrachelys*, *Archaeolemur*, baobab, anacronismo, dispersión, semilla, frugivoría, Madagascar.

## Introduction

L'intérêt biologique de la dispersion des semences est d'affranchir les juvéniles de la proximité des parents et des dangers qu'ils représentent (compétition pour l'accès aux ressources, attraction de prédateurs) (CONNELL, 1971). En forêt tropicale, cette dispersion est généralement assurée par les animaux vertébrés (WILSON, TRAVESET, 2000). Ces derniers sont attirés par la valeur alimentaire du mésocarpe des fruits. Ils ingèrent ainsi tout ou une partie des graines qu'ils dispersent ensuite, à la mesure des déplacements effectués pendant le transit digestif (STYLES, 2000), et qu'ils préservent parfois des pathogènes et prédateurs présents autour des graines, sous l'effet des sucs digestifs (JEROZOLIMSKI *et al.*, 2009) (photo 1). Le cortège de disperseurs potentiels est défini par la taille des fruits ou par celle des graines lorsque ces dernières sont prélevées individuellement ; celle-ci doit être inférieure à celle de l'œsophage du plus petit de ses disperseurs. Les plantes à gros fruits charnus sont dispersées sur de longues distances, du fait d'une bonne corrélation générale entre la taille et la mobilité des vertébrés.

Aussi une vague d'extinction faunistique induite par un changement environnemental majeur peut-elle priver les plantes à grosses diaspores de leur potentiel de dispersion. Les traits biologiques caractéristiques de certains gros fruits peuvent dès lors s'interpréter comme la marque d'un anachronisme de la dispersion, les interactions passées entre ces plantes et leurs disperseurs n'étant plus assurées actuellement (JANZEN, MARTIN, 1982).

Parmi les espèces les plus longévives de la planète figurent les baobabs (PATRUT *et al.*, 2007). À Madagascar, l'exceptionnelle longévité des baobabs permettrait le maintien de peuplements constitués d'individus pluricentennaires, ou même millénaires, dont la dispersion n'est cependant plus assurée. Les espèces *Adansonia perrieri*, *A. suarezensis* et *A. grandidieri*, en danger d'extinction (LUCN, 2010), seraient dès lors en sursis. Pour autant, les processus de dispersion de leurs graines n'ont, à notre connaissance, fait l'objet d'aucune étude détaillée.

Les fruits des baobabs sont de grandes baies indéhiscents, sphériques à oblongues selon les espèces, contenant de multiples graines enfouies dans une pulpe farineuse blanche, mais aussi présentant un épicarpe (encore appelé coque) très lignifié, de texture plus ou moins résistante selon les

espèces (BAUM, 2003 ; SCHATZ, 2001). L'examen des fruits de baobabs montre que ceux-ci sont capables de flotter sur l'eau. Aussi, outre la zoochorie, la dispersion hydrochore constitue une hypothèse également évoquée dans la littérature. Des fruits entiers de certaines espèces (*A. za* et *A. madagascariensis*) contenant des graines viables ont été recueillis respectivement au large de la côte nord et sur les rives de la rivière de Kirindy, à l'Ouest de l'île (Du Puy, 1996a). La distribution des espèces *A. grandidieri* et *A. madagascariensis* est elle-même fortement conditionnée par les disponibilités en eau (BAUM, 1995). Pour autant, selon BAUM (1995), la dispersion par flottaison des fruits d'*A. grandidieri* et *A. suarezensis* apparaît peu compatible avec la fragilité de l'épicarpe du fruit.

L'hypothèse dominante demeure l'anachronisme de la dispersion (ADAM, 1962 ; DONE, 1987 ; Du Puy, 1996b) lié à la disparition de grands vertébrés il y a 1 500 à 2 000 ans (BURNEY *et al.*, 2004) (photo 2), mais la possibilité d'un relais assuré par des animaux introduits par l'homme paraît tout aussi recevable (WICKENS, LOWE, 2008) (photo 3). Dans quelle mesure cet anachronisme de la dispersion et le rôle récent des disperseurs introduits se manifestent-ils conjointement chez les baobabs malgaches ? Telle est la question centrale de cet article.



**Photo 2.**

Peuplement de *Adansonia grandidieri* sur le site de la fameuse allée des baobabs à Morondava : quel vertébré a-t-il concouru à assurer sa présence ?

Photo J. Tassin.

## Faune indigène pressentie

### Oiseaux-éléphants : *Aepyornis* spp.

La famille des Aepyornithideae, propre à Madagascar, comprend au moins quatre espèces aujourd'hui toutes éteintes (*Aepyornis gracilis*, *A. hildebrandti*, *A. maximus*, *A. medius*) qui pourraient avoir notamment assuré la dispersion de palmiers (DRANSFIELD, BEENTJE, 1995). Ces oiseaux, qui figurent parmi les plus massifs ayant jamais existé, auraient disparu autour de l'an 1000, peut-être plus tard, au milieu du XVII<sup>e</sup> siècle si l'on se réfère au témoignage d'Étienne de Flacourt (DE FLACOURT, 1995) et possiblement sous l'effet de l'aridification du climat dans le Sud-Ouest malgache, il y a 2 000 ou 3 000 ans. Selon MAHÉ et SOURDAT (1972), le changement du climat a entraîné un dessèchement progressif et l'établissement d'un régime subdésertique dans l'extrême Sud, avec pour conséquence directe l'extinction de nombreux grands vertébrés malgaches. Des débris d'œufs et des ossements d'*A. maximus* ont été trouvés dans des sites archéologiques du Sud-Ouest de Madagascar (MAHÉ, SOURDAT, 1972 ; RAKOTOZAFY, GOODMAN, 2005).

*A. maximus*, la plus grande de ces espèces, disposait d'un bec puissant lui permettant vraisemblablement de briser les cabosses de baobabs, malgré des réserves émises à ce sujet (MAHÉ, 1972 ; FEDUCCIA, 1996). Cet oiseau, dont la taille dépassait 3 mètres (m) de haut et le poids atteignait 450 kilogrammes (kg), avait une aire de répartition qui recouvre au moins partiellement celle de plusieurs espèces de baobabs. Celle-ci s'étendait des forêts sèches décidues occidentales aux fourrés arides et épineux du Sud-Ouest (CLARKE *et al.*, 2006 ; YODER, NOWAK, 2006).

### Tortues géantes : *Aldabrachelys* spp.

Les tortues géantes de la famille des Testudinidae regroupent deux genres, *Cylindropsis* et *Aldabrachelys* (anciennement appelé *Geochelone*) (ARNOLD, 1979). L'intervention de ces grands reptiles dans la dispersion reste peu explorée. Des études récentes effectuées dans les forêts amazoniennes ont néanmoins démontré le rôle potentiel des tortues dans la dispersion des graines dont la distance peut atteindre plus de 250 m (JEROZOLIMSKI *et al.*, 2009). En outre, aux Seychelles, des graines viables de 28 espèces végétales ont été retrouvées dans les fèces d'*Aldabrachelys gigantea* (HNATIUK, 1978).

À Madagascar, deux espèces du genre *Aldabrachelys* ont été recensées : *A. grandidieri* et *A. abrupta* (ARNOLD, 1979). *A. grandidieri*, disparue vers le début du XX<sup>e</sup> siècle (RAKOTOZAFY, GOODMAN, 2005), était répartie du Nord au Sud-Ouest de Madagascar. Sa distribution recouvre donc au moins en partie celle des baobabs.

### Grands lémuriens disparus : *Archaeolemur* spp.

Les deux espèces subfossiles du genre *Archaeolemur* (*A. edwardsi* et *A. majori*) sont également pressenties pour avoir figuré parmi les disperseurs des baobabs malgaches (BAUM, 1995). Ce genre, éteint entre les XI<sup>e</sup> et XIII<sup>e</sup> siècles, constitue l'un des derniers survivants des lémuriens subfossiles malgaches (MITTERMEIER *et al.*, 1994 ; BURNEY *et al.*, 2004).



**Photo 3.**

Le rôle des lémuriens actuels ou disparus dans la dispersion des baobabs malgaches reste énigmatique (cliché : *Propithecus verreauxi*).  
Photo J. Tassin.

Des ossements d'*Archaeolemur* sp. ont été trouvés dans des dépôts holocènes dispersés sur l'ensemble de l'île (JUNGERS *et al.*, 2005), et en particulier au Sud-Ouest (JERNVALL *et al.*, 2003). Sa taille, ses caractéristiques postcrâniennes et ses adaptations locomotrices présentaient des similitudes avec celles des babouins (*Papio papio*) (JUNGERS *et al.*, 2005), considérés eux-mêmes comme les disperseurs d'*Adansonia digitata* en Afrique (LIEBERMAN *et al.*, 1979). Les espèces du genre *Archaeolemur* avaient une adaptation maxillaire leur permettant de mastiquer des fruits que ne pouvaient consommer les autres espèces de lémuriens. En outre, la dentition du genre *Archaeolemur* suggère qu'ils se nourrissaient d'aliments nécessitant des incisives élargies, tels les fruits à épicarpe coriace des baobabs (JERNVALL *et al.*, 2003).

### Lémuriens actuels

Les primates frugivores figurent parmi les principaux groupes de vertébrés disperseurs des plantes tropicales (NORCONK, CONKLIN-BRITAIN, 2004 ; RATIARISON, FORGET, 2005 ; RUSSO *et al.*, 2005). Les forêts tropicales sèches de l'Ouest de Madagascar présentent elles-mêmes l'une des plus fortes densités de primates au monde (GANZHORN, KAPPELER, 1996). Les lémuriens y assurent dès lors un rôle prépondérant dans la dispersion des graines des angiospermes (GANZHORN *et al.*, 1999 ; DAUSMANN *et al.*, 2008).



**Photo 4.**  
Fruit de baobab sur le sol (forêt de Kirindy) montrant l'intervention d'un animal qui en a ouvert l'épicarpe : un rat endémique de cette zone (*Hypogeomys antimena*) en serait-il l'auteur ?  
Photo J. Tassin.

### Autres consommateurs

Les perroquets (*Coracopsis nigra*) consomment les fruits et les graines d'*A. rubrostipa* (LANGRAND, 1990). Les termites, mais aussi les insectes, notamment au sein de la famille des Pyrrhocoridae (ex. : *Dysdercus flavidus*), se nourrissent vraisemblablement de la pulpe sèche des fruits matures tombés au sol d'*A. za* et *A. rubrostipa* dans les forêts de Kirindy (Du Puy, 1996a). Le rat géant endémique de la région de Kirindy (*Hypogeomys antimena*) est le principal prédateur connu des fruits d'*A. rubrostipa* (Du Puy, 1996a). Sa distribution limitée dans les forêts décidues de Kirindy couvre celle d'*A. rubrostipa* (Cook *et al.*, 1991). Ce rat est attiré par la pulpe et les graines de cette dernière espèce. Ses dents tranchantes et étroites lui permettent probablement de briser l'épicarpe des fruits de baobabs (photo 4) (Du Puy, 1996a). Son rôle éventuel comme disperseur secondaire reste à ce jour non précisé.

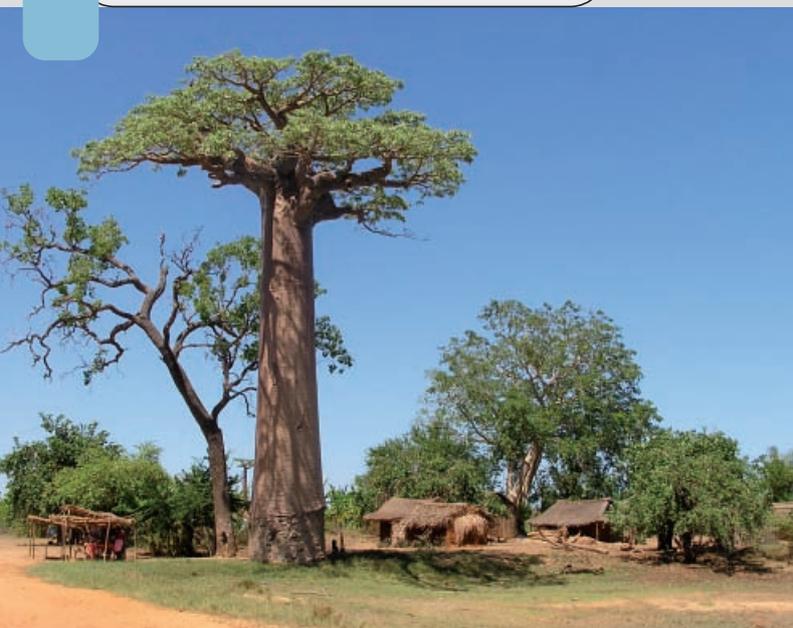
Pour WICKENS et LOWE (2008), le rôle effectif de certains lémurien (*Phaner furcifer*, *Eulemur coronatus*, *Propithecus verreauxi*) dans la dispersion des baobabs reste douteux. Des graines intactes de différentes espèces forestières ont certes été trouvées dans des échantillons fécaux du lémurien brun (*Eulemur fulvus*), mais aucune ne se rattache au genre *Adansonia*. Ce lémurien apparaissant *a priori* incapable de casser les épicarpes des fruits (WICKENS, LOWE, 2008). Le rôle des lémurien dans la prédation des graines et des fruits est en revanche assez bien renseigné. Le lémurien à fourche de la Montagne d'Ambre (*Phaner furcifer electomontis*), à l'extrême Nord de l'île, se nourrit de fruits d'*A. suarezensis* (BAUM, 1995 ; Du Puy, 1996b). Le lémurien couronné (*Eulemur coronatus*), dont la distribution est limitée au Nord de l'île, consomme les graines d'*A. suarezensis* (WICKENS, LOWE, 2008). Le lémurien à queue rousse (*Lepilemur ruficaudatus*), rencontré dans les forêts sèches de l'Ouest (MITTERMEIER *et al.*, 2006), consomme des fruits immatures d'*A. rubrostipa* (GANZHORN, KAPPELER, 1996). Le lémurien brun (*Eulemur fulvus*), rencontré à l'Ouest, au Nord de la rivière Betsiboka (MITTERMEIER *et al.*, 2006), se nourrit quant à lui de fruits immatures d'*A. rubrostipa* et de fruits matures d'*A. za* (GANZHORN, KAPPELER, 1996). Enfin, *Propithecus verreauxi*, (photo 3), qui fréquente les régions forestières de la rivière Tsiribihina à l'Ouest et aux environs de Tolagnaro dans le Sud-Est, se nourrit de fruits immatures de nombreuses espèces forestières, y compris ceux d'*A. rubrostipa* (Du Puy, 1996a) et *A. za* (GANZHORN, KAPPELER, 1996).

## Disperseurs introduits potentiels

### Rôle possible de l'homme

La structuration spatiale des individus au sein d'un peuplement, et notamment son niveau d'agrégation, rend compte du type de dispersion en jeu (HOWE, MIRITI, 2004). En Afrique, des études récentes ont montré que les jeunes individus de baobabs étaient spatialement agrégés dans les villages et les champs (VENTER, WITKOWSKI, 2010). Au Sud-Ouest du Mali, le recrutement de jeunes individus d'*A. digitata* est plus élevé dans les villages et les champs que sur les falaises, suggérant un rôle direct de l'homme dans la dispersion de cet arbre (DUVALL, 2007). Au Sud-Est du même pays, les juvéniles de baobabs sont plus abondants dans les villages, les champs et les jachères (DHILLION, GUSTAD, 2004).

En Afrique, la population locale consomme la pulpe sucrée entourant les graines et disperse ces dernières aux alentours des villages (BAUM, 1995 ; DHILLION, GUSTAD, 2004) (photo 5). Une replantation directe à partir de sauvageons constitue en outre une pratique commune (SIDIBE, WILLIAMS, 2002). Par ailleurs, l'utilisation médicamenteuse ou alimentaire de la pulpe conduit à bouillir les graines, levant ainsi leur dormance tégumentaire des graines (DIOP *et al.*, 2005 ; RAZANAMEHARIZAKA *et al.*, 2006).

**Photo 5.**

La présence de baobabs autour de villages malgaches doit-elle s'interpréter comme une intervention des hommes dans la dispersion de ces arbres ?  
Photo J. Tassin.

**Photo 6.**

La consommation alimentaire de fruits de baobabs (ici vendus sur un marché villageois dans la région de Morondava) par les populations locales pourrait concourir à assurer leur dispersion.  
Photo J. Tassin.

À Madagascar, où la situation n'est certes pas tout à fait similaire puisque le baobab y est un arbre forestier alors qu'il peuple les savanes en Afrique, une telle pratique de l'homme n'a pas été décrite, mais ne semble pas devoir être écartée. Les fruits d'*A. grandidieri* sont les plus appréciés des populations locales (photo 6). Leur pulpe a un goût sucré et acidulé tandis que celle des autres espèces présente une saveur franchement acide et insipide (BAUM, 1995 ; DU PUY, 1996a). De plus, les fruits matures d'*A. grandidieri* se brisent facilement en raison de la fragilité de leur épicarpe (REY, 1912). La pulpe, riche en acide ascorbique ou vitamine C (CARR, 1955), est consommée crue, trempée dans de l'eau ou cuite (DU PUY, 1996a). Dans la région de Morondava, les graines sont récupérées et utilisées pour en extraire une huile alimentaire (REY, 1912).

### Vertébrés introduits

Les animaux d'élevage revêtent un rôle majeur dans la dispersion des graines au sein des espaces anthropisés (BRUUN, FRITZBOGER, 2002). Dans l'Ouest malgache, l'élevage extensif occupe une place prépondérante. À Morondava, dans le village de Tandila, la régénération des individus d'*A. rubrostipa* apparaît singulièrement élevée (RAZANAMEHARIZAKA, 2009), contrairement aux observations communément réalisées au sein des milieux anthropisés (BAUM, 1996). On peut émettre l'hypothèse que les zébus, qui consomment les fruits des baobabs, assurent la dispersion des graines (RAZANAMEHARIZAKA, communication personnelle) (photo 7).

Le potamochère (*Potamochoerus larvatus*) est considéré comme une espèce introduite à Madagascar depuis à peu près 2 000 ans (GAR BUTT, 1999 ; VERCAMENN *et al.*, 1993). Il se nourrit principalement de fruits, baies, racines et tubercules (PERRIER DE LA BÂTHIE, 1924) (photo 8). Des observations ont montré qu'il consomme les fruits d'*A. grandidieri* (WICKENS, LOWE, 2008). Le rôle éventuel des potamochères dans la dispersion des graines de baobabs est longtemps resté incertain (PERRIER DE LA BÂTHIE, 1924 ; DU PUY, 1996a ; GOODMAN *et al.*, 2003). Cependant, des graines d'*Adansonia za* ont été trouvées récemment dans les fèces de potamochères récoltées au Sud-Ouest de la région d'Ivohibe (RAKOTOBÉ, communication personnelle).

### Conclusion

Il est frappant d'observer combien les éléments de littérature relatifs à la dispersion des baobabs malgaches restent spéculatifs dans leur grande majorité. Des expérimentations simples demeurent à conduire pour tester le rôle possible des vertébrés indigènes ou exotiques dans la dispersion des graines de baobabs malgaches. Ces expérimentations sont à réaliser sur des animaux maintenus en captivité se rapprochant par leur morphologie d'espèces disparues (autruches et tortues géantes), mais aussi sur des vertébrés introduits (zébus, chèvres, potamochères). Des essais en milieux contrôlés peuvent également être envisagés pour l'étude de la prédation des plantules de baobabs. Enfin, des observations de terrain validant l'intervention de disperseurs animaux restent à entreprendre.



**Photo 7.**  
Les zébus assurent-ils aujourd'hui une partie de la dispersion des baobabs malgaches ?  
Photo J. Tassin.

Clarifier les processus de dispersion des baobabs et identifier les disperseurs vertébrés en jeu constitue en effet un préalable indispensable à tout plan de conservation de ces arbres singuliers dont l'intérêt biologique et patrimonial se révèle exceptionnel.

#### Remerciements

Cette étude est réalisée dans le cadre du projet « BaMaCo ». Les auteurs remercient Ferran JORI et Miarantsoa RAKOTOMBE pour les informations qu'ils leur ont fournies. Le manuscrit a bénéficié de commentaires très détaillés fournis par plusieurs relecteurs anonymes.



**Photo 8.**  
Le potamochère (*Potamochoerus larvatus*), introduit et naturalisé à Madagascar, est l'un des disperseurs actuels pressentis pour plusieurs espèces de baobabs.  
Photo J. Tassin.

## Références bibliographiques

- ADAM J. G., 1962. Le baobab (*Adansonia digitata*). Notes Africaines, 94 : 33-44.
- ARNOLD E. N., 1979. Indian ocean giant tortoises: their systematics and island adaptations. Philosophical Transactions of Royal Society London, Biological, 286: 127-145.
- BAUM D. A., 1995. A systematic revision of *Adansonia* (Bombacaceae). Annals of the Missouri Botanical Garden, 82: 440-470.
- BAUM D. A., 1996. The ecology and conservation of the baobabs of Madagascar. In: Ganzhorn J. U., Sorg J. P. (eds). Ecology and economy of a tropical dry forest in Madagascar. Primate Report, special issue, 46-1: 311-327.
- BAUM D. A., 2003. Bombacaceae, *Adansonia*, Baobab, Bozy, Fony, Renala, Ringy, Za. In: Goodman S. M., Benstead J. P. (eds). The natural history of Madagascar. Chicago, États-Unis, The University of Chicago Press, p. 339-342.
- BRUUN H. H., FRITZBOGER B., 2002. The past impact of livestock husbandry on dispersal of plant seeds in the landscape of Denmark. Ambio, 31: 425-432.
- BURNEY D., 1993. Late holocene environmental changes in arid southwestern Madagascar. Quaternary Research, 40: 98-106.
- BURNEY D. A., BURNEY L., GODFREY P., JUNGERS L. R., WILLIAM L., GOODMAN S. M., WRIGHT H. T., TIMOTHY J. A. J., BURNEY L. P., 2004. A chronology for late prehistoric Madagascar. Journal of Human Evolution, 47: 25-63.
- CARR W. R., 1955. Ascorbic acid content of baobab fruit. Nature, 176: 1273-1273.
- CLARKE S. J., MILLER G. H., FOGEL M. L., CHIVAS A. R., MURRAY-WALLACE C. V., 2006. The amino acid and stable isotope biogeochemistry of elephant bird (*Aepyornis*) eggshells from southern Madagascar. Quaternary Science Review, 25: 2343-2356.
- CONNELL J. H., 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine mammals and in rain forest trees. In: Boer P. J., Gradwell G. (eds). Dynamics of populations. Wageningen, Pays-Bas, Pudoc, p. 298-310.
- COOK J. M. R., TREVELYAN S. S., WALLS M. H., RAKOTONDRA-PARANY F., 1991. The ecology of *Hypogeomys antimena*, an endemic Madagascar rodent. Journal of Zoology, 224: 191-200.
- DAUSMANN K., GLOS J., LINSENMAYER K., GANZHORN J., 2008. Improved recruitment of a lemur-dispersed tree in Malagasy dry forests after the demise of vertebrates in forest fragments. *Ecologia*, 157 (2): 307-316.
- DAWKINS R., 2004. The ancestor's tale: A pilgrimage to the dawn of life. London, Royaume-Uni, Orion Publishing Group, 520 p.
- DE FLACOURT E., 1995. Histoire de la grande île de Madagascar. Paris, France, Karthala, 655 p.
- DHILLON S. S., GUSTAD G., 2004. Local management practices influence the viability of the baobab (*Adansonia digitata* L.) in different land use types, Cinzana, Mali. Agriculture, Ecosystems & Environment, 101 (1): 85-103.
- DIOP A. G., SAKHO M., DORNIER M., CISSE M., REYNES M., 2005. Le baobab africain (*Adansonia digitata* L.) : principales caractéristiques et utilisations. Fruits, 61: 55-69.
- DONE C., 1987. Wallaby scats solve mystery. Conservation and Land Management News, 3 (23): 1-15.
- DRANSFIELD J., BEENTJE H., 1995. The palms of Madagascar. Royal Botanical Garden, Kew and The International Palm Society. Kew, Royaume-Uni, Hsmo Norwich print services, 175 p.
- DU PUY B., 1996a. Faunal interactions with the genus *Adansonia* in the Kirindy Forest. In: Ganzhorn J. U., Sorg J. P. (eds). Ecology and economy of a tropical dry forest in Madagascar. Primate Report, special issue, 46-1: 329-334.
- DU PUY B., 1996b. The baobabs of Madagascar. Curtis's Botanical Magazine, 13 (2): 86-95.
- DUVALL C., 2007. Human settlement and baobab distribution in south-western Mali. Journal of Biogeography, 34 (11): 1947-1961.
- FEDUCCIA A., 1996. The origin and evolution of birds. New Haven, États-Unis, Yale University Press, 45 p.
- GANZHORN J. U., SORG J. P. (eds.), 1996. Ecology and economy of a tropical dry forest in Madagascar. Primate Report, special issue, 46-1, 382 p.
- GANZHORN J. U., FIETZ J., RAKOTOVAO E., SCHAMB D., ZINNER D., 1999. Lemur and the regeneration of dry deciduous forest in Madagascar. Conservation Biology, 13: 794-804.
- GANZHORN J. U., KAPPELER P. M., 1996. Lemurs of Kirindy forest. In: Ganzhorn J. U., Sorg J. P. (eds). Ecology and economy of a tropical dry forest in Madagascar. Primate Report, special issue, 46-1: 257-274.
- GARBUTT N., 1999. Bushpigs. In: N. Garbutt (ed.). Mammals of Madagascar. Sussex, Royaume-Uni, Pica Press, p. 271-273.
- GOODMAN S. M., GANZHORN J. U., RAKOTONDRAVON D., 2003. Introduction to the mammals. In: Goodman S. M., Benstead J. P. (eds). The natural history of Madagascar. Chicago, États-Unis, The University of Chicago Press, p. 1159-1186.
- HAMBLER C., 1994. Giant tortoise *Geochelone gigantea* translocation to Curieuse Island (Seychelles): success or failure? Biological Conservation, 69: 293-299.
- HAWKINS A. E. A., GOODMAN S. M., 2002. Introduction to the birds. In: Goodman S. M., Benstead J. P. (eds). The natural history of Madagascar. Chicago, États-Unis, The University of Chicago Press, p. 1019-1044.
- HNATIUK S. H., 1978. Plant dispersal by the Aldabran giant tortoise, *Geochelone gigantea* (Schweigger). *Ecologia*, 36 (3): 345-350.
- HOWE H. F., MIRITI M. N., 2004. When seed dispersal matters? BioScience, 54 (7): 651-660.
- IUCN, 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Gland, Suisse, IUCN, 150 p.

- JANZEN D. H., 1983. Dispersal of seeds by vertebrate guts. *In*: Futuyma D. J., Slatkin M. (eds). *Coevolution*. Sunderland, États-Unis, Sinauer Associates, p. 123-126.
- JANZEN D. H., MARTIN P. S., 1982. Neotropical anachronisms: the fruits the gomphotheres ate. *Science*, 215: 19-27.
- JERNVALL J., WRIGHT P. C., RAVOAVY F. L., SIMONS E. L., 2003. Report on findings of subfossils at Ampoza and Ampanihy in Southwestern Madagascar. *Lemurs News*, 8: 21-24.
- JEROZOLIMSKI A., BEATRIZ M., RIBEIRO N., MARTINS M., 2009. Are tortoises important seed dispersers in Amazonian forests? *Ecologia*, 161: 517-528.
- JUNGERS W. L., LEMELIN P., GODFREY L. R., WUNDERLICH R. E., BURNEY D. A., SIMONS E. L., CHATRATH P. S., JAMES H. F., RANDRIA G. F. N., 2005. The hands and feet of *Archaeolemur*: metrical affinities and their functional significance. *Journal of Human Evolution*, 49: 36-55.
- LANGRAND O., 1990. *Guide to the birds of Madagascar*. New Haven, États-Unis, Yale University Press.
- LIEBERMAN D., HALL J. B., SWAINE M. D., LIEBERMAN M., 1979. Seed dispersal by baboons in the Shai Hills, Ghana. *Ecology*, 60 (1): 65-75.
- MACPHEE R. D. E., RAHOLIMAVO E. M., 1988. Modified subfossil aye-aye incisors from southwestern Madagascar: species allocation and paleoecological significance. *Folia Primatologica*, 51: 126-142.
- MAHÉ J., 1972. The Malagasy subfossils. *In*: Battistini R., Richard-Vindard G. (eds). *Biogeography and Ecology of Madagascar*. La Haye, Pays-Bas, Junk, p. 311-338.
- MAHÉ J., SOURDAT M., 1972. Sur l'extinction des vertébrés subfossiles et l'aridification du climat dans le Sud-Ouest de Madagascar. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 14: 295-309.
- MITTERMEIER R. A., TATTERSALL I., KONSTANT W. R., MEYERS D. M., MAST R. B., 1994. *The Extinct Lemurs*. *In*: Lemurs of Madagascar. Washington, États-Unis, Conservation International, 356 p.
- MITTERMEIER R. A., KONSTANT R. W., HAWKINS F., LOUIS E. E., LANGRAND O., RATSIMBAZAFY J., RASOLOARISON R., GANZHORN J. U., RAJAOBELINA S., TATTERSALL I., MEYERS D., 2006. *Lemurs of Madagascar*. Washington, États-Unis, Conservation International, 2<sup>e</sup> éd., 520 p.
- NORCONK M. A., CONKLIN-BRITAIN N. L., 2004. Variation on frugivory: the diet of Venezuelan white-faced sakis. *International Journal of Primatology*, 25 (1): 1-26.
- PATRUT A., REDEN K., LOWY D., ALBERTS A. H., POHLMAN J. W., WITTMANN R., GERLACH D., XU LI., MITCHELL S. C., 2007. Radiocarbon dating of a very large African baobab. *Tree Physiology*, 27: 1569-1574.
- PERRIER DE LA BÂTHIE H., 1924. Sur quelques plantes non cultivées de Madagascar à fruits comestibles ou utiles et sur la possibilité de leur culture. *Revue de Botanique Appliquée et d'Agriculture Coloniale*, 38 : 652-662.
- RAKOTOZAFY L. M. A., GOODMAN S., 2005. Contribution à l'étude zooarchéologique de la région du Sud-Ouest et extrême Sud de Madagascar sur la base des collections de l'ICMAA de l'Université d'Antananarivo. *Taloha*, 14-15 : 10-20.
- RATIARISON S., FORGET P. M., 2005. Frugivores and seed removal at *Tetragastris altissima* (Burseraceae) in a fragmented forested landscape of French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 21 (5): 501-508.
- RAZANAMEHARIZAKA J. H., 2009. Régénération, démographie, physiologie de la graine et des plantules du genre *Adansonia* à Madagascar. Thèse de doctorat, option Physiologie végétale, Université d'Antananarivo, Faculté des sciences, Madagascar, 136 p.
- RAZANAMEHARIZAKA J., GROUZIS M., RAVELOMANANA D., DANTHU P., 2006. Seed storage, behaviour and seed germination in African and Malagasy baobabs (*Adansonia* species). *Seed Science Research*, 16: 83-88.
- REY H., 1912. Notice sur l'huile de Baobab. *Bulletin Économique de Madagascar*, 12 : 135-140.
- RUSSO S. E., CAMPBELL C. J., DEW J. L., STEVENSON R., SUAREZ S. A., 2005. A multi-forest comparison of dietary preferences and seed dispersal by *Ateles* spp. *International Journal of Primatology*, 26 (5): 1017-1037.
- SCHATZ G. E., 2001. Flore générique des arbres de Madagascar. Kew, Royaume-Uni, Royal Botanic Gardens, 489 p.
- SIDIBE M., WILLIAMS J. T., 2002. Baobab *Adansonia digitata* L. Southampton, United Kingdom, International Centre for Underutilised Crops, 102 p.
- STYLES W., 2000. Animals as seed dispersers. *In*: Fenner M. (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Wallingford, Royaume-Uni, CABI Publishing, p. 111-124.
- VENTER S. M., WITKOWSKI E. T. F., 2010. Baobab (*Adansonia digitata* L.) density, size-class distribution and population trends between four land-use types in northern Venda, South Africa. *Forest Ecology and Management*, 259: 294-300.
- VERCAMMEN P., SEYDACK A. H. W., OLIVER W. L. R., 1993. The bush pigs (*Potamochoerus porcus* and *P. larvatus*). *In*: Oliver W. L. R. (ed.). *Pigs, peccaries and hippos*. Gland, Suisse, lucn, p. 93-100.
- WICKENS G., LOWE P., 2008. *The baobabs: pachycauls of Africa, Madagascar and Australia*. Kew, United Kingdom, Royal Botanic Gardens, 498 p.
- WILSON M. F., TRAVESET A., 2000. The ecology of seed dispersal. *In*: Fenner M. (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Wallingford, Royaume-Uni, CABI Publishing, p. 85-110.
- YODER A. D., NOWAK M. D., 2006. Has vicariance or dispersal been the predominant biogeographic force in Madagascar? Only time will tell. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 37: 405-431.

