

**THESE**

Pour obtenir le grade de

**DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE STRASBOURG**

Discipline : Sciences du Vivant

Domaine : Physiologie et biologie des organismes-populations-interactions

Présentée et soutenue publiquement par

**Jane FOLTZ**

Le 27 Octobre 2009

**Structure d'une communauté de propitèques de Milne-Edwards  
(*Propithecus edwardsi*) dans une forêt fragmentée malgache :  
Approches démographique, génétique et comportementale**

**Jury**

Professeur Didier DESOR, Université de Nancy	Rapporteur
Professeur Jörg GANZHORN, Université de Hambourg	Rapporteur
Docteur Pierre MOISSON, Parc Zoologique de Mulhouse	Examineur
Docteur Jean-Jacques ROEDER, Université de Strasbourg	Directeur de Thèse
Professeur émérite Yves RUMPLER, Faculté de médecine de Strasbourg	Rapporteur

## REMERCIEMENTS

Cette thèse s'inscrit dans un projet de conservation que nous avons pu mettre en place grâce au soutien financier de Conservation International Madagascar.

Je remercie le gouvernement de Madagascar, le comité du CAFF/CORE, la Direction des Eaux et Forêts et notamment le Directeur régional des Eaux et Forêts de Fianarantsoa, Monsieur Julien Noël, pour leur contribution à la bonne marche de ce projet.

Je tiens également à remercier l'Institut Malgache pour la Conservation des Environnements Tropicaux (MICET) grâce auquel mes recherches ont été grandement facilitées, concernant notamment l'obtention de visa long séjour et des permis d'exportation pour les prélèvements génétiques. Je remercie particulièrement Monsieur Benjamin Andrihamihaja et Madame Liva Rajoharison.

Je remercie Daniel et Bérénice Rajaona qui m'ont accueillie dans la station forestière de Ialatsara, et qui m'ont permis de réaliser mon travail de terrain dans de bonnes conditions.

Je tiens à remercier les différentes personnes qui ont accepté de faire partie de mon jury : Pr. Didier Desor, Pr. Jörg Ganzhorn, Dr. Pierre Moisson et Pr. Yves Rumpler.

Je remercie Jean-Jacques Roeder, mon directeur de thèse, pour son encadrement et le recul qu'il m'a aidé à prendre sur ce travail.

Je remercie Didier Desor, Hélène Gachot-Neveu et Odile Petit qui ont participé à mon comité de thèse.

Je remercie Yvon Le Maho, directeur du Département d'Ecologie Physiologie et Ethologie (DEPE) de Strasbourg en 2005, qui a accepté mon inscription en première année de thèse. Je tiens aussi à remercier René Groscolas et Stéphane Blanc, les directeurs actuels du DEPE, pour leur soutien et notamment parce qu'ils ont accepté de financer la deuxième partie des analyses génétiques basées sur l'utilisation des microsatellites.

Toutes les analyses génétiques (RAPD et microsatellites) ont été réalisées par Hélène Gachot-Neveu au DEPE de Strasbourg. Un grand merci Hélène pour tout le travail que tu as fourni, pour ton soutien, tes encouragements et pour l'intérêt que tu as porté à cette étude.

Je remercie Rémi Helder, directeur du Centre de recherche et de Formation en Eco-éthologie (2C2A-CERFE) des Ardennes, grâce à qui j'ai pu me familiariser à l'utilisation du logiciel ArcView. Je tiens aussi à remercier toute l'équipe du CERFE pour leur accueil chaleureux durant mon séjour.

Je remercie Anna Feistner, Directrice du centre ValBio du Parc National de Ranomafana, pour ses précieux conseils concernant la prise de données lors des observations comportementales.

Je remercie Fanélie Wanert qui est à l'origine de ce projet puisqu'elle m'a mise en contact avec Daniel et Bérénice Rajaona. Merci aussi pour ton aide logistique et pour avoir facilité les démarches administratives.

Je remercie Erik Patel d'avoir acheminé le matériel de radiotélémétrie défectueux de Madagascar aux Etats-Unis et de m'avoir fourni les documents dont j'avais besoin et auxquels je n'avais pas directement accès.

Je remercie Léa Zinck et Emilie Genty pour leur relecture et pour leurs conseils avisés.

Je tiens à remercier profondément Pierre Delattre qui m'a accompagnée durant toute la rédaction de ce travail. Un grand merci pour ton soutien, tes conseils, tes encouragements et le temps que tu m'as consacré.

Je remercie Yvon de Fianarantsoa pour ses talents de réparateur de récepteur radio.

Un grand merci à Ando d'Ambohimahasoa sans qui ma moto Yamalo ne m'aurait pas accompagnée jusqu'au bout.

Pendant les 3 années qu'ont duré le travail de terrain, j'ai été accompagnée de mes 3 guides Jean-Raymond Richard Rakotonirina, Joseph Razarohavana et Guy Gilbert Raharimanantsoa. C'est grâce à eux que le recensement, les captures, le suivi démographique et les observations comportementales ont pu être réalisés. Je leur adresse ici mes plus chaleureux remerciements pour leur assiduité, leur sérieux, leurs incroyables compétences, leur courage et leur ingéniosité (qui nous a entre autres permis de capturer le plus fourbe des 60 irréductibles propithèques de la station). A tous les bons moments que nous avons partagés et à tous les beaux souvenirs que j'ai gardés.

Je tiens aussi à remercier les précieux renforts qui nous ont aidés pour les captures : Marcel Razanaka, Eli Jean-Raymond Razafimahenina, Joseph Rakotonandrasana, Jean Rakotomalala (Beza), Marcel Ravina, Joseph Jean-Noël Rapela et Marcel Ratsimbazafy ainsi que l'équipe capture du centre ValBio du Parc National de Ranomafana.

Je remercie tout particulièrement mes parents qui m'ont toujours soutenue quels qu'aient été mes choix et grâce à qui j'ai pu faire ce que j'avais dit que je ferai quand j'avais 7 ans. C'est aussi grâce à eux que les fautes d'orthographe de ce manuscrit sont en bonne voie d'extinction et que les virgules sont presque toutes bien placées...

Un grand merci à Fanny, Sarah, Léa et Lulu pour leur soutien électronique assidu quand plus de 10 000 km nous séparaient, et pour toute leur patience quand je ne parlais plus que de propithèques...

Enfin, je voudrais terminer en remerciant Robin Félix qui a réalisé en grande partie les relevés GPS pour la carte de Ialatsara (avec super Joseph !), qui m'a aidé à la saisie de données pendant des heures, des jours, des semaines, et qui m'a aidé pour la mise en page de ce document... Sans sa présence à mes côtés durant presque toute la durée de cette thèse, il y a bien longtemps que j'aurais abandonné la rédaction de ce manuscrit. Ton soutien et ta confiance m'ont été d'une aide inestimable. Infiniment, je te remercie.

# SOMMAIRE

Remerciements	2
Sommaire	4
Liste des figures et des tableaux	10
<b>INTRODUCTION GENERALE</b>	<b>14</b>
Références	22
<b>METHODES GENERALES</b>	<b>28</b>
<i>I/ Site d'étude</i>	28
<i>II/ Sujet d'étude : le propithèque de Milne-Edwards (Propithecus edwardsi)</i>	30
<i>III/ Recensement des propithèques</i>	32
<i>IV/ Capture des propithèques</i>	33
Références	35
<b>Chapitre 1</b>	<b>36</b>
<i>Impacts de la fragmentation forestière sur les paramètres démographiques et génétiques d'une communauté de propithèques de Milne-Edwards (Propithecus edwardsi)</i>	
<b><u>Introduction</u></b>	<b>38</b>
<b><u>Méthodes</u></b>	<b>44</b>
<b><i>I/ Analyse démographique</i></b>	<b>44</b>
A- Suivi démographique	44
B- Effectif de la communauté	44
C- Estimation des domaines vitaux	44
1-Méthode du polygone convexe minimum	45
2-Méthode du Kernel	45
D- Composition des groupes	45
E- Natalité	45
F- Mortalité	46
1-Taux de mortalité des juvéniles et des adultes	46
2-Taux de mortalité infantile	46
<b><i>II/ Analyse génétique</i></b>	<b>46</b>
A- Prélèvement et conservation des échantillons	46
B- Extraction de l'ADN génomique	46
C- Technique d'amplification aléatoire de l'ADN ou RAPD	46
1-Principe de la technique RAPD	46
2-Choix des amorces	47
3-Analyse électrophorétique et révélation des produits d'amplification	47
D- Analyse des résultats	48
1-Interprétation génétique des marqueurs RAPD	48
2-Classification hiérarchique : analyse interindividuelle	48
3-Analyse qualitative : variabilité intragroupe et divergence intergroupe	49
4-Analyse quantitative : estimation de l'homozygotie et du nombre de sites monomorphes	49
<b><u>Résultats</u></b>	<b>51</b>
<b><i>I/ Analyse démographique</i></b>	<b>51</b>
A- Effectif de la communauté	51
B- Domaines vitaux	53
1-Méthode du polygone convexe minimum	53
2-Méthode du Kernel	53
C- Composition des groupes	54
1-Effectif des groupes	54
2-Effectif et sex-ratio des individus adultes	54

3-Effectif et sex-ratio des individus immatures	54
D- Natalité	55
1-Taux de natalité	55
2-Saisonnalité	56
3-Intervalle naissance-naissance	56
E- Mortalité	57
1-Mortalité des adultes	57
2-Mortalité infantile	57
<b>II/ Analyse génétique</b>	<b>58</b>
A- Diversité génétique en 2005	59
1-Analyse qualitative	59
1.1-Classification hiérarchique	59
1.2-Variabilité intragroupe	60
2-Analyse quantitative : homozygotie moyenne et sites monomorphes	60
B- Evolution de la diversité génétique de 2005 à 2008	63
1-Analyse qualitative : variabilité intragroupe	64
2-Analyse quantitative : homozygotie moyenne et sites monomorphes	65
3-Information génétique des nouveaux individus	67
4-Quantification de l'apport de diversité génétique	68
4.1-L'ensemble de la communauté	68
4.2-La parcelle 1	70
4.3-La parcelle 2	70
4.4-La parcelle 4	71
4.5-La parcelle 5-6	72
4.6-Comparaison des sites monomorphes	72
5-Variabilité inter-parcelle	74
<b><u>Discussion</u></b>	<b>75</b>
<b><i>I/ Analyse démographique</i></b>	<b>75</b>
A- Effectif de la communauté	75
B- Domaines vitaux	76
C- Composition des groupes	77
D- Natalité	79
E- Mortalité	80
<b><i>II/ Analyse génétique</i></b>	<b>82</b>
A- Diversité génétique en 2005	82
B- Evolution de la diversité génétique de 2005 à 2008	84
<b><u>Conclusion</u></b>	<b>87</b>
<b>Références</b>	<b>89</b>
<b>Chapitre 2</b>	<b>100</b>
<i>Dynamique des groupes et stratégies de reproduction : les possibles conséquences de la fragmentation forestière</i>	
<b><u>Introduction</u></b>	<b>102</b>
<b><u>Méthodes</u></b>	<b>107</b>
<b><i>I/ Identification et dénomination des individus</i></b>	<b>107</b>
<b><i>II/ Suivi démographique</i></b>	<b>107</b>
<b><i>III/ Analyses génétiques</i></b>	<b>108</b>
A- Marqueurs microsatellites	108
B- Détermination de paternité : le principe d'exclusion	109
C- Relations de parenté	109
<b><u>Résultats</u></b>	<b>110</b>
<b><i>I/ Organisation sociale des groupes</i></b>	<b>110</b>
A- Les femelles adultes	112
1-Les groupes contenant 1 femelle adulte	112

2-Les groupes contenant 2 femelles adultes	112
3-Les groupes contenant 3 femelles adultes	112
B- Les mâles adultes	112
1-Les groupes contenant 1 mâle adulte	112
2-Les groupes contenant plusieurs mâles adultes	113
3-Remplacement du mâle résidant	113
<b>II/ Flux d'individus</b>	<b>113</b>
A- Evénements transitoires	113
1-Caractéristiques temporelles	113
1.1-Périodes	113
1.2-Fréquences	114
2-Facteurs déclenchants potentiels	114
2.1-Composition du groupe au moment du départ	114
2.2-Relations sociales lors de la période précédant le départ	114
2.3-Relations de parenté au sein du groupe d'origine	114
3-Devenir des individus après leur départ	115
4-Issues des événements transitoires	115
B- Dispersions	115
1-Emigrations	115
1.1-Périodes d'émigration	116
1.2-Facteurs déclenchants potentiels	116
2-Les issues des dispersions	117
2.1-Les femelles	117
2.2-Les mâles	118
<b>III/ Les stratégies de reproduction</b>	<b>120</b>
A- Les femelles reproductrices	120
B- Les mâles reproducteurs : déterminations de paternité	121
1-Les individus dont la mère est connue	121
2-Les individus dont la mère est présumée	122
C- Les systèmes de reproduction	122
1-Système de monogamie	123
2-Système de polygynandrie	124
3-Système de polygynandrie ou de polygynie	124
<b>Discussion</b>	<b>127</b>
<b>I/ Dynamique des groupes</b>	<b>127</b>
A- Les femelles adultes	127
B- Les mâles adultes	131
<b>II/ Les stratégies de reproduction</b>	<b>137</b>
<b>Conclusion</b>	<b>140</b>
<b>Références</b>	<b>142</b>
<b>Chapitre 3</b>	<b>150</b>
<i>Structure sociale au sein du groupe : caractérisation des relations de dominance et des liens d'affinité</i>	
<b>Introduction</b>	<b>152</b>
<b>Méthodes</b>	<b>156</b>
<b>I/ Patterns de dominance au sein des groupes sociaux</b>	<b>157</b>
A- Comportements agonistiques et rangs de dominance	157
1-Les agressions : analyse globale	157
1.1-Initiations	157
1.2-Contextes	157
1.3-Direction	157
1.4-Issues	157
2-Détermination du rang de dominance	158

B- Le statut de la femelle dominante	159
1-Priorité alimentaire	159
1.1-Fréquence horaire des comportements agonistiques lors du fourragement	159
1.2-Priorité alimentaire au sein de chaque groupe	159
2-Initiations des progressions	159
2.1-Analyse globale	159
2.2-Initiations des progressions au sein d'un groupe	160
3-Toilettage	160
3.1-Analyse globale	160
3.2-Initiation des toilettages au sein de chaque groupe	160
<b>II/ Caractérisation des liens d'affinité</b>	<b>160</b>
<b>Résultats</b>	<b>161</b>
<b>I/ Patterns de dominance au sein des groupes sociaux</b>	<b>161</b>
A- Comportements agonistiques et rangs de dominance	161
1-Les agressions : analyse globale	161
1.1-Initiations	161
1.2-Contextes	162
1.3-Direction	162
1.4-Issues	163
2-Détermination du rang de dominance	164
B- Le statut de la femelle dominante	168
1-Priorité alimentaire	168
1.1-Fréquence horaire des comportements agonistiques lors du fourragement	168
1.2-Priorité alimentaire au sein de chaque groupe	169
2-Initiation des progressions	171
2.1- Analyse globale	171
2.2-Initiation des progressions au sein de chaque groupe	172
3-Toilettage	174
3.1-Analyse globale	174
3.2-Initiations des toilettages au sein de chaque groupe	174
<b>II/ Caractérisation des liens d'affinité</b>	<b>178</b>
A- Liens d'affinité entre les adultes résidents	178
B- Liens d'affinité au sein de l'ensemble du groupe social	180
<b>Discussion</b>	<b>182</b>
<b>Références</b>	<b>189</b>
<b>Chapitre 4</b>	<b>196</b>
<i>Influences des relations interindividuelles sur la dynamique sociale des groupes</i>	
<b>Introduction</b>	<b>198</b>
<b>Méthodes</b>	<b>200</b>
<b>I/ Evolution des comportements affiliatifs</b>	<b>200</b>
<b>II/ Comportements agonistiques</b>	<b>200</b>
<b>Résultats</b>	<b>201</b>
<b>I/ Les relations sociales entre individus résidents et migrants</b>	<b>202</b>
A- Evolution des comportements affiliatifs	202
1-Les individus émigrants	202
1.1-Les femelles émigrantes	202
1.2-Les mâles émigrants	205
2-Les mâles immigrants	210
B- Comportements agonistiques	214
1-Relations agonistiques au sein du groupe 7	214
1.1-Le groupe 7 : avant les événements de dispersion	214
1.2-Le groupe 7 : Après l'intégration du mâle immigrant Mb	215
2-Relations agonistiques au sein du groupe 4	216

2.1-Après l'intégration du mâle M23	216
2.2-Avant la dispersion de M41	217
<b><i>II/ Les relations affiliatives entre les femelles résidentes</i></b>	<b>219</b>
A- La femelle dominante et la deuxième femelle adulte du groupe 7	219
B- La femelle dominante et la deuxième femelle adulte du groupe 4	220
<b><u>Discussion</u></b>	<b>222</b>
<b>Références</b>	<b>228</b>
<b>DISCUSSION GENERALE</b>	<b>234</b>
<b><u>Synthèse</u></b>	<b>234</b>
<b><i>I/ L'adaptation à la fragmentation de l'habitat</i></b>	<b>234</b>
<b><i>II/ La perte d'habitat : une menace sérieuse</i></b>	<b>235</b>
<b><i>III/ Evolution de l'organisation sociale d'un groupe</i></b>	<b>236</b>
<b><i>IV/ Une structure sociale particulière : l'association de 2 femelles adultes</i></b>	<b>236</b>
<b><u>Perspectives</u></b>	<b>238</b>
<b><i>I/ Orientations des recherches futures</i></b>	<b>238</b>
A- Réalisation d'inventaires floristiques et détermination du régime alimentaire	238
B- Evaluation du potentiel d'accroissement de la communauté	238
C- Dynamique des groupes	238
D- Evaluation de la diversité génétique en comparaison avec une autre population	239
E- Détermination de la filiation : utilisation de microsatellites supplémentaires	239
F- Analyse de viabilité	240
<b><i>II/ Proposition d'un plan de gestion</i></b>	<b>240</b>
A- Introduction artificielle d'individus	240
B- Extension de la zone protégée	243
<b>Références</b>	<b>246</b>
<b>Résumé</b>	<b>248</b>



# LISTE DES FIGURES ET DES TABLEAUX

## Méthodes générales

<b>Figure 1</b> : Situation de la station forestière de lalatsara	28
<b>Figure 2</b> : Culture sur brûlis pratiquée sur les pentes	29
<b>Figure 3</b> : Aménagement des bas-fonds en rizière	29
<b>Figure 4</b> : Caractéristiques des parcelles de forêt naturelle de la station forestière de lalatsara : surfaces et distances inter-parcelle minimales	30
<b>Figure 5</b> : Le propithèque de Milne-Edwards ( <i>Propithecus edwardsi</i> )	31
<b>Figure 6</b> : Traces de marquage réalisées par un mâle <i>Propithecus edwardsi</i>	32
<b>Figure 7</b> : Identification des individus	34

## Chapitre 1

<b>Figure I.1</b> : Nombre et situation des groupes de propithèques en mai 2005 et mai 2008	52
<b>Figure I.2</b> : Domaines vitaux des groupes 4, 5, 7 et 8 (méthode MCP)	53
<b>Figure I.3</b> : Proportion des individus immatures femelles et mâles au sein de l'ensemble de la station (SFI), de la parcelle 1 et de l'ensemble des parcelles P2, P4, P5-6	55
<b>Figure I.4</b> : Taux de natalité de l'ensemble de la communauté	55
<b>Figure I.5</b> : Taux de natalité au sein de la parcelle 1 et de l'ensemble des parcelles P2, P4, et P5-6	56
<b>Figure I.6</b> : Saisonnalité des naissances de 2005 à 2008	56
<b>Figure II.1</b> : Identité et répartition des individus en 2005 et 2008	58
<b>Figure II.2</b> : Classification hiérarchique des 60 individus de la communauté	59
<b>Figure II.3</b> : Nature et proportion des processus de disparition et de recrutement sur l'ensemble de la station (SFI), et sur chaque parcelle (P1, P2, P4, P5-6)	64
<b>Figure II.4</b> : Variabilité intragroupe au sein de l'ensemble de la communauté et de chaque parcelle en 2005 et 2008	65
<b>Figure II.5</b> : Variation de l'homozygotie moyenne entre 2005 et 2008 au sein de l'ensemble de la communauté (SFI) et de chacune des 4 parcelles (P1, P2, P4 et P5-6)	66
<b>Figure II.6</b> : Variation du pourcentage de sites monomorphes entre 2005 et 2008 au sein de l'ensemble de la communauté (SFI) et de chacune des 4 parcelles (P1, P2, P4 et P5-6)	66
<b>Figure II.7</b> : Homozygotie moyenne en 2005 et en 2008	67
<b>Figure II.8</b> : Pourcentage de sites monomorphes de la communauté en 2005 et en 2008	68
<b>Figure II.9</b> : Variabilité inter-parcelle en 2005 et 2008	74
<b>Tableau I.1</b> : Densité de <i>Propithecus edwardsi</i> en 2005 et 2008 au sein de l'ensemble de la station et de chacune des parcelles	52
<b>Tableau I.2</b> : Surface du domaine vital et taille maximale des groupes 4, 5, 7 et 8	53
<b>Tableau I.3</b> : Nombre moyen d'individus au sein des groupes de propithèques	54
<b>Tableau I.4</b> : Nombre de bébés disparus et taux de mortalité global 2005 à 2007	57
<b>Tableau II.1</b> : Distances euclidiennes moyennes pour l'ensemble de la communauté, pour chacune des parcelles, et pour chaque combinaison de parcelles 2 à 2	59
<b>Tableau II.2</b> : Variabilité intragroupe au sein de l'ensemble de la station et de chaque parcelle en 2005	60
<b>Tableau II.3</b> : Variabilité intragroupe au sein des 5 groupes sociaux de la parcelle 1	60
<b>Tableau II.4</b> : Homozygotie moyenne et pourcentage de sites monomorphes au sein de l'ensemble de la communauté et sur chacune des parcelles	61
<b>Tableau II.5</b> : Nombre et nature des sites monomorphes au sein de chacun des 8 groupes de propithèques étudiés	62
<b>Tableau II.6</b> : Pourcentage des différents processus de disparition et de recrutement sur l'ensemble de la station et sur chaque parcelle	63
<b>Tableau II.7</b> : Variabilité intragroupe au sein de l'ensemble de la station et de chaque parcelle en 2008	64
<b>Tableau II.8</b> : Homozygotie moyenne et pourcentage de sites monomorphes au sein de l'ensemble de la communauté et de chaque parcelle en 2008	65
<b>Tableau II.9</b> : Nombre et nature des sites monomorphes parmi les 20 sites potentiellement polymorphes en 2005 et en 2008	69
<b>Tableau II.10</b> : Nombre et nature des sites monomorphes parmi les 18 sites potentiellement polymorphes de la parcelle 1 en 2005 et en 2008	70
<b>Tableau II.11</b> : Nombre et nature des sites monomorphes parmi les 9 sites potentiellement polymorphes de la parcelle 2 en 2005 et 2008	70

<b>Tableau II.12</b> : Nombre et nature des sites monomorphes parmi les 15 sites potentiellement polymorphes de la parcelle 4 en 2005 et en 2008	<b>71</b>
<b>Tableau II.13</b> : Nombre et nature des sites monomorphes parmi les 17 sites potentiellement polymorphes de la parcelle 5-6 en 2005 et en 2008	<b>72</b>
<b>Tableau II.14</b> : Sites monomorphes au sein de chaque parcelle en 2008	<b>73</b>
<b>Tableau II.15</b> : Homozygotie moyenne et pourcentage de sites monomorphes chez d'autres espèces de lémuriens	<b>83</b>

## Chapitre 2

<b>Figure I.1</b> : Evolution de la composition des groupes des parcelles P2, P4 et P5-6 de mars 2006 à octobre 2008	<b>110</b>
<b>Figure I.2</b> : Evolution de la composition des groupes de la parcelle 1 de mars 2006 à octobre 2008	<b>111</b>
<b>Figure I.3</b> : Variations du nombre de femelles au sein des groupes	<b>112</b>
<b>Figure II.1</b> : Nombre d'événements transitoires au cours de chaque mois chez les femelles et les mâles	<b>114</b>
<b>Figure II.2</b> : Nombre d'individus femelles et mâles qui ont dispersé en fonction des différentes classes d'âge	<b>116</b>
<b>Figure II.3</b> : Nombre d'émigrations au cours de chaque mois chez les femelles et les mâles	<b>116</b>
<b>Figure II.4</b> : Issue des dispersions des femelles et des mâles	<b>117</b>
<b>Figure II.5</b> : Dispersion des femelles de mars 2006 à Octobre 2008	<b>118</b>
<b>Figure II.6</b> : Dispersion des mâles de mars 2006 à Octobre 2008	<b>119</b>
<b>Figure III.1</b> : Nombre de femelles reproductrices au sein de chaque groupe de 2004 à 2007	<b>120</b>
<b>Figure III.2</b> : Système de reproduction du groupe 1	<b>123</b>
<b>Figure III.3</b> : Système de reproduction du groupe 3	<b>123</b>
<b>Figure III.4</b> : Système de reproduction du groupe 6	<b>124</b>
<b>Figure III.5</b> : Système de reproduction du groupe 7	<b>124</b>
<b>Figure III.6</b> : Système de reproduction du groupe 2	<b>125</b>
<b>Figure III.7</b> : Système de reproduction du groupe 5	<b>125</b>
<b>Figure III.8</b> : Système de reproduction du groupe 8	<b>126</b>
<b>Figure III.9</b> : Système de reproduction du groupe 4	<b>126</b>
<b>Tableau 1</b> : Fréquence allélique de chacun des 24 allèles révélés par les 4 microsatellites utilisés	<b>109</b>
<b>Tableau III.1</b> : Détermination de paternité selon le principe d'exclusion pour les 13 individus dont les mères sont connues	<b>121</b>
<b>Tableau III.2</b> : Détermination de paternité selon le principe d'exclusion pour les individus dont les mères sont présumées	<b>122</b>

## Chapitre 3

<b>Figure I.1</b> : Initiations des agressions en fonction du sexe	<b>161</b>
<b>Figure I.2</b> : Pourcentage d'agressions en fonction du contexte chez les femelles et les mâles	<b>162</b>
<b>Figure I.3</b> : Direction des agressions émises par les femelles et par les mâles	<b>163</b>
<b>Figure I.4</b> : Issues des agressions émises par les femelles et par les mâles	<b>163</b>
<b>Figure I.5</b> : Rang de dominance des individus adultes du groupe 4 lors des périodes 1 et 2	<b>165</b>
<b>Figure I.6</b> : Rang de dominance des individus adultes du groupe 5 lors des périodes 1 et 2	<b>165</b>
<b>Figure I.7</b> : Rang de dominance des individus adultes du groupe 7 lors des périodes 1 et 2	<b>166</b>
<b>Figure I.8</b> : Rang de dominance des individus adultes du groupe 8 lors des périodes 1 et 2	<b>167</b>
<b>Figure I.9</b> : Fréquence horaire par individu des comportements agonistiques lors du fourragement au sein de chaque groupe au cours des périodes 1 et 2	<b>168</b>
<b>Figure I.10</b> : Initiation et réception des comportements agonistiques lors du fourragement au sein du groupe 4 lors des périodes 1 et 2	<b>169</b>
<b>Figure I.11</b> : Initiation et réception des comportements agonistiques lors du fourragement au sein du groupe 5 lors des périodes 1 et 2	<b>170</b>
<b>Figure I.12</b> : Initiation et réception des comportements agonistiques lors du fourragement au sein du groupe 7 lors des périodes 1 et 2	<b>170</b>
<b>Figure I.13</b> : Initiation et réception des comportements agonistiques lors du fourragement au sein du groupe 8 lors des périodes 1 et 2	<b>171</b>
<b>Figure I.14</b> : Nombre de progressions observé et théorique initiées par chaque sexe sur l'ensemble des 4 groupes	<b>172</b>
<b>Figure I.15</b> : Pourcentage d'initiations des progressions des individus du groupe 4 au cours des périodes 1 et 2	<b>172</b>
<b>Figure I.16</b> : Pourcentage d'initiations des progressions des individus du groupe 5 au cours des périodes 1 et 2	<b>173</b>
<b>Figure I.17</b> : Pourcentage d'initiations des progressions des individus du groupe 7 au cours des périodes 1 et 2	<b>173</b>

<b>Figure I.18</b> : Pourcentage d'initiations des progressions des individus du groupe 8 au cours des périodes 1 et 2	<b>174</b>
<b>Figure I.19</b> : Initiation et réception des toilettages au sein du groupe 4 lors des périodes 1 et 2	<b>175</b>
<b>Figure I.20</b> : Initiation et réception des toilettages au sein du groupe 5 lors des périodes 1 et 2	<b>176</b>
<b>Figure I.21</b> : Initiation et réception des toilettages au sein du groupe 7 lors des périodes 1 et 2	<b>176</b>
<b>Figure I.22</b> : Initiation et réception des toilettages au sein du groupe 8 lors des périodes 1 et 2	<b>177</b>
<b>Figure II.1</b> : Liens d'affinité entre les adultes résidents de chacun des 4 groupes au cours des 2 périodes considérées	<b>179</b>
<b>Figure II.2</b> : Liens d'affinité au sein des 4 groupes sociaux au cours des périodes 1 et 2	<b>181</b>
<b>Tableau 1</b> : Identité des individus pris en compte dans l'analyse comportementale	<b>156</b>
<b>Tableau 2</b> : Critères d'une progression réussie	<b>159</b>
<b>Tableau I.1</b> : Initiation des agressions en fonction du sexe	<b>161</b>
<b>Tableau I.2</b> : Contextes des agressions en fonction du sexe	<b>162</b>
<b>Tableau I.3</b> : Direction des agressions émises par chacun des 2 sexes	<b>162</b>
<b>Tableau I.4</b> : Indices de dominance des individus adultes du groupe 4 lors de la période 1	<b>164</b>
<b>Tableau I.5</b> : Indices de dominance des individus adultes du groupe 4 lors de la période 2	<b>164</b>
<b>Tableau I.6</b> : Indices de dominance des individus adultes du groupe 5 lors de la période 1	<b>165</b>
<b>Tableau I.7</b> : Indices de dominance des individus adultes du groupe 5 lors de la période 2	<b>165</b>
<b>Tableau I.8</b> : Indices de dominance des individus adultes du groupe 7 lors de la période 1	<b>166</b>
<b>Tableau I.9</b> : Indices de dominance des individus adultes du groupe 7 lors de la période 2	<b>166</b>
<b>Tableau I.10</b> : Indices de dominance des individus adultes du groupe 8 lors de la période 1	<b>167</b>
<b>Tableau I.11</b> : Indices de dominance des individus adultes du groupe 8 lors de la période 2	<b>167</b>
<b>Tableau I.12</b> : Surfaces disponibles par individu au sein de chaque groupe au cours des 2 périodes considérées	<b>168</b>
<b>Tableau I.13</b> : Nombre de progressions observé et théorique	<b>171</b>
<b>Chapitre 4</b>	
<b>Figure 1</b> : Evolution de la composition des groupes 4 et 7 au cours de l'étude	<b>201</b>
<b>Figure I.1</b> : Fréquence horaire des comportements affiliatifs entre F71 et les 2 femelles résidentes du groupe 7 (F74 et F72)	<b>202</b>
<b>Figure I.2</b> : Initiation des comportements affiliatifs des femelles F71 et F74	<b>203</b>
<b>Figure I.3</b> : Initiation des comportements affiliatifs des femelles F71 et F72	<b>203</b>
<b>Figure I.4</b> : Fréquence horaire des comportements affiliatifs entre f75 et les 2 femelles résidentes du groupe 7 (F74, F72)	<b>204</b>
<b>Figure I.5</b> : Initiation des comportements affiliatifs des femelles f75 et F74	<b>204</b>
<b>Figure I.6</b> : Initiation des comportements affiliatifs des femelles f75 et F72	<b>205</b>
<b>Figure I.7</b> : Fréquence horaire des comportements affiliatifs entre le mâle résident M41 et les femelles du groupe 4 (F42 et F43)	<b>205</b>
<b>Figure I.8</b> : Initiation des comportements affiliatifs du mâle résident M41 et de F42	<b>206</b>
<b>Figure I.9</b> : Initiation des comportements affiliatifs du mâle résident M41 et de la deuxième femelle adulte F43	<b>206</b>
<b>Figure I.10</b> : Fréquence horaire des comportements affiliatifs entre le mâle résident M71 et les 2 femelles du groupe 7 (F74 et F72)	<b>207</b>
<b>Figure I.11</b> : Initiation des comportements affiliatifs du mâle résident M71 et de la femelle dominante F74	<b>207</b>
<b>Figure I.12</b> : Initiation des comportements affiliatifs du mâle résident M71 et de la deuxième femelle F72	<b>208</b>
<b>Figure I.13</b> : Fréquence horaire des comportements affiliatifs entre le mâle adulte M72 et les 2 femelles du groupe 7 (F74 et F72)	<b>208</b>
<b>Figure I.14</b> : Initiation des comportements affiliatifs du mâle adulte M72 et de F74	<b>209</b>
<b>Figure I.15</b> : Initiation des comportements affiliatifs du mâle adulte M72 et de la deuxième femelle F72	<b>209</b>
<b>Figure I.16</b> : Fréquence horaire des comportements affiliatifs entre le mâle immigrant Mb et les 2 femelles résidentes du groupe 7 (F74 et F72)	<b>210</b>
<b>Figure I.17</b> : Initiation des comportements affiliatifs du nouveau mâle Mb et de la femelle dominante F74	<b>211</b>
<b>Figure I.18</b> : Initiation des comportements affiliatifs du nouveau mâle Mb et de la deuxième femelle F72	<b>211</b>
<b>Figure I.19</b> : Fréquence horaire des comportements affiliatifs entre le mâle immigrant M23 et les 2 femelles du groupe 4 (F42 et F43)	<b>212</b>
<b>Figure I.20</b> : Initiation des comportements affiliatifs du mâle adulte M23 et de la femelle dominante F42	<b>212</b>
<b>Figure I.21</b> : Initiation des comportements affiliatifs du mâle adulte M23 et de la deuxième femelle adulte F43	<b>213</b>
<b>Figure I.22</b> : Fréquence horaire des comportements affiliatifs entre le mâle immigrant M23 et le mâle résident du groupe 4 (M41)	<b>213</b>
<b>Figure I.23</b> : Initiation des comportements affiliatifs du nouveau mâle M23 et du mâle résident M41	<b>214</b>

<b>Figure I.24</b> : Comportements agonistiques initiés par la femelle dominante F74 et la femelle F72 lors de la première période	215
<b>Figure I.25</b> : Rangs de dominance et dispersion au sein du groupe 7 lors de la période 1	215
<b>Figure I.26</b> : Comportements agonistiques initiés par F74 et F72 lors de la deuxième période	216
<b>Figure I.27</b> : Rangs de dominance au sein du groupe 7 lors de la période 2	216
<b>Figure I.28</b> : Comportements agonistiques initiés par les individus résidents du groupe 4 après l'intégration du nouveau mâle M23	217
<b>Figure I.29</b> : Rangs de dominance au sein du groupe 4 lors de la période 1	217
<b>Figure I.30</b> : Comportements agonistiques initiés par les individus adultes du groupe 4 avant la dispersion de M41	218
<b>Figure I.31</b> : Rangs de dominance et dispersion au sein du groupe 4 lors de la période 2	218
<b>Figure II.1</b> : Fréquence horaire des comportements affiliatifs entre F74 et F72	219
<b>Figure II.2</b> : Initiation des comportements affiliatifs des femelles F74 et F72	220
<b>Figure II.3</b> : Fréquence horaire des comportements affiliatifs entre F42 et F43	220
<b>Figure II.4</b> : Initiation des comportements affiliatifs de F42 et F43	221

# INTRODUCTION GENERALE

---

Madagascar est la quatrième plus grande île du monde en superficie (594 150 km<sup>2</sup>). Elle a été isolée du continent Africain depuis au moins 160 millions d'années et séparée de l'Inde depuis 80 millions d'années (Krause, 2003). Parmi l'exceptionnelle diversité de formes qu'elle abrite, certaines présentent une convergence avec des formes continentales alors que d'autres arborent une unicité qui prouve son long passé d'isolement (Goodman *et al.*, 2003). Les théories actuelles postulent que l'évolution de la majorité des formes animales s'est produite après la séparation de la masse continentale. Les formes actuelles descendraient de formes ancestrales qui auraient colonisé Madagascar en traversant le canal du Mozambique sur des « radeaux » de végétation (Goodman *et al.*, 2003).

## ***Madagascar : un site prioritaire en terme de conservation***

Sa richesse en espèces, son niveau d'endémisme exceptionnel et la perte de plus de 70% de sa végétation originelle font de Madagascar un site prioritaire en terme de conservation (Myers *et al.*, 2000). Ainsi, parmi les 12 000 espèces végétales recensées, plus de 90 % sont endémiques (Schatz, 2000). Parmi les 700 espèces de vertébrés, le taux d'endémisme est de 50% chez les oiseaux et de plus de 98 % chez les amphibiens, les reptiles et les mammifères (Langrand et Wilmé, 1997). Concernant les Primates, Madagascar est un des 92 pays à abriter des populations de Primates sauvages dont la diversité est particulièrement remarquable. Les seuls présents à Madagascar sont les lémuriniens, Primates strepsirrhiniens qui représentent à eux seuls 10.3% (64/619) de tous les taxa (*i.e.*, espèces et sous-espèces), 16.5% (53/321) de toutes les espèces, 20.9% (14/67) de tous les genres et 29.4% (5/17) de toutes les familles de Primates, (Mittermeier *et al.*, 2003). Madagascar occupe le second rang après le Brésil en terme de diversité, et le troisième après le Brésil et l'Indonésie quant au nombre d'espèces (53) et de taxa (64) (Rasoloarison *et al.*, 2000 ; Thalmann et Geissmann, 2000 ; Groves 2000, 2001). Le niveau de diversité de ces 3 pays reste cependant très comparable bien que la surface de Madagascar ne représente que 7% de celle du Brésil et 25% de celle de l'Indonésie. En terme d'endémisme, Madagascar, avec ses 5 familles et ses 14 genres endémiques, devance largement le Brésil qui ne présente que 2 genres endémiques sur 17, et aucune famille (Mittermeier *et al.*, 2003).

## ***Les lémuriniens : des espèces menacées***

De tous les mammifères présents à Madagascar, ce sont les lémuriniens qui restent les plus étudiés et qui motivent en premier lieu la mise en place de mesures de conservation (Goodman *et al.*, 2003). Les premières études éthologiques les concernant ont débuté dans les années 60 (Jolly, 1966 ; Martin, 1972a,b ; Richard, 1978). Depuis une dizaine d'années, les études de terrain se sont intensifiées. Elles sont notamment réalisées dans une perspective écologique et évolutive et s'intéressent aussi bien aux lémuriniens diurnes que nocturnes (Goodman *et al.*, 2003). A l'heure actuelle, la dynamique des populations et l'écologie évolutive des lémuriniens sont appréhendées au fil des générations par la mise en place d'études à long terme. L'ensemble de ces études a permis de mettre en évidence certaines caractéristiques qui leur sont propres et qui les différencient de la plupart des Primates haplorhiniens, même si chaque espèce de lémurinien ne présente en général que quelques-unes de ces particularités. En premier lieu, plusieurs espèces sont caractérisées par un rythme d'activité cathéméral (Tattersall, 1987 ; Overdorff, 1988 ; Rasmussen, 1999). Sur le plan physiologique, leur taux métabolique est particulièrement faible (Daniels, 1984 ; Richard et Nicoll, 1987 ; Schmid et Ganzhorn, 1996 ; Schmid, 1998). Au niveau démographique, le taux de mortalité infantile est en général élevé (Richard *et al.*, 1991 ; Sussman, 1991 ; Wright, 1995). Concernant la reproduction, l'absence ou la quasi absence de différence de taille entre les mâles et les femelles est

fréquente (Albrecht *et al.*, 1990 ; Kappeler 1996a, b), la monogamie caractérise plusieurs espèces (Wright, 1993 ; van Schaik et Kappeler, 1996 ; Jolly, 1998), la compétition spermatique associée à des agressions mâle-mâle est courante (Pereira et Weiss, 1991 ; Kappeler, 1997) et la saison de reproduction est en général très brève et dépendante de la photopériode (van Horn et Resko, 1977 ; Rasmussen, 1985). Enfin, concernant la structure sociale, la dominance des femelles a été mise en évidence chez plusieurs espèces (Richard, 1978 ; Pollock, 1979 ; Kappeler, 1990) ainsi que la fréquence élevée des agressions ciblées femelle-femelle (Taylor, 1986 ; Vick et Pereira, 1989 ; Hood et Jolly, 1995 ; Wright, 1995 ; Pereira et Kappeler, 1997). Etant donné que les lémuriens font partie des espèces les plus primitives au sein de l'ordre des Primates, la connaissance de leurs paramètres vitaux, de leurs comportements et de leur écologie constitue une étape fondamentale pour comprendre l'évolution du groupe dans son ensemble (Goodman *et al.*, 2003).

A l'heure actuelle, la grande majorité des espèces de Primates présentes à Madagascar est menacée d'extinction, selon les données de l'IUCN (*International Union for Conservation of Nature*). Ainsi, 10 taxa sont classés dans la catégorie « *Critically Endangered* » soit 15.6%, 20 dans la catégorie « *Endangered* » soit 31.3% et 13 dans la catégorie « *Vulnerable* » soit 20.3%. Autrement dit, 67.2% des taxa actuellement présents (43/64), risquent de s'éteindre dans les prochaines décennies. Ce pourcentage est le plus élevé de tous les pays abritant des Primates sauvages. Par ailleurs, Madagascar constitue un des exemples les plus frappants d'extinction récente (Mittermeier *et al.*, 2003). En effet, aussi impressionnante que soit la diversité actuelle, elle est nettement moins importante que celle qui existait il y a environ 2000 ans. Neuf genres et au moins 16 espèces ont disparu depuis l'arrivée de l'Homme (Godfrey et Jungers, 2003 ; Goodman *et al.*, 2003), certaines d'entre elles étaient encore présentes il y a quelques centaines d'années. Cette perte risque encore de s'aggraver dans un avenir proche si les efforts pour protéger les lémuriens et leurs habitats ne s'intensifient pas, puisqu'à l'heure actuelle, si le devenir de plusieurs espèces est fortement compromis, c'est principalement du fait de la destruction de leurs habitats (Mittermeier *et al.*, 2003).

### ***La destruction des habitats à Madagascar***

La perte et la fragmentation des habitats résultent de leur destruction effrénée qui constitue aujourd'hui une menace majeure pour la biodiversité (Davies *et al.*, 2001 ; Foley *et al.*, 2005) et semble contribuer largement à la sixième crise d'extinction des espèces (Wilcox et Murphy, 1985). En terme de conservation, la fragmentation forestière est devenue une des principales préoccupations écologiques parce qu'elle affecte la viabilité des espèces. Mais aujourd'hui encore, du fait de leur complexité, les relations entre destruction de l'habitat et extinction des espèces sont peu comprises. A Madagascar, la fragmentation est une des étapes critiques du processus de destruction des forêts naturelles (Green et Sussman, 1990 ; Nelson et Horning, 1993 ; Smith, 1997). A l'heure actuelle, la forêt naturelle qui couvrait originellement la majeure partie de l'île disparaît très rapidement à raison de 200 000 à 300 000 hectares par an. On estime que seuls 9 à 15 % de la surface de Madagascar sont encore couverts de forêt naturelle (Mittermeier *et al.*, 2003).

### ***Conservation et développement, un conflit insoluble ?***

De par le monde, c'est dans les régions où les populations humaines sont forcées d'utiliser les ressources naturelles pour survivre, que la biodiversité est la plus menacée (Fischer et Christopher, 2007). Madagascar n'échappe pas à la règle : le taux d'accroissement démographique élevé (plus de 3 % par an), les flux migratoires, l'insuffisance des surfaces cultivables en zones forestières et l'insuffisance sinon l'inadéquation de la structure de gestion et de contrôle expliquent l'ampleur de la déforestation. Le niveau de pauvreté de la population reste le point de départ de ce processus de destruction puisqu'il contraint les habitants à avoir recours aux ressources naturelles de façon ravageuse en privilégiant le court terme au détriment d'une utilisation rationnelle. L'agriculture de

subsistance est la plus courante. Pour la pratiquer, la culture sur brûlis ou « tavy » et l'aménagement des bas-fonds en rizière sont les principales techniques utilisées (Kistler et Spack, 2003). Historiquement, le « tavy » était une technique de culture efficace parce que la faible densité de population permettait une rotation des zones cultivées. Elle s'est rapidement révélée inappropriée lorsque le taux d'accroissement de la population et la crise économique ont provoqué l'installation de nombreux foyers supplémentaires au sein des villages ruraux (Brooks *et al.*, 2009). Parce que l'exploitation des ressources naturelles permet de diminuer le niveau de pauvreté, il semble inéluctable que la conservation de ces ressources aggrave encore le dénuement des populations locales (Brooks *et al.*, 2009). Cependant, si la biodiversité malgache doit être protégée pour le patrimoine naturel unique qu'elle représente, elle doit l'être tout autant pour les fonctions écologiques qu'elle assure et qui constituent des atouts économiques de première importance. En effet, Madagascar est un pays constitué essentiellement de bassins versants et la biodiversité de ces environnements assure d'une part la protection des sols et d'autre part la restitution progressive et continue de l'eau. La plupart des cours d'eau prennent leurs sources au niveau des massifs forestiers, lesquels apparaissent comme de véritables réservoirs hydriques. Dans un pays à civilisation de riziculture, la disponibilité de cette ressource en eau est primordiale.

Les efforts de conservation qui impliquent généralement la délimitation de zones protégées suivent généralement un des 2 modes de gestion suivants : la gestion communautaire ou la gestion exclusive (Brooks *et al.*, 2009). L'objectif de la gestion communautaire consiste à gérer les ressources en conciliant les besoins des populations locales et les priorités de conservation (Kremen *et al.*, 2009). A l'inverse, dans le cadre d'une gestion exclusive, les stratégies de conservation sont prioritaires sur le développement des populations locales qui sont littéralement exclues de la zone protégée (Berkes, 2004). Aucune de ces stratégies ne s'est révélée réellement efficace (Brooks *et al.*, 2009). Le conflit apparemment insoluble entre conservation et développement (Sanderson et Redford, 2003) peut limiter le succès des mesures mises en place localement. Cependant, des solutions potentielles existent. Elles nécessitent la compréhension du fonctionnement des différents villages impliqués et des influences du marché dont va dépendre l'utilisation des ressources naturelles (Adams *et al.*, 2004 ; Berkes, 2004 ; Gorenflo et Brandon, 2006). Selon Rudel (2005), pour une conservation efficace des forêts tropicales, il est primordial de comprendre comment l'utilisation de la terre, la structure socio-économique et la démographie affectent localement les « patterns » de déforestation.

### ***Les lémuriers et la fragmentation forestière***

A Madagascar, la forêt de l'est traversait originellement la quasi totalité de la longueur de l'île (Ganzhorn *et al.*, 2003). Actuellement, bien qu'elle présente encore de vastes portions continues, elle est parsemée de zones entièrement dégradées (Ganzhorn *et al.*, 2003). Plusieurs études relatives aux mammifères ont été menées au sein de forêts fragmentées malgaches, notamment au sein de la forêt sèche, de la forêt humide et de la forêt littorale (Ganzhorn *et al.*, 2003). Ces études ne concernent pas tous les taxa et les conséquences de la fragmentation forestière restent mal connues. Une large gamme de facteurs est en effet associée au processus de fragmentation (*e.g.*, surface du fragment, distance entre le fragment et la forêt originelle, degré de dégradation au sein même du fragment, effet de bordure). Ils ont probablement chacun leurs implications propres tout en étant interdépendants.

Concernant les lémuriers, la distribution de 12 espèces a été évaluée au sein de 9 fragments de la forêt humide à l'est de Madagascar, situés entre le Parc National de Ranomafana et la région d'Andrambovato (Deghan, 2003). Les fragments sélectionnés sont comparables quant à la durée de leur isolement et leur distance de la forêt originelle. Selon leurs surfaces, ils sont classés en 3 catégories (2-3ha, 20-30 ha et 120-250 ha) (Ganzhorn *et al.*, 2003). Aucune variable simple (*e.g.*, masse corporelle, rythme d'activité) ne permet d'expliquer le « pattern » observé quant à la

présence ou l'absence de chaque espèce dans les différents fragments (Ganzhorn *et al.*, 2003). Par ailleurs, les fragments les plus vastes n'abritent pas nécessairement plus d'espèces. Certaines espèces sont présentes dans tous les fragments étudiés (*e.g.*, le lémur brun (*Eulemur fulvus*) et le microcèbe roux (*Microcebus rufus*)) alors que d'autres sont systématiquement absentes (*e.g.*, l'hapalémur doré (*Hapalemur aureus*) et le grand hapalémur (*Hapalemur simus*). Le vari noir et blanc (*Varecia variegata variegata*) et le propithèque de Milne-Edwards (*Propithecus edwardsi*) sont respectivement présents seulement dans 2 et 3 des 9 fragments. Des interviews d'habitants de la région ont révélé que *E. fulvus* et *M. rufus* sont fréquemment observés au sein de la matrice entre les fragments où ils se nourrissent d'espèces caractéristiques de ces zones dégradées ou cultivées. *E. fulvus* traverse fréquemment ces zones, incluant de vastes rizières, pour passer d'un fragment à un autre. Sa présence dans des fragments de surface très restreinte (2-3 ha), malgré sa taille relativement importante, suggère que son domaine vital s'étend sur un système de fragments plutôt que sur un seul fragment isolé. D'autres espèces peuvent traverser des zones dégradées, notamment *Propithecus edwardsi*, mais sur des distances courtes (<30m) qui lui permettent seulement d'atteindre les poches satellites qui bordent le fragment principal (Ganzhorn *et al.*, 2003). L'inventaire floristique réalisé au sein de chaque fragment a révélé qu'ils contiennent approximativement le même nombre d'espèces végétales. Cependant, des variations importantes ont été observées quant aux proportions présentes dans chaque fragment (Ganzhorn *et al.*, 2003). Les transects botaniques sont ainsi constitués de quelques espèces végétales prédominantes, différentes d'un fragment à l'autre, et de nombreuses espèces pour lesquelles seuls quelques représentants sont présents. Malgré ces différences, tous les fragments comportent un fort pourcentage d'espèces consommées par les lémuriens (76-94%) excepté un, qui n'en contient que 49%. Ce fragment abrite cependant un nombre important d'espèces de lémuriens. Bien que la disponibilité des ressources alimentaires influence nécessairement la distribution des espèces de lémuriens, ce paramètre ne suffit pas à lui seul à expliquer le « pattern » observé. Cette étude révèle que la susceptibilité face à la fragmentation diffère selon les espèces et qu'aucune variable simple ne permet d'expliquer ces divergences. En réalité, il semble que ce soit la capacité intrinsèque des lémuriens à négocier l'ensemble des modifications associées à la fragmentation forestière qui détermine leur distribution (Ganzhorn *et al.*, 2003). Ainsi, la présence ou l'absence d'une espèce au sein d'un fragment dépendrait de sa plasticité comportementale (Deghan, 2003).

Des études empiriques concernant des lémuriens dans des forêts fragmentées, isolées depuis 20 à 40 ans, ont révélé que des populations de moins de 40 adultes n'étaient pas viables à long terme (Ganzhorn *et al.*, 2000). A l'heure actuelle, aucun des fragments restants de la forêt littorale n'est assez vaste pour maintenir des populations viables de lémuriens appartenant à la famille des Indridae, les plus grands lémuriens diurnes. Une surface de 800 à 1000 ha est en effet requise pour les propithèques ou les indris (Ganzhorn *et al.*, 2001). Au sein de la forêt sèche, seuls quelques fragments peuvent encore abriter durablement des populations de lémuriens inféodées à ce type d'habitat. Dans la réserve d'Ambohitantely, le propithèque couronné (*Propithecus verreauxi coronatus*) a disparu du fragment le plus étendu entre 1960 et 1985 (Petter et Andriatsarafara, 1987). Lorsque l'espèce était encore présente dans les années 60, la surface du fragment était d'environ 2000 ha alors qu'elle n'était plus que de 1250 ha en 1991 (Ratsirarson et Goodman, 2000). Même dans les zones de forêts plus étendues (>10 000 ha), où les effets de la fragmentation ne se ressentent pas, de nombreuses espèces ne pourront plus tolérer les impacts négatifs d'une activité humaine recrudescence, dans un avenir proche (Ganzhorn *et al.*, 2001). La plupart des écosystèmes de Madagascar ont été réduits en taille et détruits partiellement de manière irréversible. A l'heure actuelle, les habitats naturels restants s'insèrent dans une matrice façonnée par les activités humaines telles que l'agriculture et l'élevage. La perte de biodiversité risque de s'accroître dans les prochaines années mais il est encore temps de ralentir voire d'inverser cette tendance. Pour cela, le

gouvernement malgache, les différents acteurs de la conservation et la communauté scientifique doivent collaborer et se concentrer sur la mise en place de mesures de protection véritablement efficaces des habitats naturels restants, en tenant compte de la configuration actuelle du paysage malgache (Ganzhorn *et al.*, 2001).

### **Les aires protégées à Madagascar et la station forestière de lalatsara**

A Madagascar, la surface des aires protégées représentent 2.9% du pays (16 855 Km<sup>2</sup>) incluant 16 Parcs Nationaux, 7 Réserves Naturelles Intégrales (RNI), 23 Réserves Spéciales (RS) et 3 réserves privées (Mittermeier *et al.*, 2003). A l'heure actuelle, la majorité des sites qui ne sont pas officiellement protégés pour leur biodiversité appartiennent à l'état et sont gérés par le Ministère des Eaux et Forêts (MEF). Le MEF est ainsi responsable d'un vaste réseau de quelques 270 stations forestières et forêts classées représentant au total 40 000 km<sup>2</sup>, soit 7% du pays (Conservation International, 1993 ; Mittermeier *et al.*, 1994 ; Ganzhorn *et al.*, 1997). Ces stations et forêts classées datent de la colonisation française et étaient à l'origine destinées à l'exploitation du bois. Une des alternatives mises en place par le MEF pour le transfert de gestion des ressources forestières a consisté à confier la responsabilité de certains de ces sites à des particuliers. Notre site d'étude, la station forestière de lalatsara, en est un exemple. Cette station, d'une surface totale de 2500 ha, a été créée en 1934, puis affectée aux Eaux et Forêts en 1946. En 1960, la forêt naturelle a été en partie détruite et remplacée par des parcelles de pins et d'eucalyptus. Résultat d'une gestion ravageuse, elle est devenue l'exemple type d'une situation déjà commune à Madagascar et qui risque de devenir de plus en plus courante. En Octobre 2001, une convention de location gérance a été signée pour 50 ans avec le Ministère des Eaux et Forêts (SARL au nom de Mr et Mme Rajaona). Cette station constituait à l'origine la frange occidentale du Parc National de Ranomafana. Du fait de la déforestation, elle en est aujourd'hui isolée depuis environ 30 ans (Daniel Rajaona, comm. pers.). Pour la même raison, la forêt naturelle, qui couvrait à l'origine l'ensemble de la station, est fragmentée et sa surface n'est plus que de 500 hectares. Malgré son état, cette forêt abrite le propithecus de Milne-Edwards (*Propithecus edwardsi*) qui a motivé, en 2005, la mise en place d'un projet de conservation financé par Conservation International Madagascar, en collaboration avec le Centre ValBio du Parc National de Ranomafana. L'objectif principal de ce projet est la mise en place d'un programme de gestion approprié de l'espèce en vue de maintenir voire d'accroître la communauté présente au sein de la station. Pour cela, un plan d'action basé sur 3 volets complémentaires a été mis en œuvre. Il comprend la reforestation des jonctions inter-parcelles, la sensibilisation des populations riveraines et l'étude de la communauté de *Propithecus edwardsi*.

Ce dernier volet a donné lieu au présent travail de thèse structuré selon 2 axes principaux : i) évaluer les effets de la fragmentation forestière au niveau démographique et génétique ; ii) analyser la dynamique sociale de l'espèce dans un système fragmenté. Dans cette perspective, notre démarche est pluridisciplinaire et se base sur 3 approches différentes (démographique, génétique et comportementale) en vue de traiter le sujet dans sa globalité et à différentes échelles.

- **Evaluer les effets de la fragmentation forestière au niveau démographique et génétique**

Pour de nombreuses espèces de lémuriers, les densités de population ne sont pas connues et l'incompréhension des effets de la réduction de l'habitat sur ces populations rend difficile la mise en œuvre de plans de gestion efficaces (Glessner et Britt, 2005 ; Mittermeier *et al.*, 2006). La densité constitue une donnée importante pour contrôler une population (Feistner et Schmind, 1999 ; Lehman *et al.*, 2006) qui peut être utilisée pour déduire sa taille et évaluer sa viabilité (Schaffen, 1981 ; Chiarello, 2000). Cependant, ce paramètre seul ne suffit pas à évaluer précisément les risques encourus par une population qui peut, par exemple, n'être maintenue que par une immigration

régulière. La meilleure méthode pour évaluer la viabilité d'une population au sein d'un habitat fragmenté consiste à mettre en place un suivi démographique à long terme d'individus connus, avec des données appropriées concernant la natalité, la mortalité et les dispersions (Irwin, 2008). Cependant, pour des espèces dont le taux de croissance est lent, comme les Primates, le temps requis pour collecter ces données est en général trop long relativement au processus de déforestation qui tend à s'accélérer (Irwin, 2008). L'approche intermédiaire qui consiste à comparer la même espèce dans un habitat fragmenté et dans un habitat continu, s'avère être la plus adaptée (Irwin, 2008). Concernant les paramètres démographiques, les éventuelles différences observées d'un site à l'autre peuvent être imputables à l'adaptation à un habitat fragmenté.

Dans la présente étude, cette approche comparative a été appliquée concernant l'espèce *Propithecus edwardsi*, en prenant comme site de référence le Parc National de Ranomafana dont la forêt est de type continu et comme site d'étude la zone forestière fragmentée de lalatsara, proche de Ranomafana.

- **Analyser la dynamique sociale de *Propithecus edwardsi* dans un système fragmenté**

Comprendre la dynamique sociale de l'espèce *Propithecus edwardsi* au sein de l'environnement particulier que représente la forêt fragmentée de lalatsara est une étape primordiale pour mettre en place un programme de gestion approprié. Dans cette perspective, l'analyse a été réalisée à 2 niveaux différents. Le premier concerne la communauté, c'est à dire l'ensemble des groupes sociaux présents au sein de la station. Le second concerne le groupe social en lui-même, ou unité sociale, qui fonctionne selon un système social. De la dynamique du groupe social va dépendre celle de l'ensemble de la communauté. Toute mesure de conservation nécessite de ce fait une bonne connaissance du système social de l'espèce concernée.

L'unité sociale, ou groupe social, correspond à l'ensemble des individus qui interagissent régulièrement entre eux et plus qu'avec les membres d'une autre unité sociale (Struhsaker, 1969). Le système social qui caractérise le groupe comprend 3 composantes distinctes : l'organisation sociale, le système de reproduction et la structure sociale (Struhsaker, 1969 ; Rowell, 1979, 1993). Selon les auteurs, ces 3 composantes sont définies différemment et contribuent de ce fait à complexifier la caractérisation du système social. Dans la présente étude, les définitions proposées par Kappeler et van Schaik (2002) ont été retenues.

L'organisation sociale fait référence à l'effectif, à la sex-ratio et à la cohésion spatiotemporelle du groupe social. Le système de reproduction comprend une composante sociale et génétique. La composante sociale renvoie à un sous-ensemble des interactions sociales (les accouplements), alors que la composante génétique fait référence aux conséquences reproductives de ces accouplements (*i.e.*, les éventuels jeunes engendrés) qui ne peuvent être déterminées que par des analyses génétiques. Enfin, la structure sociale concerne les « patterns » d'interactions sociales au sein du groupe et les relations interindividuelles qui en résultent.

La distinction entre ces 3 composantes est importante car chacune est, à elle seule, insuffisante pour caractériser un système social. Elles résultent en effet de pressions de sélection différentes sans être pour autant entièrement indépendantes les unes des autres (Kappeler et van Schaik, 2002). Le lien entre ces 3 composantes peut être causal (*e.g.*, une organisation sociale donnée déterminera les individus disponibles pour les interactions sociales), évolutif (*e.g.*, les bénéfices d'une association basée sur des liens d'affinité privilégiés peuvent mener à une organisation sociale particulière) ou corrélational, lorsqu'un facteur extérieur influe sur chacune des 3 composantes (*e.g.*, dispersion d'un seul des 2 sexes). Néanmoins, le type de relation qui existe entre ces 3 composantes est souvent difficile à déterminer, notamment parce qu'elles ne sont pas exclusives. Par ailleurs, chacune de ces composantes présente un fort potentiel de variation indépendamment des 2 autres (Kappeler et van Schaik, 2002).

La caractérisation la plus basique des sociétés de Primates était traditionnellement fondée sur l'organisation sociale seule (Crook et Gartlan, 1966 ; Eisenberg *et al.*, 1972 ; Clutton-Brock et Harvey, 1977). Dans de nombreux cas, il reste vrai que la distribution spatiotemporelle des individus et, concernant les femelles, leur nombre et la synchronisation de leurs périodes de réceptivité, imposent une contrainte directe sur le système de reproduction. Ainsi, la polyandrie est moins probable et de ce fait moins commune dans les groupes ne contenant qu'un seul mâle que dans les groupes qui en contiennent plusieurs. En terme évolutif, il est difficile voire impossible de déterminer les relations entre organisation sociale et système de reproduction. Par exemple, certains facteurs écologiques peuvent expliquer la formation de groupes multi-mâles multi-femelles dans lesquels un système de polygynandrie (*i.e.*, système communautaire de promiscuité où l'on observe de nombreux accouplements sans associations durables) peut s'être mis en place par défaut. Néanmoins, il est aussi possible qu'un tel système de reproduction ait été préalablement sélectionné par les femelles pour réduire par exemple le risque d'infanticide (Hrdy, 1979). La formation de groupes multi-mâles multi-femelles serait dans ce cas consécutive à la mise en place du système de reproduction. Les relations entre ces 2 composantes du système social ne sont ni strictes ni prévisibles et en terme évolutif, elles restent difficiles à élucider, d'autant plus que dans bien des cas une organisation sociale particulière n'est pas associée au système de reproduction correspondant (Cords, 1988, 2000).

L'organisation et la structure sociale sont nécessairement liées puisque certaines relations interindividuelles ne peuvent survenir que dans des conditions démographiques particulières. Ainsi, une relation sociale privilégiée entre 2 femelles ne peut se développer chez les espèces qui vivent en couple. En terme évolutif, il reste difficile de déterminer si les relations sociales se développent à partir d'une organisation sociale donnée (van Schaik, 1996) ou si l'organisation sociale émerge à partir d'un « pattern » de relations sociales particulier (Wrangham, 1980). Concernant les femelles, la diversité des relations sociales observées parmi les espèces organisées en groupes sociaux (Sterck *et al.*, 1997) semble contredire l'hypothèse selon laquelle la structure sociale est déterminée par l'organisation sociale. Par exemple, des groupes de babouins gelada (*Theropithecus gelada*) et hamadryas (*Papio hamadryas*) qui présentent une organisation sociale identique, peuvent être caractérisés par des structures sociales très différentes (Sterck *et al.*, 1997). Bien que liées dans une certaine mesure, ces 2 composantes du système social peuvent varier indépendamment l'une de l'autre (Kappeler et van Schaik, 2002).

Le lien entre structure sociale et système de reproduction est nettement moins évident. Cependant, les relations sociales peuvent influencer les accouplements lorsqu'une relation privilégiée existe entre un mâle et une femelle (Smuts, 1985). Ce type de relation peut mener à la formation de plusieurs couples au sein d'un groupe d'effectif plus important (van Schaik et Kappeler, 1993 ; Pereira et McGlynn, 1997). De la même façon, le type de système de reproduction peut influencer les relations mâle-femelle et mâle-jeunes chez certaines espèces (Palombit *et al.*, 1997 ; Paul *et al.*, 2000). L'association mâle-femelle aurait été sélectionnée parce qu'elle permettrait au mâle de s'assurer de sa paternité (Palombit, 1999, 2000) et qu'elle réduirait les risques d'infanticide (van Schaik et Kappeler, 1993).

La caractérisation de l'organisation sociale, du système de reproduction et de la structure sociale est essentielle pour appréhender de façon globale le système social d'une espèce et en comprendre ainsi la dynamique sociale à différents niveaux. Cette étape est indispensable pour la mise en place de mesures de conservation efficaces et appropriées.

A Madagascar, tant que les effets de la perte et de la fragmentation de l'habitat sur la survie des populations de lémuriens ne seront pas clairement compris, aucun plan de gestion et de conservation efficace ne pourra être mis en place. Par cette démarche pluridisciplinaire, nous avons

cherché d'une part à caractériser les effets de la fragmentation forestière sur *Propithecus edwardsi* et d'autre part, à analyser la dynamique sociale de l'espèce dans un habitat fragmenté, à l'échelle de la communauté et à l'échelle du groupe social. Nous espérons que l'ensemble de ces résultats nous permettra de proposer un programme de gestion préliminaire.

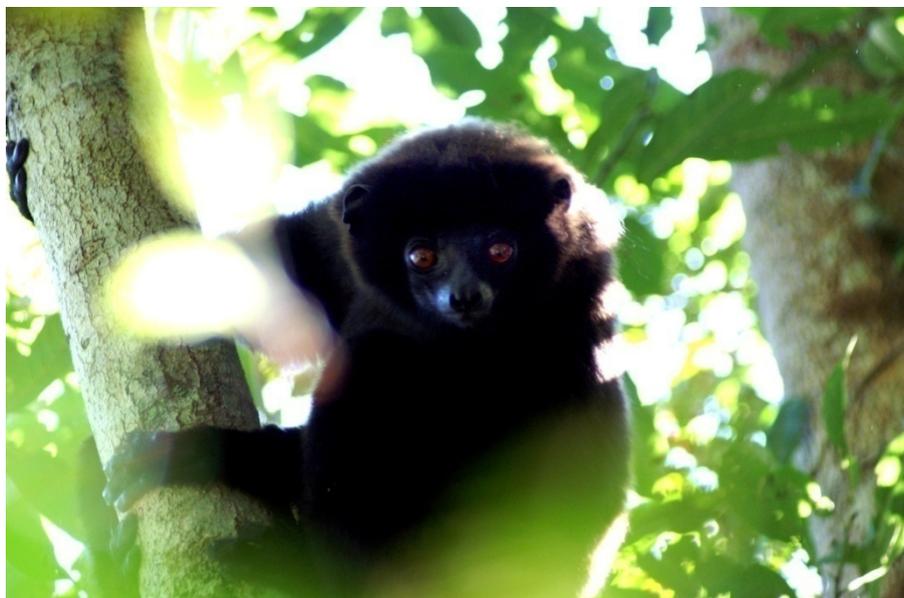
**Les chapitres 1 et 2 concernent les impacts de la fragmentation forestière sur les paramètres démographiques et génétiques de la communauté.**

Dans le chapitre 1, les ajustements démographiques liés à la fragmentation de l'habitat sont évalués en comparaison avec des études menées dans une forêt primaire non fragmentée (Parc National de Ranomafana). L'analyse de la structure génétique et l'appréciation de la variabilité génétique sont réalisées en comparaison avec d'autres espèces de Primates.

L'organisation de l'espèce à l'échelle de la communauté et l'organisation sociale du groupe social sont présentées.

Le chapitre 2 concerne la dynamique des groupes. Les possibles conséquences de la fragmentation forestière sur les flux d'individus sont discutées en comparaison avec des études menées au sein du Parc National de Ranomafana. Les déterminations de paternité nous ont permis d'évaluer si certaines stratégies de reproduction sont mises en place en réponse à la fragmentation de l'habitat et de caractériser le système de reproduction sur lequel repose le groupe social.

**L'approche comportementale est présentée dans les chapitres 3 et 4. Elle concerne la structure sociale du groupe.** Dans le chapitre 3, le rôle central de certains individus est mis en évidence ainsi que les liens affiliatifs sur lesquels repose la cohésion sociale du groupe. Dans le chapitre 4, l'influence sociale des individus résidants sur l'évolution de la composition du groupe est abordée.



## Références

---

- Adams W.M., Aveling R., Brockington D., Dickson B., and Elliott J.(2004). Biodiversity conservation and the eradication of poverty. *Science* 306: 1146-1149
- Albrecht G.H., Jenkins P.D. and Godfrey L.R. (1990). Ecogeographic size variation among the living and subfossil prosimians of Madagascar. *American Journal of Primatology* 22(1): 1-50
- Berkes F. (2004). Rethinking community-based conservation. *Conservation Biology* 18: 621-630
- Brooks C.P., Holmes C., Kramer K., Barnett B., Keith T.H. (2009). The role of demography and markets in determining deforestation rates near Ranomafana National Park, Madagascar. *PLoS One* 4(6): e5783
- Chiarello A.G. (2000). Density and population size of mammals in remnants of Brazilian Atlantic forest. *Conservation Biology* 14: 1649-1657
- Clutton-Brock T.H. and Harvey P.H. (1977). Species differences in feeding and ranging behaviour in primates. In *Primate ecology*, pp 557-584. Clutton-Brock T. H. Ed. London Academic Press, London
- Conservation International (1993). Répertoire et carte de distribution-domaine Forestier National de Madagascar. Antananarivo : Direction des Eaux et Forêts Service des Ressources Forestières
- Cords M. (1988). Mating systems of forest guenons: A preliminary review. In *A primate radiation: Evolutionary Biology of the African Guenons*, pp 323-339. Gauthier-Hion A., Bourlière F., Gauthier J. P. and Kingdon J. Eds. Cambridge University Press, Cambridge
- Cords M. (2000). The number of males in guenon groups. In *Primate Males*, pp 84-96. Kappeler P.M. Ed. Cambridge University Press, Cambridge
- Crook J.H. and Gartlan J.C. (1966). Evolution of primate societies. *Nature* 210: 1200-1203
- Daniels H.L. (1984). Oxygen consumption in *Lemur fulvus*: Deviation from the ideal model. *Journal of Mammalogy* 65(4): 584-592
- Davies K.F. Gascon C. and Margules C.R. (2001). Habitat fragmentation : consequences, management, and future research priorities. In *Conservation Biology: Research priorities for the next decade*, pp 81-97. Soulé M.E. and Orians G. H. Eds. Island Press, Washington
- Deghan A. (2003). The behavior of extinction : Predicting the incidence and local extinction of lemurs in fragmented habitats of southeastern Madagascar. Doctoral dissertation. University of Chicago, Chicago IL
- Eisenberg J.F., Muckenhirn N.A. and Rudran R. (1972). The relation between ecology and social structure in primates. *Science* 176: 863-874
- Feistner A.T.C. and Schmid J. (1999). Lemurs of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar. In *A floral and faunal inventory of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar: with reference to elevational variation*, pp 269-283. Goodman S. M. Ed. Fieldiana, Chicago
- Fisher B. and Christopher T. (2007). Poverty and biodiversity: measuring the overlap of human poverty and the biodiversity hotspots. *Ecological Economics* 62: 93-101
- Foley J.A., DeFries R., Asner G.P., Barford C., Bonan G., Carpenter S.R., Chapin F.S., Coe M.T., Daily G.C., Gibbs H.K., Helkowski J.H., Holloway T., Howard E.A., Kucharik C.J., Monfreda C., Patz J.A.,
- Prentice I.C., Ramankutty N. and Snyder P.K. (2005). Global consequences of land use. *Science* 309: 570-574
- Ganzhorn J.U., Rakotosamimanana B., Hannah L., Hough J., Iyer L., Olivieri S., Rajaobelina S., Rodstrom C. and Tilkin G. (1997). Priorities for biodiversity conservation in Madagascar. *Primate Report* (Sp. Iss. 48-1): 1-81

- Ganzhorn J.U., Goodman S.M., Ramanamanjato J.B., Ralison J., Rakotondravony D. and Rakotosamimanana B. (2000). Effects of fragmentation and assessing minimum viable populations of lemurs in Madagascar. In *Isolated vertebrate communities in the tropics*, Vol. 45, pp 265-272. Rheinwald G. Ed. Museum Alexander Koenig, Bonn
- Ganzhorn J.U., Lowry II P. P., Schatz G. E. and Sommer S. ( 2001)The biodiversity of Madagascar: one of the world's hottest hotspots on its way out. *Oryx* 35 (4)
- Ganzhorn J.U., Goodman S.M. and Dehgan A. (2003). Effects of forest fragmentation on small mammals and lemurs. In *The natural history of Madagascar*, pp 1228-1234. Goodman S. M., Benstead J.P. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Glessner K.D.G. and Britt A. (2005). Population density and home range size of *Indri indri* in a protected low altitude rain forest. *International Journal of Primatology* 26: 855-872
- Godfrey L.R. and Jungers W.L. (2003). Subfossil lemurs. In *The natural history of Madagascar*, pp 1247-1252. Goodman S. M., Benstead J.P. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Goodman S.M., Ganzhorn J.U. and Rakotondravony D. (2003). Introduction to the mammals. In *The natural history of Madagascar*, pp 1159-1186. Goodman S. M., Benstead J.P. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Gorenflo L.J. and Brandon K. (2006). Key human dimensions of gaps in global biodiversity conservation. *Bioscience* 56: 723-731
- Green G.M. and Sussman R.W. (1990). Deforestation history of the eastern rain forests of Madagascar from satellite images. *Science* 248: 212-215
- Groves C.P. (2000). The genus *Cheirogaleus*: Unrecognized biodiversity in dwarf lemurs. *International Journal of Primatology* 21(6): 943-962
- Groves C.P. (2001). *Primate Taxonomy*, pp viii, 350. Smithsonian Institution Press, Washington DC
- Hood L.C. and Jolly A. (1995). Troop fission in female *Lemur catta* at Berenty Reserve, Madagascar. *International Journal of Primatology* 16(6): 997-1015
- Hrdy S.B. (1979). Infanticide among animals: A review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethology and Sociobiology* 1: 13-40
- Irwin M.T. (2008). Diademed sifaka (*Propithecus diadema*) ranging and habitat use in continuous and fragmented forest : Higher density but lower viability in fragments. *Biotropica* 40: 231-240
- Jolly A. (1966). *Lemur behavior: A Madagascar field study*. University of Chicago Press, Chicago
- Jolly A. (1998). Pair-bonding, female aggression and the evolution of lemur societies. *Folia Primatologica* 69(Suppl 1): 1-13
- Kappeler P.M. (1990). Female dominance in *Lemur catta*: More than just female feeding priority? *Folia Primatologica* 55(2): 92-95
- Kappeler P.M. (1996a). Causes and consequences of life-history variation among strepsirhine primates. *American Naturalist* 148(5): 868-891
- Kappeler P.M. (1996b). Intrasexual selection and phylogenetic constraints in the evolution of sexual canine dimorphism in strepsirhine primates. *Journal of Evolutionary Biology* 9(1): 43-65
- Kappeler P.M. (1997). Intrasexual selection in *Mirza coquereli*: Evidence for scramble competition polygyny in a solitary primate. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41(2): 115-127
- Kappeler P.M. and van Schaik C.P. (2002). Evolution of Primate Social Systems. *International Journal of Primatology* 23(4): 707-739

- Kistler P. and Spack S. (2003). Comparing agricultural systems in two areas of Madagascar. In *The natural history of Madagascar*, pp 123-134. Goodman S. M., Benstead J.P. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Krause D.W. (2003). Late Cretaceous Vertebrates of Madagascar : a window into Gondwanan Biogeography at the end of the age of Dinosaurs. In *The natural history of Madagascar*, pp 40-47. Goodman S. M., Benstead J.P. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Kremen C., Razafimahatratra V., Guillery P., Rakotomalala J. and Weiss A. (1999). Designing the Masoala National Park in Madagascar based on biological and socioeconomic data. *Conservation Biology* 13: 1055-1068
- Langrand O. and Wilmé L. (1997). The effects of forest fragmentation on forest-dependant birdspecies on the Central High Plateau of Madagascar. In *Natural Change and human impact in Madagascar*, pp 280-305. Goodman S.M. and Patterson B.D. Eds. Smithsonian Institution Press, Washington DC
- Lehman S.M., Rajaonson A., and Day S. (2006). Edge influence on lemur density and distribution in southeast Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology* 129: 232-241
- Martin R.D. (1972a). A preliminary field-study of the lesser mouse lemur (*Microcebus murinus*, J.F. Miller 1777). *Forschritte der Verhaltensforschung* 9: 43-89
- Martin R.D. (1972b). Adaptive radiation and behavior of the Malagasy lemurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 264: 295-352
- Mittermeier R.A., Tattersal I., Konstant W.R., Meyers D.M. and Mast R.B. (1994). Lemurs of Madagascar, pp 356. Conservation International, Washington DC
- Mittermeier R.A., Konstant W.R., Rylands A.B. (2003). Lemur conservation. In *The natural history of Madagascar*, pp 1538-1543. Goodman S. M., Benstead J.P. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Mittermeier R.A., Konstant W.R., Hawkins F., Louis E.E., Langrand O. and Ratsimbazafy J. (2006). Lemurs of Madagascar, 2nd edition. Conservation International, Washington DC
- Myers N., Mittermeier R.A., Goettsch Mittermeier C., Fonseca G.A.B. and Kent J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-58
- Nelson R. and Horning N. (1993). AVHRR-LAC estimates of forest area in Madagascar, 1990. *International Journal of Remote Sensing* 14: 1463-75
- Overdorff D. (1988). Preliminary report on the activity cycle and diet of the red-bellied lemur (*Lemur rubriventer*) in Madagascar. *American Journal of Primatology* 16(2): 143-153
- Palombit R.A., Seyfarth R. M., and Cheney D.L. (1997). The adaptive value of “friendships” to female baboons: Experimental and observational evidence. *Animal Behaviour* 54: 599-614
- Palombit R.A. (1999). Infanticide and the evolution of pair bonds in nonhuman primates. *Evolutionary Anthropology* 7: 117-129
- Palombit R.A. (2000). Infanticide and the evolution of male–female bonds in animals. In *Infanticide by Males and Its Implications*, pp 239-268. van Schaik C. P. and Janson C. H. Eds. Cambridge University Press, Cambridge
- Paul A., Preuschoft S. and van Schaik C.P. (2000). The other side of the coin: Infanticide and the evolution of affiliative male–infant interactions in Old World primates. In *Infanticide by Males and Its Implications*, pp 269-292. van Schaik C.P. and Janson C.H. Eds. Cambridge University Press, Cambridge
- Pereira M.E. and Weiss M.L. (1991). Female mate choice, male migration, and the threat of infanticide in ringtailed lemurs. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28(2): 141-152
- Pereira M.E. and Kappeler P.M. (1997). Divergent systems of agonistic behaviour in lemurid primates. *Behaviour* 134(3-4): 225-274

- Pereira M.E. and McGlynn C. (1997). Special relationships instead of female dominance for redfronted lemurs, *Eulemur fulvus rufus*. *American Journal of Primatology* 43: 239-258
- Petter J.J. and Andriatsarafara S. (1987). Les lémuriens de l'ouest de Madagascar. In *Priorités en Matière de Conservation des Espèces à Madagascar*, pp 71-73. Mittermeier R.A., Rakotavao L.H., Randrianasolo V., Sterling E.J. and Devitre D. Eds. IUCN, Gland, Switzerland
- Pollock J.I. (1979). Female dominance in *Indri indri*. *Folia Primatologica* 31: 143-164
- Rasmussen D.T. (1985). A comparative study of breeding seasonality and litter size in eleven taxa of captive lemurs (*Lemur* and *Varecia*). *International Journal of Primatology* 6(5): 501-51
- Rasmussen M.A. (1999). Ecological influences on activity cycle in two cathemeral primates, the mongoose lemur (*Eulemur mongoz*) and the common brown lemur (*Eulemur fulvus fulvus*). *Dissertation Abstract International* A60(5): 1650
- Rasoloarison R.M., Goodman S.M. and Ganzhorn J.U. (2000). Taxonomic revision of mouse lemurs (*Microcebus*) in the western portions of Madagascar. *International Journal of Primatology* 21(6): 963-1019
- Ratsirarson J. and Goodman S.M. (2000). Monographie de la Forêt d'Ambohitantely, Série Sciences Biologiques. Vol. 16. Centre d'Information et de Documentation Scientifique et Technique, Antananarivo.
- Richard A.F. (1978). Behavioral variation: Case study of a Malagasy Lemur, pp 213. Associated University Press, New Jersey
- Richard A.F. and Nicoll M.E. (1987). Female social dominance and basal metabolism in a Malagasy primate. *Reichourui Kenkyu/Primate Research* 3(2): 141
- Richard A.F., Rakotomanga P. and Schwartz M. (1991). Demography of *Propithecus verreauxi* at Beza Mahafaly, Madagascar: Sex ratio, survival, and fertility, 1984-1988. *American Journal of Physical Anthropology* 84(3): 307-322
- Rowell T.E. (1979). How would we know if social organization were not adaptive? In *Primate Ecology and Social Organization*, pp 1-22. Bernstein I.S. and Smith E.O. Eds. Garland, NewYork
- Rowell T.E. (1993). Reification of social systems. *Evolutionary Anthropology* 2: 135-137
- Rudel T.K. (2005). Shrinking tropical forests, human agents of change, and conservation policy. *Conservation Biology* 20: 1604-1609
- Sanderson S.E. and Redford K.H. (2003). Contested relationships between biodiversity conservation and poverty alleviation. *Oryx* 37: 389-390
- Schatz G.E. (2000). Endemism in the Malagasy tree flora. In *Biogéographie et Endémisme à Madagascar*, pp 1-9. Lourenço W.R. and Goodman S.M. Eds. Mémoire de la société de Biogéographie, Paris
- Schmid J. (1998). Daily torpor in mouse lemurs, *Microcebus* spp.: Metabolic rate and body temperature *Folia Primatologica* 69(Suppl 1): 403
- Schmid J. and Ganzhorn J.U. (1996). Resting metabolic rates of *Lepilemur ruficaudatus*. *American Journal of Primatology* 38(2): 169-174
- Shaffen M.L. (1981). Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience* 31: 131-134
- Smith A.P. (1997). Deforestation, fragmentation, and reserve design in western Madagascar. In *Tropical forest remnants, ecology management and conservation of fragmented communities*, pp 415-41. Lawrance W. and Bierregaard O.W. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Smuts B.B. (1985). Sex and Friendship in Baboons. Aldine, Hawthorne NY

- Sterck E.H.M., Watts D.P., and van Schaik C.P. (1997). The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41: 291-310
- Struhsaker T.T. (1969). Correlates of ecology and social organization among African cercopithecines. *Folia Primatologica* 11: 80-118
- Sussman R.W. (1991). Demography and social organization of free-ranging *Lemur catta* in the Beza Mahafaly Reserve, Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology* 84(1): 43-58
- Tattersall I. (1987). Cathemeral activity in primates: a definition. *Folia Primatologica* 49(3): 200-202
- Taylor L. (1986). Kinship, dominance and social organization in a semi free-ranging group of ringtailed lemurs (*Lemur catta*). Doctoral dissertation. Washington University, St Louis MO
- Thalmann U. and Geissmann T. (2000). Distribution and geographic variation in the western woolly lemur (*Avahi occidentalis*) with description of a new species (*A. unicolor*). *International Journal of Primatology* 21(6): 915-941
- van Horn R.N. and Resko J.A. (1977). The reproductive cycle of the ring-tailed lemur (*Lemur catta*): Sex steroid levels and sexual receptivity under controlled photoperiods. *Endocrinology* 101: 1579-1586
- van Schaik C.P. and Kappeler P.M. (1993). Life history, activity period and lemur social systems. In *Lemur social systems and their ecological basis*, pp 241-260. Kappeler P.M. and Ganzhorn J.U. Eds. Plenum Press, New York
- van Schaik C. P. (1996). Social evolution in primates: The role of ecological factors and male behaviour. *Proceedings of the British Academy* 88: 9-31
- van Schaik C.P. and Kappeler P.M. (1996). The social systems of gregarious lemurs: Lack of convergence with anthropoids due to evolutionary disequilibrium? *Ethology* 102(11): 915-941
- Vick L.G. and Pereira M.E. (1989). Episodic targeting aggression and the histories of Lemur social groups. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 25(1): 3-12
- Wilcox B.A. and Murphy D. (1985). Conservation strategy : The effects of fragmentation on extinction. *The American Naturalist* 125(6):879-887
- Wrangham R.W. (1980). An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour* 75: 262-300
- Wright P.C. (1993). The evolution of female dominance and biparental care among non-human Primates. In *Sex and gender hierarchies*, pp 127-147. Miller B. Ed. Cambridge University Press, Cambridge
- Wright P.C. (1995). Demography and life history of free-ranging *Propithecus diadema edwardsi* in Ranomafana National Park, Madagascar. *International Journal of Primatology* 16 : 835-854



# METHODES GENERALES

## I/ Site d'étude

La station forestière de Ialatsara ( $21^{\circ}04'S$ ,  $47^{\circ}14'E$ ) est située au centre-est de Madagascar à 50 km de Fianarantsoa et à 30 km du Parc National de Ranomafana (figure 1). Créée en 1934, puis affectée aux Eaux et Forêts en 1946, sa surface totale est de 2500 hectares. En 1960, la forêt naturelle a été en partie détruite. Des parcelles de pin et d'eucalyptus destinées à l'exploitation du bois ont été implantées sur une surface de 1500 hectares (1000 hectares de pins et 500 hectares d'eucalyptus). Une surface de 500 hectares est constituée d'une savane arbustive et herbacée. La surface de la forêt naturelle, qualifiée d'écramée (tous les grands arbres ayant été coupés) n'est plus que de 500 hectares. Résultat d'une gestion ravageuse, elle est devenue l'exemple type d'une situation déjà commune à Madagascar et qui risque de devenir de plus en plus courante. Depuis le transfert de gestion opéré par le Ministère des Eaux et Forêts en 2001, c'est une SARL au nom de Mr et Mme Rajaona.

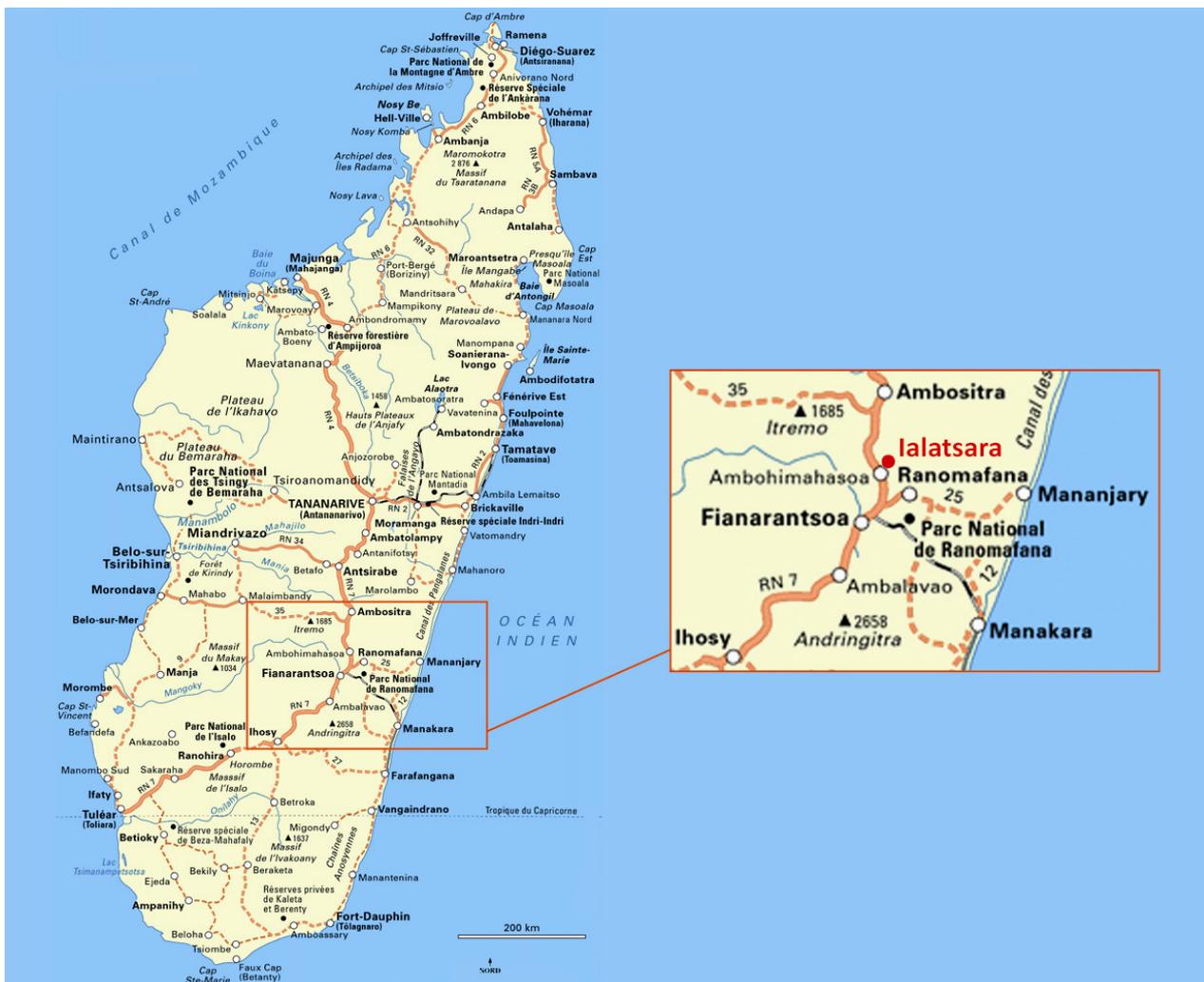


Figure 1 : Situation de la station forestière de Ialatsara

L'objectif de l'aménagement de cette station est la conservation dynamique et rentable de sa biodiversité. La restauration de la station a pour but de retrouver ses vocations premières de centre de recherche et de protection des bassins versants. Par ailleurs, d'autres activités comme l'élevage et l'écotourisme ont été mises en place pour assurer le soutien de la conservation.

Cependant, la déforestation continue. Elle est principalement due aux cultures sur brûlis pratiquées sur les pentes (figure 2), à l'aménagement des bas-fonds en rizière (figure 3) et aux incendies qui démarrent chaque année lors de la saison sèche dans les forêts de pins, et affectent peu à peu la forêt naturelle.

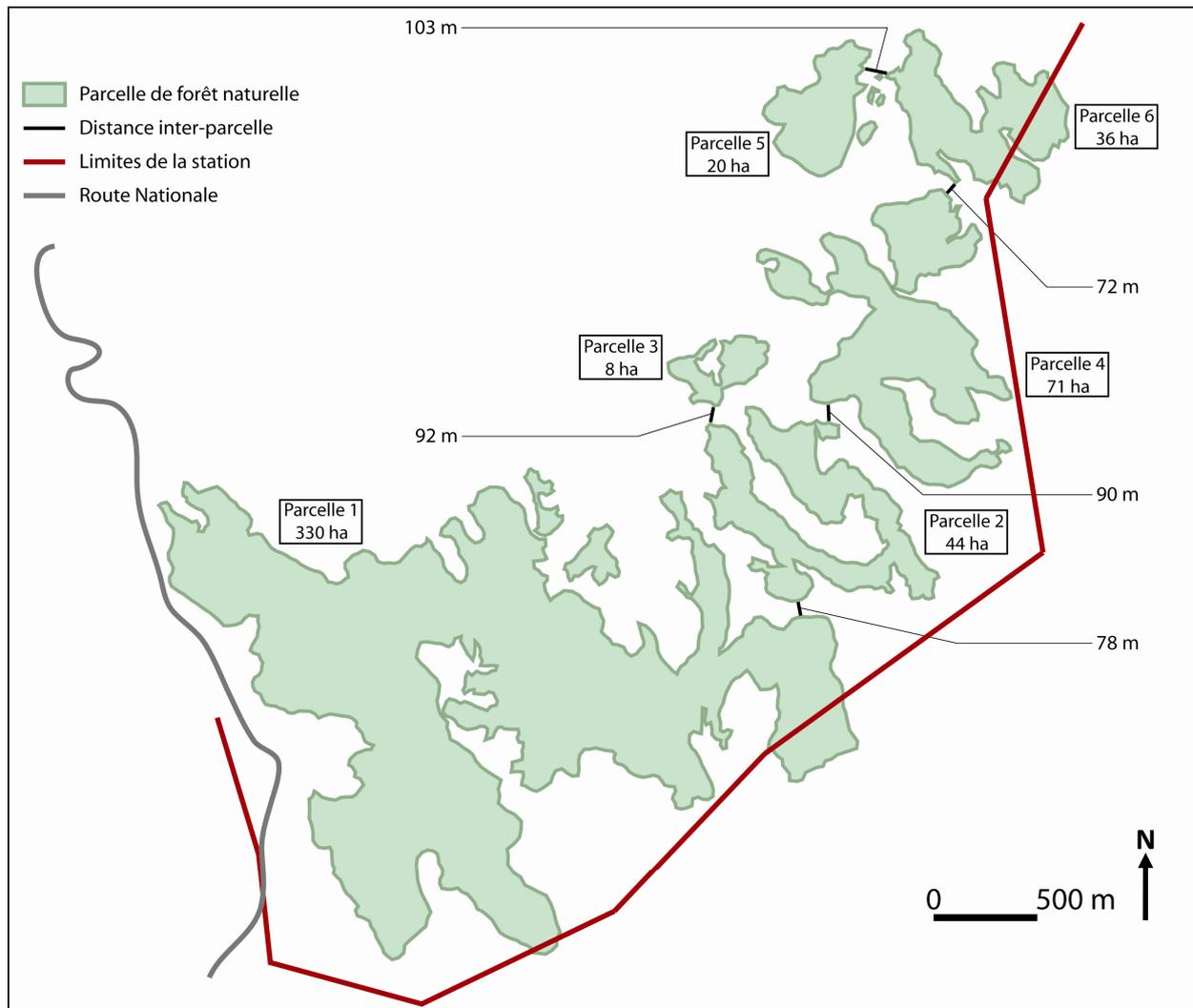


**Figure 2** : Culture sur brûlis pratiquée sur les pentes



**Figure 3** : Aménagement des bas-fonds en rizière

De cette déforestation, résulte l'état fragmenté de la forêt naturelle, actuellement divisée en 6 parcelles distinctes. Chacune des parcelles a été délimitée par GPS, à raison d'un point tous les 15 m environ. Les données, traitées avec le logiciel ArcView v3.2, ont permis de déterminer avec précision les surfaces de chaque parcelle et les distances minimales qui les séparent (figure 4).



**Figure 4 :** Caractéristiques des parcelles de forêt naturelle de la station forestière de Lalatsara : surfaces et distances inter-parcelle minimales

Les surfaces des parcelles varient de 8 à 330 hectares et les distances inter-parcelles minimales de 72 à 103 m.

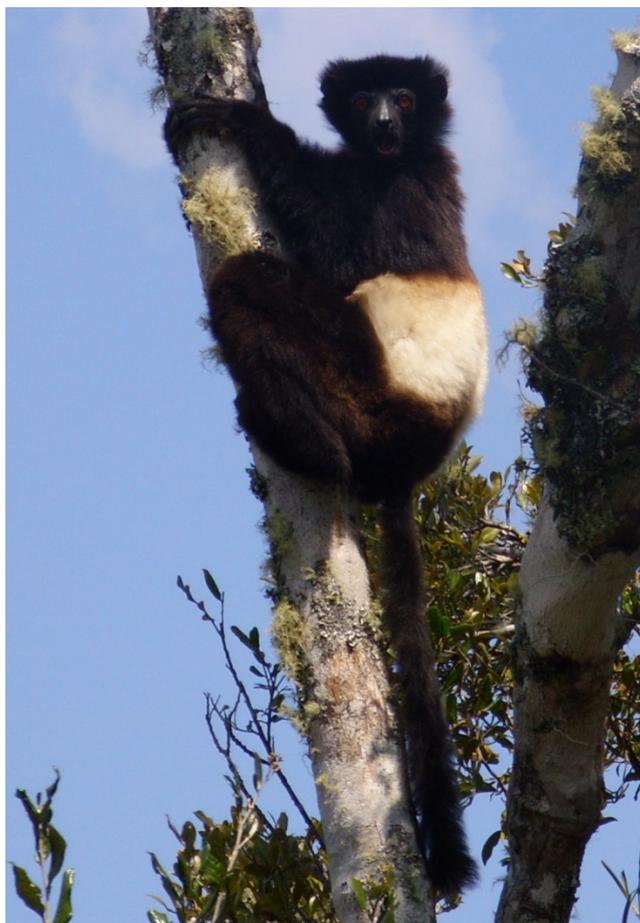
Cette forêt naturelle de type tropical humide et de moyenne altitude (1300-1600m), constituait à l'origine la frange occidentale du Parc National de Ranomafana. On estime qu'elle en est isolée depuis une trentaine d'années (Daniel Rajaona, comm. pers.). Elle abrite néanmoins une faune résiduelle dont certaines espèces se sont accommodées des forêts de reboisement. Concernant les lémuriens, 6 espèces ont été identifiées sur la station : le propithèque de Milne-Edwards (*Propithecus edwardsi*), le lémur à ventre roux (*Eulemur rubriventer*), le petit hapalémur (*Hapalemur griseus*), le petit cheirogale (*Cheirogale medius*), le lépilémur à petites dents (*Lepilemur microdon*) et le microcèbe roux (*Microcebus rufus*).

Au sein de la station, les propithèques de Milne-Edwards sont répartis en différents groupes dont l'ensemble est désigné sous le terme de « communauté ».

## II/ Sujet d'étude : Le propithèque de Milne-Edwards (*Propithecus edwardsi*)

Le propithèque de Milne-Edwards est un Primate strepsirrhinien de la famille des Indridae. Inscrit à l'Annexe I de la CITES (*Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction*), il est menacé d'extinction (EN(A2cd)) selon l'IUCN (*International*

*Union for Conservation of Nature*). C'est l'un des plus grands lémuriens diurnes de Madagascar. Sa taille est de 50 cm environ pour un poids de 5,6 à 5,9 kg (Glander *et al.*, 1992). Son pelage noir présente une grande tache blanche tirant parfois vers le brun, sur le bas du dos qui s'étend sur les côtés comme une selle.



**Figure 5** : Le propithèque de Milne-Edwards (*Propithecus edwardsi*)

Il vit dans les forêts tropicales humides de la côte sud-est de Madagascar (Tattersall, 1986), en groupe de 3 à 9 individus (Wright, 1988, 1995). La structure sociale reposerait sur la dominance des femelles (Wright, 1988 ; Pochron *et al.*, 2003). Les groupes sont généralement stables et composés de 1 ou 2 mâles reproducteurs et de 1 ou 2 femelles reproductrices. Les paires reproductrices peuvent rester ensemble 10 ans (Wright, 1988, 1995). Les accouplements ont lieu entre novembre et janvier, la période d'œstrus étant très brève (12 à 48h) (Wright, 1999 ; Pochron *et al.*, 2004). Après une période de gestation de 6 mois, la femelle donne naissance à un seul petit (entre mai et juillet). L'intervalle entre 2 naissances est en général de 2 ans (Wright, 1995). Les femelles atteignent leur maturité sexuelle à 3.5 ans et les mâles entre 4 et 5 ans (Pochron et Wright, 2003).

Le régime alimentaire, très varié, comprend plus de 50 espèces végétales différentes. Les individus se nourrissent principalement de feuilles, de fruits, de graines et de fleurs selon la disponibilité mais aussi de terre et de moisissures souterraines (Hemingway, 1995). Ils descendent donc parfois au sol mais s'y déplacent rarement, n'évoluant presque exclusivement qu'en sautant dans les arbres.

Le seul prédateur connu est un petit carnivore, le fossa (*Cryptoprocta ferox*) (Wright, 1995 ; Wright *et al.*, 1997). Les mâles et les femelles propithèques peuvent cependant commettre des infanticides lorsqu'ils intègrent un nouveau groupe (Wright, 1995 ; Erhart et Overdorff, 1998 ; Morelli *et al.*, 2009).

La longévité potentielle est de 25 ans. Quelles que soient les croyances dont ils font l'objet, ces propithèques sont considérés comme « fady », c'est-à-dire intouchables, par la population malgache, et ne sont donc pas menacés par la chasse.

### III/ Recensement des propithèques

Le recensement des propithèques a duré 6 mois (décembre 2004-mai 2005). Sur chacune des 6 parcelles, nous avons procédé de la manière suivante : le premier jour, la parcelle est parcourue afin de dénombrer les éventuelles traces de marquage. En effet, la communication olfactive est développée chez cette espèce et les mâles marquent l'écorce de certains arbres au moyen de leurs incisives supérieures, avant d'y frotter leurs glandes pectorale et/ou génitale (Pochron *et al.*, 2005). En plus de révéler la présence des animaux, ces marquages peuvent être datés approximativement.



**Figure 6** : Traces de marquage réalisées par un mâle *Propithecus edwardsi*

Au terme de cette première évaluation, la parcelle est abandonnée si aucune trace de marquage n'est observée. Dans le cas contraire, des transects sont mis en place. Un transect est une piste ouverte dans la forêt permettant le passage d'un homme. Chaque parcelle est sillonnée de transects parallèles espacés d'environ 50 m les uns des autres. Chaque transect est parcouru par une personne se déplaçant à 1km/h environ. Tous les transects d'une même parcelle sont parcourus simultanément. Nous pouvons ainsi différencier les groupes les uns des autres et éviter de compter plusieurs fois un même groupe. Lors du suivi d'un transect, la vocalisation qu'un individu perdu émet pour retrouver son groupe est imitée grâce à une flûte en roseau. Si un groupe entend ce son, les individus répondent et permettent ainsi leur repérage.

Dès qu'un groupe est observé, son effectif est évalué et l'on essaye de différencier les mâles des femelles et les adultes des juvéniles. Pour préciser sa composition, il est cependant nécessaire de revoir un même groupe plusieurs jours d'affilée. En effet, ces animaux sont souvent très farouches et se déplacent très rapidement dans les arbres. Il nous est donc souvent difficile de les suivre au sol sur un terrain plus qu'accidenté.

## IV/ Capture des propithèques

Pour capturer les 43 propithèques présents au départ, 8 mois ont été nécessaires (novembre 2005-juin 2006).

Avant de procéder aux captures, l'habituation de chaque groupe de propithèques est indispensable. Elle a été réalisée par un contact quotidien pendant une période de 3 semaines qui nous a permis de ne plus provoquer leur fuite. Sans cette étape préalable, aucune capture n'aurait été possible. Pour habituer chaque groupe, nous avons utilisé la même méthode que lors du recensement, en limitant le parcours des transects au domaine vital présumé du groupe concerné.

Une fois localisé, le groupe est suivi le plus longtemps possible. Si le groupe n'est pas habitué à l'Homme, il fuit rapidement et le temps de suivi est court. Cependant, au bout de quelques jours, il devient possible de les suivre une journée entière et de les localiser facilement le lendemain à proximité de l'endroit où on les a quittés la veille. Lors des suivis, nous avons repéré pour chacun des groupes, la femelle dite « dominante ». C'est elle qui initie la plupart des déplacements, et qui sera par la suite équipée d'un collier émetteur.

A la fin de cette période d'habituation, nous parvenons à approcher suffisamment les animaux (4 m) sans provoquer de leur part de réaction de fuite, et nous pouvons ainsi procéder aux captures dans les meilleures conditions possibles.

Nous avons dans un premier temps été formés par l'équipe capture du Centre ValBio du Parc National de Ranomafana. Avec eux, nous avons procédé à la capture des groupes 1 et 2, régulièrement visités par les touristes, avant d'être complètement autonomes.

Tous les individus ont été capturés au moyen d'une sarbacane et de fléchettes anesthésiantes (Télinject). Pour réaliser une capture, 6 personnes sont nécessaires dont 2 tireurs et 4 personnes chargées de réceptionner l'individu au moyen d'un filet. L'anesthésiant utilisé est le Zolétil (20 mg/ml). Une dose de 10 mg/kg est nécessaire. Pour un individu adulte dont le poids varie de 5 à 6 kg, une fléchette doit contenir 3 ml de Zolétil.

La femelle dominante est capturée en premier. En effet, c'est elle qui mène le groupe et si elle est absente, le reste du groupe aura tendance à rester près de l'endroit où elle a été capturée plutôt que de s'en éloigner. De cette façon, la capture des autres individus est facilitée. La femelle dominante est donc suivie par les 2 tireurs jusqu'à ce qu'elle soit dans la position idéale pour être capturée par l'un des 2. Le tireur doit en effet être le plus proche possible pour pouvoir atteindre l'animal au niveau de la cuisse sans difficulté. Dès que l'individu est touché, il doit être suivi par les personnes chargées de le réceptionner à l'aide du filet, le temps d'induction du Zolétil variant de 1 à 5 minutes selon les individus.

Une fois capturé, l'individu est examiné de façon à évaluer son état général et s'assurer qu'il ne s'est pas blessé lors de sa chute.

Ensuite, les prélèvements nécessaires aux analyses génétiques ultérieures sont réalisés :

- une biopsie (2 mm<sup>2</sup> de tissus prélevé au niveau de l'oreille) conservée à -20°C ;
- une goutte de sang prélevée au niveau de l'oreille après la biopsie et conservée sur du papier absorbant à température ambiante ;
- des poils prélevés au niveau du dos et conservés à -4°C.

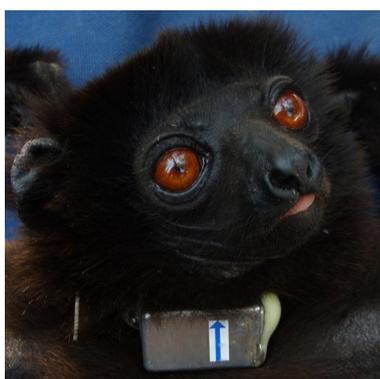
Un transpondeur est ensuite implanté en sous-cutané entre les 2 omoplates. Ces 2 premières étapes sont réalisées immédiatement pendant que l'effet de l'anesthésique est le plus important.

Les données morphométriques de l'animal sont ensuite évaluées (poids, dimensions du crâne, du corps, de la queue, des membres supérieurs et inférieurs, des canines, des oreilles et du sexe). Les éventuels signes particuliers sont relevés (blessures, cicatrices, cals...). Les données

morphométriques et l'état de la dentition nous ont permis de déterminer l'âge approximatif de chaque individu.

D'autres informations telles que l'éventuelle présence de parasites ou la présence de lait chez les femelles sont relevées.

Enfin, la femelle dominante est équipée d'un collier émetteur (AVM, Telonics) permettant de la localiser à distance par radiotéléométrie. Tous les individus âgés d'au moins 3 ans, sont identifiés par un collier et un tag de couleurs. Ainsi, chaque groupe est identifié par une couleur de collier donnée et au sein d'un même groupe, chaque individu porte un tag de couleur différente. Pour les individus de moins de 3 ans, l'identification se fait en coupant les poils au niveau de zones déterminées de la queue. Ainsi, nous sommes en mesure de différencier tous les individus en vue du suivi démographique et des observations comportementales.



*Collier Emetteur*



*Identification des individus immatures*



*Identification des individus d'au moins 3 ans*

**Figure 7** : *Identification des individus*

Lorsque ces différentes actions sont terminées, l'individu est enfermé dans un sac en tissu pendant environ 5 heures, temps nécessaire à son réveil. Il est ensuite relâché à l'endroit où il a été capturé et il est suivi pendant au moins 20 minutes afin de s'assurer de son bon état général.

Au cours de l'étude, tous les nouveaux individus ont également été capturés. Ces nouveaux individus sont les bébés nés en 2006 et 2007 (12) et les individus provenant de l'extérieur de la station (5). Les bébés ne sont capturés qu'à l'âge d'un an. En effet, avant cet âge, au vu de leur petite taille, trop de risques seraient encourus.

Au total, 60 individus ont été capturés, prélevés et identifiés.

## Références

---

- Erhart E.M. and Overdorff D.J. (1998). Infanticide in *Propithecus diadema edwardsi*: An evaluation of the sexual selection hypothesis. *International Journal of Primatology* 19(1): 73-81
- Hemingway C.A. (1995). Feeding and reproductive strategies of the Milne-Edwards' sifaka, *Propithecus diadema edwardsi*. Doctoral dissertation, Duke University, Durham NC
- Glander K.E., Wright P.C., Daniels P.S. and Merenlender A.M. (1992). Morphometrics and testicle size of rain forest lemur species from southeastern Madagascar. *Journal of Human Evolution* 22(1): 1-17
- Morelli T.L., King S.J., Pochron S.T. and Wright P.C. (2009). The rules of disengagement: takeovers, infanticide, and dispersal in a rainforest lemur, *Propithecus edwardsi*. *Behaviour*. 146(4-5): 499-523
- Pochron S.T. and Wright P.C. (2003). Variability in adult group compositions of a prosimian primate. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54: 285-293
- Pochron S. T., Tucker W.T., Wright P.C., 2004. Demography, life history, and social structure in *Propithecus diadema edwardsi* from 1986-2000 in Ranomafana National Park, Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology* 125: 61-72
- Pochron S.T., Morelli T.L., Terranova P., Scirbona J., Cohen J., Kunapareddy G., Rakotonirina G., Ratsimbazafy R., Rakotosoa R. and Wright P. C. (2005). Patterns of male scent-marking in *Propithecus edwardsi* of Ranomafana National Park, Madagascar. *American Journal of Primatology* 65: 103-115
- Tattersall I. (1986). Notes on the distribution and taxonomic status of some subspecies of *Propithecus* in Madagascar. *Folia Primatologica* 46(1): 51-63
- Wright P.C. (1988). Social behavior of *Propithecus diadema edwardsi* in Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology* 75(2): 289
- Wright P.C. (1995). Demography and life history of free-ranging *Propithecus diadema edwardsi* in Ranomafana National Park, Madagascar. *International Journal of Primatology* 16: 835-854
- Wright P.C., Heckscher S.K. and Dunham A.E. (1997). Predation on Milne-Edwards' Sifaka (*Propithecus diadema edwardsi*) by the fossa (*Cryptoprocta ferox*) in the rainforest of southeastern Madagascar. *Folia Primatologica* 68(1): 34-43
- Wright P.C. (1999). Lemur traits and Madagascar ecology: Coping with an island environment. *Yearbook of Physical Anthropology* 42: 31-72

## **Chapitre 1**

---

*Impacts de la fragmentation forestière sur les paramètres démographiques et génétiques d'une communauté de propitèques de Milne-Edwards (*Propithecus edwardsi*)*



# Introduction

---

Pour comprendre la dynamique des populations et l'évolution du comportement d'une espèce, des données précises doivent être recueillies et enregistrées durant plusieurs années. Bien que les études démographiques concernant les Primates haplorhiniens aient commencé en 1960 (Altmann, 1980 ; Glander, 1980 ; Fossey, 1982 ; Goodall, 1986), celles relatives aux Primates strepsirrhiniens n'ont débuté que dans les années 80. A Madagascar, les premières études démographiques ont été menées dans les forêts sèches de l'ouest sur le lémur catta (*Lemur catta*) et le propitèque de Verreaux (*Propithecus verreauxi*) (Richard *et al.*, 1991 ; Sussman, 1991, 1992). En forêt humide, la première étude à long terme a concerné le propitèque de Milne-Edwards (*Propithecus edwardsi*). Elle a débuté en 1986 dans le Parc National de Ranomafana (Wright, 1995) et se poursuit encore aujourd'hui (Wright, 1995 ; Pochron *et al.*, 2004 ; Morelli *et al.*, 2009).

## **La destruction des habitats : une menace majeure**

A l'heure actuelle, la destruction des habitats qui provoque leur perte et leur fragmentation, constitue une menace majeure pour la biodiversité (Davies *et al.*, 2001 ; Tilman *et al.*, 2002 ; Foley *et al.*, 2005) et contribue largement à la sixième crise d'extinction des espèces (Wilcox et Murphy, 1985). La perte et la fragmentation de l'habitat peuvent être précisément évaluées en estimant à partir d'images satellites les surfaces détruites et la configuration spatiale des tâches d'habitat résiduelles (Green et Sussman, 1990 ; Irwin *et al.*, 2005). Mais aujourd'hui encore, du fait de leur complexité, les relations entre destruction de l'habitat et extinction des espèces sont peu comprises. Alors qu'il est possible de prédire l'extinction de certaines espèces en se basant simplement sur la surface d'habitat détruite (Cowlshaw, 1999, Ganzhorn *et al.*, 2003), ces analyses ne peuvent aider aux efforts de conservation ciblés parce qu'elles n'identifient pas les *taxa* à risque et qu'elles ne fournissent pas d'information relative aux processus menant à l'extinction. En outre, cette approche ne tient pas compte de la configuration spatiale de l'habitat restant, pourtant fortement impliquée dans la perte de biodiversité (Laurance *et al.*, 2002).

## **Les effets écologiques de la configuration de l'habitat**

Les effets écologiques de la configuration de l'habitat sur les populations animales peuvent être classés selon 3 catégories : i) les impacts anthropogéniques directs ; ii) l'altération des caractéristiques de l'habitat ; iii) les contraintes démographiques qui dépendent de la configuration spatiale de l'habitat restant (Irwin, 2006). La première catégorie inclut les effets les plus immédiats et directement liés à la proximité humaine, tels que la chasse. La deuxième catégorie comprend tous les changements de l'environnement qui résultent de la fragmentation et qui vont se produire à plus ou moins long terme. Ces changements peuvent être naturels (*e.g.* mortalité accrue de certaines espèces végétales du fait d'une sécheresse plus importante, colonisation du milieu par de nouvelles espèces) ou liés aux activités humaines (*e.g.* extraction sélective et/ou introduction de nouvelles espèces végétales). Enfin, les effets inclus dans la troisième catégorie agissent à plus long terme : ils affectent la viabilité des populations à travers les contraintes démographiques imposées par une nouvelle configuration spatiale de l'habitat.

## **Les mesures de densité : des données nécessaires mais insuffisantes**

A l'heure actuelle, la plupart des études concernant les effets de la fragmentation forestière ne se basent que sur l'estimation des variations de densité de population. La mesure de la densité est un indicateur de la rareté d'une espèce et de son risque d'extinction (Cowlshaw et Dunbar, 2000). Sur un site donné, la taille, la densité et le nombre de groupes pour les espèces sociables sont autant de paramètres importants pour évaluer la survie à long terme d'une population. Selon Franklin (1980),

pour limiter les effets potentiellement négatifs de la consanguinité, la taille d'une population doit être supérieure à 500 individus. Les populations de faible effectif sont en effet plus vulnérables à l'extinction locale (Terborgh et Winter, 1980). La densité d'une population peut être affectée par la qualité de l'habitat. Mais selon les espèces, les effets de la perturbation de l'habitat peuvent être différents, en fonction de leurs capacités d'adaptation. Ainsi, la densité de certaines espèces de Primates est plus importante dans des forêts fragmentées que dans des forêts intactes, probablement grâce à leur plasticité comportementale en terme d'ajustement de leur domaine vital et de leur régime alimentaire (Tutin *et al.*, 1997 ; Onderdonk et Chapman, 2000). En outre, la perturbation de l'habitat peut avoir différents effets sur la densité d'une population, selon sa nature et son niveau, comme cela a été mis en évidence chez des populations de lémuriens (Ganzhorn, 1995 ; Smith *et al.*, 1997). Les densités les plus faibles sont habituellement associées à des perturbations importantes qui affectent la disponibilité des ressources alimentaires, comme cela a été observé chez *Propithecus edwardsi*, *Varecia variegata variegata* (Lehman *et al.*, 2006a), *Avahi meridionalis meridionalis* (avahi laineux meridional) (Norscia, 2008), et *Eulemur collaris* (lémur brun à collier) (Ralison *et al.*, 2006). Cependant, si la perturbation est faible (exploitation sélective), elle peut avoir un effet positif sur la productivité de la forêt en facilitant la pénétration de la lumière dans la canopée et à travers les différentes strates végétales (Ganzhorn, 1995, 1997). Dans ces conditions, la densité des espèces les plus tolérantes peut augmenter (*Propithecus edwardsi* ; *Hapalemur griseus* ; *Avahi laniger* (Avahi laineux) (Lehman *et al.*, 2006b) ; *Microcebus sp.*, *Cheirogaleus medius*, *Phaner furcifer* (lémurien à fourche oriental) et *Propithecus verreauxi* (Ganzhorn, 1995)).

### **Influences directes et indirectes de la fragmentation forestière**

La fragmentation forestière a un impact sur les densités de population par son influence directe ou indirecte sur différents paramètres démographiques. Ainsi, le processus de fragmentation entraîne des modifications de la structure et de la composition de la forêt qui influent sur la disponibilité des ressources alimentaires. De l'altération de ces ressources résultent des modifications du régime alimentaire qui peuvent influencer sur l'état général des individus (Irwin, 2006), et augmenter de ce fait la fréquence des maladies (Chapman *et al.*, 2005). En conséquence, les taux de natalité et de mortalité peuvent être modifiés. Dans un environnement fragmenté, le taux de mortalité peut aussi augmenter du fait d'une pression de prédation accrue (Villafuerte *et al.*, 1997, Aponte *et al.*, 2003). L'ajustement de l'utilisation de l'espace constitue également une des réponses à la fragmentation de l'habitat (Ims *et al.*, 1993), liée ici encore à des variations de la disponibilité alimentaire. Il peut ainsi influencer sur la surface du domaine vital (Menon et Poirier, 1996 ; Estrada *et al.*, 1999, 2002 ; Onderdonk et Chapman, 2000 ; Irwin, 2008) et donc sur la densité de population (Tutin *et al.*, 1997 ; Estrada *et al.*, 1999, 2002 ; Singh *et al.*, 2002 ; Irwin, 2008). L'augmentation de la compétition alimentaire peut également provoquer des modifications de la composition des groupes et notamment de leur taille optimale (Menon et Poirier, 1996 ; Onderdonk et Chapman, 2000 ; Umapathy et Kumar, 2000 ; Singh *et al.*, 2002). Enfin, les phénomènes de dispersion peuvent être restreints du fait du caractère discontinu de l'habitat et des contacts réduits entre groupes voisins (Umapathy et Kumar, 2000 ; Banks *et al.*, 2005). L'évaluation des changements démographiques chez les populations de Primates est donc primordiale pour 3 raisons distinctes. Premièrement, l'évolution des taux de mortalité et de natalité peuvent refléter un stress alimentaire dont les implications ne sont visibles qu'à long terme, et qui peut, de ce fait, être difficilement détectable par des observations comportementales. Deuxièmement, l'évolution du taux de mortalité peut également être imputable aux modifications de la pression de prédation au sein de l'habitat fragmenté. Troisièmement, l'altération des phénomènes de dispersion peut révéler l'incapacité de la population à maintenir les flux d'individus nécessaires au brassage génétique. Ces différents facteurs peuvent affecter la persistance des populations dans les habitats fragmentés et mener à leur extinction, soit

directement par l'instabilité démographique qu'ils confèrent (Lande, 1988, 1998 ; Mills et Smouse, 1994), soit indirectement par les conséquences génétiques qu'ils impliquent (consanguinité, faible diversité génétique : Gaines *et al.*, 1997). Comme les effets de la fragmentation forestière sur les paramètres démographiques d'une population peuvent être longs à se mettre en place, la seule présence d'une espèce au sein d'un fragment forestier ne signifie pas que la population soit viable sur du long terme.

### **Les méthodes d'évaluation de viabilité**

Pour évaluer la viabilité d'une population dans un habitat fragmenté, le suivi à long terme d'individus connus permet d'obtenir des données sur la natalité, la mortalité et les migrations, données nécessaires à l'estimation du taux de croissance de la population. Cependant, le temps requis pour accumuler ces données chez les espèces dont les paramètres vitaux sont lents, tels que les Primates, est souvent long comparativement au phénomène de déforestation qui tend à s'accélérer (Irwin, 2008). D'autre part, l'utilité des recensements a été démontrée pour recueillir des données relatives à la richesse en espèces et les densités de population au sein d'habitats fragmentés (Lehman *et al.*, 2006b). Cependant, à moins d'être répétés dans le temps, ils n'apportent que peu de données concernant les paramètres vitaux d'une population. Une approche intermédiaire consiste à comparer une même espèce dans un habitat fragmenté et dans un habitat continu. Sous certaines réserves, les éventuelles différences observées pourront être attribuées à l'adaptation à la fragmentation de l'habitat (Irwin, 2006). Chez les Primates, peu de données sont disponibles quant aux changements démographiques causés par la fragmentation forestière, aussi plusieurs auteurs ont utilisé cette dernière approche. Ainsi, Umaphy et Kamar (2000) et Singh *et al.* (2002), en étudiant la démographie de populations de macaques à queue de lion (*Macaca silenus*) dans une forêt fragmentée et dans une forêt continue, ont mis en évidence des différences significatives entre différents paramètres démographiques. Ils ont montré notamment que lorsque la taille des fragments forestiers diminue, la taille des groupes augmente, la sex-ratio des adultes tend à être plus variable et le taux de natalité plus faible. Les auteurs ont proposé 2 hypothèses explicatives : i) la moindre disponibilité et/ou qualité des ressources dans les fragments serait à l'origine de la diminution du taux de reproduction ; ii) les contraintes spatiales, qui restreignent les possibilités de dispersion des mâles, affectent la sex-ratio et augmentent le nombre de mâles par groupe. A l'inverse, Onderdonk et Chapman (2000) ont observé chez le colobe guereza (*Colubus guereza*) une diminution de la taille des groupes dans les zones fragmentées. Selon ces auteurs, elle s'expliquerait par la réduction des surfaces des domaines vitaux, mais aucune donnée concernant la composition des groupes ou les phénomènes de dispersion n'est présentée. Concernant les lémuriniens, pour mettre en évidence les impacts de la fragmentation forestière sur le propitèque à diadème (*Propithecus diadema*), Irwin (2006) a comparé 2 groupes d'une forêt continue et 2 groupes d'une forêt fragmentée. L'étude démographique a révélé qu'au sein des fragments forestiers, la surface des domaines vitaux est plus restreinte, le taux de mortalité des immatures est plus élevé du fait d'une prédation accrue et les mécanismes de dispersion sont modifiés.

D'après ces quelques études, il semble que les réponses adaptatives à la fragmentation de l'habitat peuvent diverger d'une espèce à l'autre. Pour mieux comprendre les conséquences de ce phénomène, de telles comparaisons doivent être réalisées sur d'autres espèces. Dans la présente étude, cette approche comparative a été appliquée en prenant comme site de référence le Parc National de Ranomafana dont la forêt est de type continu et comme site d'étude la zone forestière fragmentée de Ialatsara, proche de Ranomafana. Le Parc National de Ranomafana est situé à 25 km à l'est de Fianarantsoa (21°16'S, 47°20'E). Il est constitué d'une forêt naturelle de type tropical humide de moyenne altitude (500-1500m). Certaines zones de cette forêt ont été exploitées mais de manière sélective, seuls certains arbres ayant été coupés. La continuité de cet habitat a été préservée et il

peut, de ce fait, être considéré comme intact. Dans cet environnement, la communauté de *Propithecus edwardsi* étudiée par Wright depuis plus de 20 ans constitue le système de référence pour évaluer les effets de la fragmentation forestière sur la communauté présente à Ialatsara. Les données de référence proviennent principalement de 2 études : la première concerne 3 groupes sur un suivi de 9 ans (Wright, 1995) et la seconde concerne 4 groupes sur un suivi de 14 ans (Pochron *et al.*, 2004).

Parallèlement à l'étude démographique, nous avons réalisé une étude génétique pour évaluer la structure génétique de la communauté de *Propithecus edwardsi* à Ialatsara et en apprécier la diversité.

### **Diversité génétique et fragmentation forestière**

De nombreuses espèces de Primates vivent en populations de taille restreinte (Eudey, 1987 ; Mittermeier *et al.*, 1992), sont soumises à des goulots d'étranglement (Mittermeier *et al.*, 2005 ; Goossens *et al.*, 2006) ou vivent dans des habitats fragmentés (Pope, 1996 ; Miller *et al.*, 2004 ; Anderson *et al.*, 2007). Jusqu'à récemment, il était communément accepté que l'implication des facteurs démographiques et environnementaux sur l'extinction des petites populations était plus importante que celle des facteurs génétiques (Lande, 1988 ; Caro et Laurenson, 1994 ; Caughley, 1994). Bien que la diversité génétique soit depuis longtemps reconnue comme un élément primordial pour la valeur adaptative et la viabilité d'une population (Frankel, 1974 ; Wright, 1977), les facteurs démographiques et environnementaux ont toujours été considérés comme une menace plus immédiate pour la persistance d'une population. Cependant, des études récentes suggèrent que la diminution de la variabilité génétique au sein d'une population réduit ses capacités d'adaptation et peut de ce fait augmenter le risque d'extinction (Amos et Hardwood, 1998 ; Srikwan et Woodruff, 2000 ; Amos et Balmford, 2001 ; Reed et Frankham, 2003 ; Frankham, 2005). Selon Orians (1997), le taux évolutif potentiel d'une population serait proportionnel à la quantité d'information génétique disponible. La diversité génétique d'une population dépend de 3 paramètres : son effectif efficace (Lacy, 1993), son aire de répartition et le taux de migration des individus (Gibbs, 2001). Ces différents paramètres sont influencés par la destruction des habitats, principale menace pour la biodiversité (Davies *et al.*, 2001 ; Tilman *et al.*, 2002 ; Foley *et al.*, 2005) et qui résulte en réalité de la combinaison de 2 processus : leur perte et leur fragmentation. Ces 2 processus ont des implications différentes sur les populations. La perte d'habitat entraîne la diminution de sa capacité d'accueil. Sa fragmentation implique une diminution de la connectivité entre les tâches d'habitat résiduelles. Il s'ensuit une diminution de la densité des populations inféodées à cet habitat, ainsi que du taux et des distances de migration entre les populations, alors plus ou moins isolées (Amos et Hardwood, 1998). La diminution des effectifs entraîne ainsi une perte de variabilité génétique dans les sous-populations qui, sous l'effet de dérive génétique, se différencient peu à peu de la population d'origine, mais aussi les unes des autres (Wright, 1931 ; Lande et Barrowclough, 1987 ; Nei, 1987 ; Kawatta, 1997 ; Dudash et Fenster, 2000). De telles populations sont de ce fait plus susceptibles de s'éteindre (England *et al.*, 2003 ; Reed et Frankham, 2003 ; Spielman *et al.*, 2004).

A Madagascar, la plupart des espèces sont très sérieusement menacées par la perte et la fragmentation de l'habitat (Mittermeier *et al.*, 2005). De nombreuses études ont montré les impacts négatifs de la fragmentation forestière sur la richesse en espèces de différents milieux (Ganzhorn *et al.*, 2003 ; Scott *et al.*, 2006 ; Dunham *et al.*, 2008). Cependant, du fait du peu d'études disponibles, les conséquences de ces processus sur la structure génétique des populations restent encore peu comprises. Pourtant, les études génétiques des populations sont cruciales pour déterminer les priorités de conservation (Banks *et al.*, 2005 ; Goossens *et al.*, 2005, 2006 ; Quéméré *et al.*, 2009). La

station forestière de Ialatsara faisait partie à l'origine de la frange occidentale du Parc National de Ranomafana. A cause de la déforestation, elle s'en est peu à peu isolée. Il est donc probable que la communauté actuellement présente au sein de la station soit issue de la population présente à Ranomafana. Du fait de l'effet de dérive génétique, il est possible que la structure génétique de la communauté de Ialatsara diverge à présent de celle de la population présente à Ranomafana, d'autant plus que l'isolement date d'environ 30 ans (Daniel Rajaona, comm. pers.).

### **Appréciation de la diversité génétique par la technique RAPD**

Le développement récent de techniques de génétique moléculaire et les progrès technologiques mettent aujourd'hui à notre disposition un grand nombre de marqueurs génétiques qui permettent de déterminer la structure génétique des populations et d'identifier les variations entre les individus (Harry, 2001). Parmi les techniques basées sur l'utilisation de marqueurs moléculaires, la RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA), développée conjointement par Williams *et al.* (1990) et Welsh et McClelland (1990), consiste à amplifier aléatoirement *in vitro* un grand nombre de séquences d'ADN et permet ainsi de révéler des différences génétiques entre les individus. Par cette technique simple, efficace et rapide, de nombreux marqueurs polymorphes peuvent être révélés à partir de faibles quantités d'ADN. Elle permet ainsi d'obtenir une bonne représentation du génome (Hadrys, 1992 ; Lynch et Milligan, 1994). Depuis sa mise au point, elle a été largement utilisée et s'est montrée efficace pour étudier le génome de différentes espèces animales (serpents : Gibbs *et al.*, 1994 ; oiseaux : Paterson et Snyder, 1999 ; poissons : Bardakci et Skibinski, 1994 ; mammifères : Semynova *et al.*, 2002 ; Bowland *et al.*, 2001). Concernant les Primates, elle a été utilisée chez plusieurs espèces de macaques (Vernesi *et al.*, 2000), chez le rhinopithèque brun (*Rhinopithecus bieti*) (Lan *et al.*, 1995) et chez différentes espèces de lémuriens (le grand lépilémur (*Lepilemur mustelinus ruficaudatus*) : Leipoldt *et al.*, 1996 ; le petit microcèbe (*Microcebus murinus*), le lémur noir (*Eulemur macaco macaco*) : Neveu, 1997 ; Gachot-Neveu et Rumpler, 2001 ; le lémur noir aux yeux bleu turquoise (*Eulemur macaco flavifrons*) : Fausser *et al.*, 2000 ; le lépilémur du nord (*Lepilemur septentrionalis*) et le lépilémur à dos gris (*Lepilemur dorsalis*) : Ravaoarimanana *et al.*, 2001). Enfin, cette technique peut être utilisée sans connaissance préalable du génome (Welsh et McClelland, 1990 ; Williams *et al.*, 1990). Lorsque la présente étude a commencé, aucune analyse génétique n'avait été menée sur *Propithecus edwardsi* et la technique RAPD a donc semblé la plus appropriée.

Dans la station forestière de Ialatsara, l'étude de *Propithecus edwardsi* a débuté en 2005. L'identification de tous les individus a permis de mettre en place un suivi démographique toujours en cours aujourd'hui, et les analyses génétiques ont concerné les 60 individus présents au sein de la station de 2005 à 2008. L'intérêt de cette étude consiste à associer une approche démographique et une approche génétique pour comprendre le fonctionnement de la communauté de *Propithecus edwardsi* à Ialatsara et évaluer ses capacités d'adaptation dans une forêt fragmentée. De telles données sont primordiales pour optimiser les efforts de conservation en vue de maintenir, voire d'accroître cette communauté.

**Le premier objectif** de ce travail est d'évaluer l'existence d'ajustements démographiques liés à la fragmentation de l'habitat. Pour cela, nous avons comparé les paramètres démographiques (effectif, surface des domaines vitaux, composition des groupes, natalité, et mortalité) de la communauté de *Propithecus edwardsi* de la forêt fragmentée de Ialatsara avec ceux de la population présente à Ranomafana, dont la forêt continue constitue l'environnement de référence.

**Le deuxième objectif** est d'évaluer la structure génétique de l'ensemble des individus présents en 2005, et d'en apprécier la diversité en comparaison avec d'autres espèces de Primates.

**Le troisième objectif** est de déterminer l'existence d'éventuels regroupements en fonction de la distribution géographique des parcelles. Pour cela, les structures génétiques de l'ensemble des individus présents au sein d'une même parcelle en 2005 ont été comparées entre elles et la structure génétique de l'ensemble de la communauté.

Enfin, **le dernier objectif** est d'estimer l'évolution de la diversité génétique sur la période considérée 2005-2008 et de quantifier précisément la contribution des nouveaux individus selon leur mode de recrutement à l'échelle de chaque parcelle et à l'échelle de la communauté dans son ensemble.

# Méthodes

---

## I/ Analyse démographique

Les paramètres démographiques ont été déterminés à partir des données obtenues à l'issue des captures et à partir des résultats du suivi démographique.

### A- Suivi démographique

Le suivi démographique a consisté en un relevé hebdomadaire de chacun des 8 groupes, localisés par radiotélémetrie. Tous les événements influant sur la structure et l'évolution de la communauté (naissance, immigration, émigration, mort) ont ainsi été répertoriés et datés à une semaine près, de mars 2006 à octobre 2008. Dans le présent chapitre, les termes d'immigration et d'émigration sont utilisés à l'échelle de la communauté. Les événements d'immigration font référence aux individus inconnus, probablement originaires de parcelles situées hors des limites de la station, qui ont intégré la communauté au cours de l'étude. Les événements d'émigration concernent les individus qui ont quitté leur groupe et pour lesquels aucune information relative à leur devenir n'a été recueillie. Il est de ce fait probable que ces individus aient immigré hors des limites de la station.

### B- Effectif de la communauté

L'effectif de la communauté a été évalué en mai 2005 et en mai 2008. Il varie en fonction de l'équilibre entre les processus de recrutement (natalité et immigration) et les processus de disparition (mortalité et émigration) :

$$N_t = N_{t-1} + (n+i-m-e)$$

$N_t$  et  $N_{t-1}$  étant les effectifs de la population à la fin et au début de l'intervalle de temps considéré,  $n$ ,  $i$ ,  $m$  et  $e$ , les nombres respectivement de naissances, d'immigrants, de décès et d'émigrants, enregistrés dans l'intervalle.

A partir de ces résultats, nous pouvons calculer le taux de croissance par individu ( $r$ ), qui caractérise la croissance d'une communauté au cours d'intervalles successifs de même durée :

$$r = \frac{N_t - N_{t-1}}{N_{t-1}}$$

L'effectif de la communauté au temps  $t$ , étant donné par la relation :

$$N_t = N_{t-1} + rN_{t-1}$$

### C- Estimation des domaines vitaux

Les domaines vitaux ont été évalués au moyen de relevés GPS pour les 4 groupes qui ont fait l'objet d'observations comportementales régulières : G4, G5, G7 et G8 (chapitre 3). De janvier 2007 à octobre 2008, lors de chaque journée d'observation, 3 points ont été enregistrés en début, milieu et fin de journée. Pour chacun des 4 groupes,  $145 \pm 5$  points de localisation ont été utilisés pour déterminer leurs domaines vitaux. Les données ont été traitées avec le logiciel ArcView v3.2 selon 2 méthodes, celle du polygone convexe minimum (MCP) et celle du Kernel. Pour tous les calculs, les

zones hors forêt naturelle ont été exclues de la détermination finale des domaines vitaux, les propithèques de Milne-Edwards étant entièrement dépendants de la forêt naturelle.

### **1- Méthode du polygone convexe minimum**

Les domaines vitaux des 4 groupes ont été déterminés à partir de l'ensemble des points de localisation (MCP 100%). Cette méthode est non statistique (Mohr, 1947) et ne rend pas compte de l'espace réellement utilisé par les animaux. En effet, elle est fortement influencée par les points périphériques (Harris *et al.*, 1990), et les domaines vitaux déterminés englobent de ce fait des zones non utilisées plus ou moins importantes. Elle n'est en général utilisée que pour permettre les comparaisons avec les études des auteurs précédents. En effet, dans le Parc National de Ranomafana, la détermination des domaines vitaux a été réalisée par cette méthode (Wright, 1987).

### **2- Méthode du Kernel**

Cette méthode probabiliste permet d'obtenir une estimation continue de la distribution de l'activité du groupe à partir de données de localisation discrètes. En utilisant 95% des localisations, les points périphériques considérés comme « exploratoires » sont éliminés. Elle caractérise ainsi la structure interne du domaine vital, rendant compte de l'intensité d'utilisation de différentes régions dans l'espace. L'estimation se base sur la fréquence de distribution relative bidimensionnelle des points de localisation d'un groupe sur une période de temps (van Winkle, 1975 ; Worton, 1989).

## **D- Composition des groupes**

Les résultats concernent la période de mars 2006 à octobre 2008. Seuls les 8 groupes présents au début de l'étude sont pris en compte et les classes d'âge sont celles décrites par Pochron et Wright (2003) :

- Bébé : individu ayant moins de 1 an.
- Juvénile :
  - femelle : individu ayant entre 1 et 3.5 ans ;
  - mâle : individu ayant entre 1 et 4 ans.
- Adulte :
  - femelle : individu ayant 3.5 ans et plus ;
  - mâle : individu ayant 4 ans et plus.

Les femelles sont considérées comme adultes avant les mâles car l'âge de première reproduction est de 4 ans, indiquant qu'elles peuvent s'accoupler à l'âge de 3.5 ans contrairement aux mâles (Pochron et Wright, 2003).

Pour comparer les groupes de lalatsara à ceux du Parc National de Ranomafana, nous avons évalué le nombre d'adultes des 2 sexes au mois de décembre, pic de la saison de reproduction, en 2006 et 2007. En effet, aucun phénomène de dispersion ne se produit au cours de ce mois pendant lequel la composition du groupe est donc la plus stable (Pochron *et al.*, 2004).

## **E- Natalité**

L'âge de première reproduction est de 4 ans pour les femelles. Le taux de natalité par an et par femelle est égal au nombre de naissances divisé par le nombre de femelles, d'au moins 4 ans, qui sont potentiellement reproductrices (Wright, 1995).

## **F- Mortalité**

### **1- Taux de mortalité des juvéniles et des adultes**

Le taux de mortalité des juvéniles et des adultes est difficile à évaluer du fait de l'incertitude relative au devenir d'un individu qui disparaît de son groupe : il peut être mort ou avoir dispersé. Il paraît improbable de retrouver un individu mort dans la forêt s'il n'est pas équipé d'un collier émetteur.

### **2- Taux de mortalité infantile**

Il est à noter qu'aucun bébé n'a été retrouvé mort, mais tous ceux qui ont disparu brusquement de leur groupe avant d'avoir atteint l'âge d'1 an ont été considérés comme morts, les événements de dispersion n'ayant pas lieu d'être avant cet âge.

Le taux de mortalité infantile est calculé pour l'ensemble des 3 années (de 2005 à 2007). Il est égal au nombre d'individus morts avant d'avoir atteint l'âge d'un an divisé par le nombre de naissances.

## **II/ Analyse génétique**

Les analyses génétiques ont concerné les 60 individus présents entre 2005 et 2008. Elles ont été réalisées par le Dr. H. Gachot-Neveu au Département d'Ecologie Physiologie et Ethologie (DEPE) de l'Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien (IPHC) de Strasbourg.

### **A- Prélèvement et conservation des échantillons**

Les prélèvements (tissus, sang et poils) ont été réalisés sur tous les individus capturés (60) entre novembre 2005 et mai 2008. Les 43 individus présents en 2005 ont été prélevés entre novembre 2005 et juin 2006. Les bébés nés en 2006 et 2007 ont été prélevés respectivement en mai 2007 et mai 2008, lorsqu'ils avaient atteint l'âge d'un an. Enfin, les individus immigrants ont été prélevés en 2008.

Tous ces prélèvements ont été exportés en France. Pour les analyses génétiques, seuls les prélèvements de tissus ont été utilisés. Ils ont été conservés à sec à -20°C jusqu'à l'extraction de l'ADN.

### **B- Extraction de l'ADN génomique**

Pour extraire l'ADN des échantillons prélevés, les fragments de tissus sont digérés par une enzyme, la protéine Kinase (pK). Cette enzyme lyse les membranes cellulaires et digère les protéines liées à l'ADN, qui est ainsi libéré dans le milieu. L'ADN est ensuite purifié de toutes les substances potentiellement inhibitrices de la réaction d'amplification ultérieure, au moyen de solvants organiques et minéraux (phénol et/ou chloroforme) (Sambrook *et al.*, 1989). Puis il est précipité en présence d'acétate de sodium et d'alcool absolu qui est ensuite éliminé : les culots secs d'ADN sont alors mis en solution dans du tampon TE 20:1.

### **C- Technique d'amplification aléatoire de l'ADN ou RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA)**

#### **1- Principe de la technique RAPD**

La technique RAPD (Welsh et McClelland, 1990 ; Williams *et al.*, 1990) permet l'amplification aléatoire *in vitro* de séquences d'ADN par une réaction de PCR (Polymerase Chain Reaction) (Mullis *et al.*, 1987) et ainsi, l'augmentation considérable de la quantité d'ADN dont on dispose initialement.

Les marqueurs RAPD, générés par PCR, permettent d'examiner les variations génomiques sans connaissance préalable des séquences d'ADN (Welsh et Mc Clelland, 1990 ; Williams *et al.*, 1990 ; Hadrys, 1992). Le nombre et la taille des fragments amplifiés dépendent des caractéristiques de l'amorce utilisée dont la taille est généralement de 10 nucléotides (Williams *et al.*, 1990). Les sites d'hybridation de ces amorces sont distribués au hasard dans le génome et les différents produits d'amplification révèlent un polymorphisme détecté par l'absence ou la présence de fragments. Les multiples exemplaires de l'amorce se fixent sur chacun des 2 brins de l'ADN selon leur complémentarité de séquence avec des régions inconnues (codantes ou non) du génome (Lynch et Milligan, 1994).

Cette technique comporte 3 étapes : la dénaturation de l'ADN, l'hybridation de l'amorce et l'élongation du brin à partir de l'amorce. La succession de ces 3 étapes constitue un cycle d'amplification de l'ADN ( $n=1$ ) au terme duquel chaque fragment amplifié est présent à  $2^1$  exemplaires. Les produits amplifiés sont utilisés au cycle suivant comme ADN matrice. Ainsi, à l'issue de  $n$  cycles, chaque fragment est copié  $2^n$  fois. Plusieurs répétitions de cycles permettent l'amplification exponentielle de chaque fragment. Quant à la longueur des fragments amplifiés, elle correspond à la distance entre 2 sites d'hybridation de l'amorce. L'amplification aléatoire de l'ADN génomique produit donc des fragments d'ADN de tailles différentes en fonction du nombre de sites d'hybridation de l'amorce utilisée et de leur localisation sur le génome. La réaction d'amplification a lieu dans un thermocycle (Mastercycler® gradient, Eppendorf).

Le protocole expérimental utilisé dans la présente étude est détaillé par Neveu (1997).

## 2- Choix des amorces

Le choix des amorces s'appuie sur leur spécificité et leur aptitude à générer de manière reproductible un maximum de bandes facilement identifiables et dénombrables. Il s'effectue d'après les résultats obtenus sur 2 individus qui ont été testés avec 80 amorces utilisées sous forme de kits A, E, H et autres (Operon technologies Inc., Alameda, CA).

Pour l'analyse, seuls sont pris en compte les fragments dont la taille est comprise entre 300 et 2000 paires de bases (pb) environ. En effet, il existe une incertitude quant aux fragments supérieurs à 2000 pb qui peuvent correspondre à des fragments amplifiés, à l'ADN génomique matrice ou à la polymérisation de plusieurs petits fragments. Il en est de même concernant les fragments de moins de 300 pb : ce sont soit des amorces excédentaires et agrégées entre elles, soit des fragments partiellement amplifiés suite à des erreurs de l'enzyme utilisée, la Taq ADN polymérase (Pääbo *et al.*, 1990).

Dans la présente étude, 4 amorces ont été choisies. Elles ont permis de révéler au total 57 bandes, chacune d'entre elles ayant révélé entre 8 et 20 sites « RAPD » exploitables :

- A 18 : 13 bandes
- H 05 : 16 bandes
- H 18 : 8 bandes
- L 07 : 20 bandes

Les 57 bandes représentent le nombre total de sites étudiés ( $N_T$ ) pour l'espèce *Propithecus edwardsi*.

## 3- Analyse électrophorétique et révélation des produits d'amplification

Les produits d'amplification sont ensuite séparés par électrophorèse sur gel d'agarose sous l'influence d'une différence de potentiel électrique. L'ADN étant chargé négativement, les fragments migrent vers l'électrode positive de la cuve à électrophorèse et ce d'autant plus loin que leur taille

est petite (Hartl, 1988). La taille des fragments est évaluée grâce à un marqueur de poids moléculaire (Pst I, Fermentas).

Après migration, les différents fragments sont visualisés sous lumière UV, grâce au bromure d'éthidium. Ce composé, incorporé au gel lors de sa préparation, s'intercale entre les 2 brins d'ADN, formant ainsi un complexe fluorescent visible sous UV. Le gel est révélé puis photographié sous transilluminateur UV, par le système Ebox (Vilbert-Lourmat, 2004).

## **D- Analyse des résultats**

### **1- Interprétation génétique des marqueurs RAPD**

Les marqueurs RAPD suivent la loi de ségrégation mendélienne (Bardakci et Skibinski, 1994) selon laquelle au cours de la méiose, il y a partage des allèles entre les gamètes distincts et un individu hérite au hasard de 2 allèles, l'un d'origine maternelle et l'autre d'origine paternelle. Les marqueurs RAPD peuvent donc être considérés comme des marqueurs génétiques (Bardakci et Skibinski, 1994). De plus, les marqueurs RAPD sont dominants (Lynch et Milligan, 1994). Pour un locus à 2 allèles 'A' et 'a', respectivement dominant et récessif, l'absence de bande correspond au génotype 'aa' et la présence d'une bande aux génotypes 'AA' ou 'Aa'. Comme il est impossible de distinguer un individu homozygote dominant 'AA' d'un individu hétérozygote 'Aa' lorsque la bande est présente dans les profils (Clark et Lanigan, 1993), l'analyse est basée sur la fréquence des homozygotes récessifs 'aa'.

L'analyse des profils individuels repose sur les 3 conditions suivantes (Clark et Lanigan, 1993) :

- Les allèles de loci différents ne co-migrent pas et les fragments d'ADN de taille identique sont alléliques et n'apparaissent pas par mutations indépendantes ;
- L'absence d'amplification d'un fragment est due à la substitution de quelques nucléotides au niveau des sites d'hybridation de l'amorce plutôt qu'à des insertions ou des délétions ;
- La divergence nucléotidique calculée ne devra pas dépasser 10% puisque seules des substitutions de quelques nucléotides sont supposées avoir lieu.

Lynch et Milligan (1994) rapportent que la plupart des utilisateurs de la technique considèrent ces conditions remplies.

### **2- Classification hiérarchique : analyse interindividuelle**

A chaque fragment révélé correspond un « locus ». Le polymorphisme à ce locus consiste en la présence ou l'absence du fragment. Pour chaque amorce, tous les fragments de taille comprise entre 300 et 2000 pb sont dénombrés. Par la suite, les bandes présentes dans le profil de chaque individu seront codées (1) et les bandes absentes seront codées (0). Ce codage binaire permet de comparer les différents profils génétiques des individus, 2 à 2. Il s'effectue grâce au logiciel BIO 1D ++ (Vilbert Lourmat BIO-GENE 11.9, 2004).

Pour cette analyse, les individus sont considérés par dyades, c'est-à-dire 2 à 2, avec toutes les combinaisons possibles, par le logiciel STATISTICA™ (Statsoft Inc., 1993). Les distances génétiques (euclidiennes) entre les individus sont représentées grâce à une classification hiérarchique. Ainsi, plus les individus sont apparentés et plus la distance euclidienne est faible. Le chevauchement parfait entre les regroupements génétiques de la classification génétique et l'appartenance à une parcelle, reflèterait un fort isolement génétique au sein de chaque parcelle. A l'inverse, si aucun regroupement n'est observé, cela indiquerait que les individus ont une répartition homogène sur l'ensemble de la station et qu'il devrait exister un flux génique non négligeable entre les parcelles.

### 3- Analyse qualitative : variabilité intragroupe et divergence intergroupe

L'analyse qualitative de la structure génétique permet d'estimer la répartition des allèles dans une population, par l'estimation d'un indice de diversité nucléotidique au sein d'un groupe (ou variabilité intragroupe :  $p_i$ ). Cette variabilité intragroupe est calculée à l'aide du programme informatique RAPDDIP (Clark, 1985). Cette estimation est basée sur le calcul du nombre de bandes communes à plusieurs individus comparés 2 à 2, par l'intermédiaire d'un indice de similarité entre individus d'un même groupe (S) :

$$S = \frac{2 n_{xy}}{(n_x + n_y)}$$

avec,  $n_{xy}$  : nombre de bandes partagées entre les individus x et y,  
 $n_x$  : nombre de bandes présentes chez l'individu x,  
 $n_y$  : nombre de bandes présentes chez l'individu y.

L'analyse qualitative de la structure génétique par le logiciel RAPDDIP permet aussi d'estimer la répartition des allèles entre les différentes parcelles grâce au calcul de la divergence nucléotidique (ou divergence intergroupe :  $d_i$ ), par l'intermédiaire d'un indice de similarité entre plusieurs groupes (F) :

$$F = \frac{\sum_i \sum_j n_{A_i B_j}}{(N_B \sum_i n_{A_i} + N_A \sum_j n_{B_j})}$$

avec,  $n_{A_i B_j}$  : nombre de bandes partagées par l'individu i du groupe A et l'individu j du groupe B,  
 $n_{A_i}$  : nombre de bandes de l'individu i dans le groupe A,  
 $n_{B_j}$  : nombre de bandes de l'individu j dans le groupe B,  
 $N_A$  : nombre d'individus du groupe A,  
 $N_B$  : nombre d'individus du groupe B.

Le programme RAPDDIP donne pour chaque valeur de  $p_i$  et  $d_i$ , l'erreur standard (SE) du calcul effectué. Cette erreur standard ne permet pas de quantifier les dispersions des individus du groupe étudié autour de la valeur moyenne de  $p_i$  ou  $d_i$  calculée. La variance ( $s^2$ ) estime cette dispersion dans le groupe. Elle se calcule par la formule suivante :

$$s^2 = \frac{n(n-1)}{2} \times SE^2$$

avec,  $n$  : effectif du groupe étudié,  
 SE : erreur standard.

### 4- Analyse quantitative : estimation de l'homozygotie et du nombre de sites monomorphes

L'analyse quantitative de la structure génétique, par l'observation directe de la répartition des bandes amplifiées, permet de quantifier le polymorphisme génétique des individus de la population étudiée. Selon l'équilibre de Hardy-Weinberg, pour un site d'amplification donné, le nombre de bandes absentes dans la population estime la fréquence des homozygotes récessifs ( $N_{aa}$ ) à partir de laquelle nous pouvons calculer la fréquence des homozygotes dominants ( $N_{AA}$ ) :

$N_{aa}$  : fréquence des bandes absentes à un site  $i$  = fréquence des homozygotes récessifs ( $=q^2$ )

$N_{AA}$ : fréquence des homozygotes dominants ( $=p^2$ ), au site  $i$ , or  $p+q = 1$ , donc  $N_{AA} = (1-q)^2$

Ces 2 fréquences nous permettent de calculer le taux d'homozygotie du groupe, ou homozygotie ( $h_i$ ) à un site donné  $i$  :

$$h_i = N_{aa} + N_{AA}$$

$$h_i = q^2 + p^2$$

$$h_i = q^2 + (1 - q^2)$$

$$\text{d'où } h_i = N_{aa} + (1 - \sqrt{N_{aa}})^2$$

Ce taux varie de 0.5 (quand  $p=q=0.5$ ) à 1 quand l'un des 2 allèles est fixé ( $p=1$  ou  $q=1$ ). Plus ce taux est proche de 1, plus le groupe a perdu de l'information génétique à ce site, puisqu'il aura perdu l'un ou l'autre allèle.

La moyenne de ce taux pour le groupe ou homozygotie moyenne ( $h_m$ ) est une estimation du degré de consanguinité du groupe. Plus ce taux est élevé, plus les individus du groupe sont consanguins. Pour l'ensemble du groupe et l'ensemble des sites étudiés ( $N_T = 57$ ), le taux moyen d'homozygotie ( $h_m$ ) est donné par la formule suivante :

$$h_m = \frac{1}{N_T} \left( \sum_{i=1}^{N_T} h_i \right)$$

Par définition, un site est dit monomorphe si  $p > 0.95$  ou  $q > 0.95$ , c'est-à-dire si  $h_i > 0.90$  (Hartl, 1988).

# Résultats

---

## I/ Analyse démographique

### A- Effectif de la communauté

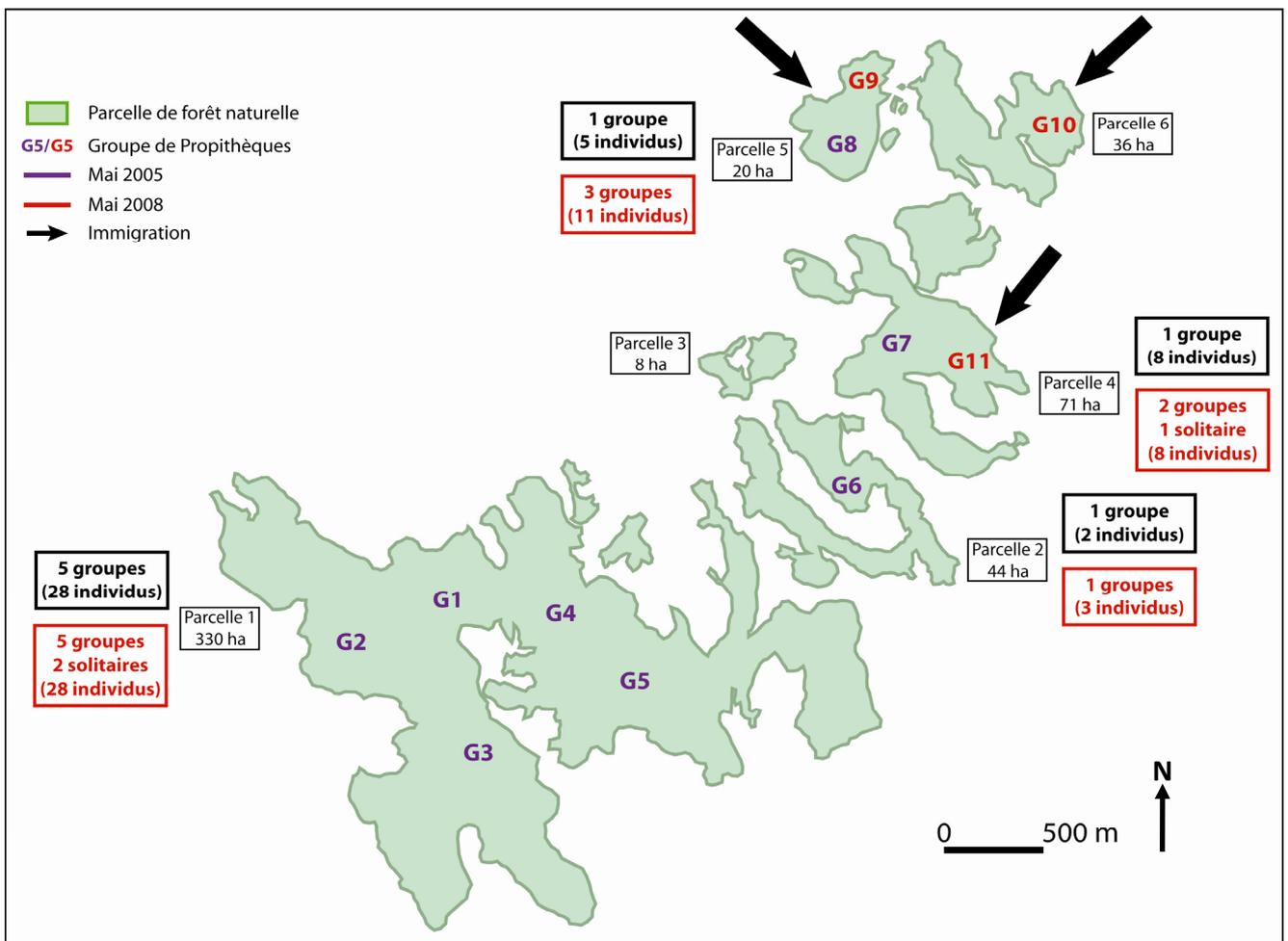
En mai 2005, l'effectif de la communauté est de  $N_{2005} = 43$ . Ces 43 individus sont répartis en 8 groupes sociaux au sein de la station forestière de Ialatsara (figure I.1). La parcelle 1, d'une surface de 330 ha, est la seule à contenir plusieurs groupes (5) incluant 28 individus. Les parcelles 2 (44 ha) et 4 (71 ha) contiennent chacune un groupe, de 2 et 8 individus respectivement et l'ensemble des parcelles 5 (20 ha) et 6 (36 ha) comporte également un groupe de 5 individus. Pour cette raison, dans la suite du document, les parcelles 5 et 6 seront considérées comme une seule et même parcelle : la parcelle 5-6 d'une surface totale de 56 hectares. Seule la parcelle 3, d'une surface de 8 ha, ne contient aucun groupe.

En mai 2008, nous avons de nouveau calculé l'effectif total, sans tenir compte des 4 bébés nés en juin et juillet 2008. Les processus de recrutement font référence aux 22 naissances et aux 4 immigrations, et les processus de disparition aux 11 morts et aux 8 émigrations.

$$N_{2008} = 43 + (22+4-11-8) = 50$$

Les événements d'immigration concernent les individus originaires de parcelles situées hors des limites de la station, qui ont intégré des parcelles situées à l'intérieur de la station : seules les parcelles 4 et 5-6 ont été concernées par ces événements. Les événements d'émigration font référence au phénomène inverse. Sur les 8 individus émigrants, 6 étaient originaires de la parcelle 1. En 2008, le nombre d'individus s'élève donc à 50 dont 3 individus solitaires, les autres étant répartis en 11 groupes (figure I.1). La parcelle 1 (330 ha) contient toujours 28 individus dont 2 individus solitaires, les autres étant répartis en 5 groupes. La parcelle 2 (44 ha) abrite 1 seul groupe de 3 individus, alors que la parcelle 4 (71 ha) inclut à présent 2 groupes de 5 et 2 individus respectivement ainsi qu'un individu solitaire. Enfin, la parcelle 5-6 (56 ha) contient 3 groupes de 6, 3 et 2 individus respectivement. Pour ce dernier comptage, les 8 individus pour lesquels nous n'avons aucune information relative à leur devenir après leur départ du groupe d'origine ne sont pas pris en compte.

Pour l'intervalle de temps 2005-2008 (36 mois), le taux d'accroissement par individu ( $r$ ) est de 0.16.



**Figure I.1 :** Nombre et situation des groupes de propithecus en mai 2005 et mai 2008

Pour chacune de ces 2 années, nous avons calculé la densité de *Propithecus edwardsi* au sein de l'ensemble de la station et au sein de chaque parcelle. Comme l'effectif de la communauté a augmenté en 2008, la densité au sein de l'ensemble de la station est passée de 8.6 à 10 individus/km<sup>2</sup>. Cette augmentation cache cependant des disparités entre les parcelles (Tableau I.1). Au sein des parcelles 1 et 4, la densité est restée stable et elle a légèrement augmenté dans la parcelle 2. Par contre, au sein de la parcelle 5-6, la densité est passée de 8.9 à 19.6 individus/km<sup>2</sup>.

		SFI	Parcelle 1	Parcelle 2	Parcelle 4	Parcelle 5-6
Densité	2005	8.6	8.5	4.5	11.3	8.9
(nb ind/km <sup>2</sup> )	2008	10.0	8.5	6.8	11.3	19.6

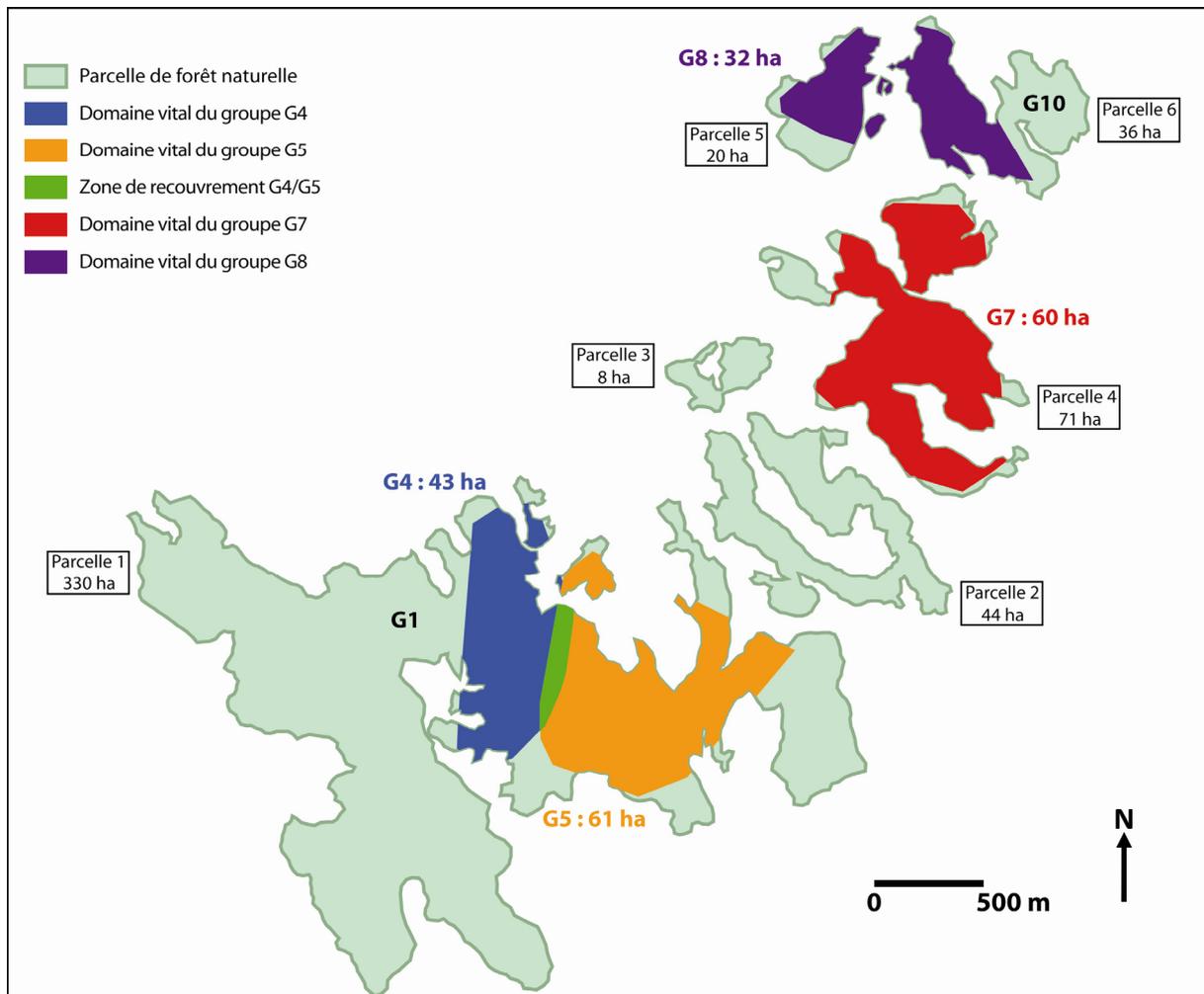
**Tableau I.1 :** Densité de *Propithecus edwardsi* en 2005 et 2008 au sein de l'ensemble de la station et de chacune des parcelles

Ainsi en 2005, sur l'ensemble de la station, la surface disponible pour un individu est de 11.7 hectares. En 2008, elle est de 11.4 hectares sur l'ensemble des parcelles 1, 2 et 4 alors qu'elle n'est plus que de 5.1 hectares sur la parcelle 5-6.

## B- Domaines vitaux

### 1- Méthode du polygone convexe minimum

En utilisant cette méthode, les surfaces des domaines vitaux des groupes 4, 5, 7 et 8 sont respectivement de 43, 61, 60 et 32 ha.



**Figure 1.2 :** Domaines vitaux des groupes 4, 5, 7 et 8 (méthode MCP)

### 2- Méthode du Kernel

En utilisant la méthode du Kernel (95%), les surfaces des domaines vitaux des groupes 4, 5, 7 et 8 sont respectivement de 47, 57, 63 et 36 ha. D'après le tableau I.2, la surface du domaine vital ne dépend pas de la taille maximale du groupe.

	G4	G5	G7	G8
<b>Surface du domaine vital (ha)</b>	47	57	63	36
<b>Taille maximale du groupe</b>	8	5	8	6

**Tableau I.2 :** Surface du domaine vital et taille maximale des groupes 4, 5, 7 et 8

## C- Composition des groupes

### 1- Effectif des groupes

L'effectif total des groupes varie de 3 à 9 individus, le nombre moyen d'individus au sein d'un groupe étant de 5.4 (SD=1.59) (Tableau I.3).

### 2- Effectif et sex-ratio des individus adultes

Les groupes contiennent 2 à 5 individus adultes dont 1 à 3 femelles adultes et 1 à 3 mâles adultes. La moyenne du nombre d'individus adultes au sein d'un groupe est de 3.1 (SD=1.02), dont 1.3 mâles adultes (SD=0.60) et 1.9 femelles adultes (SD=0.72) (Tableau I.3), la sex-ratio étant de 1.0:1.5.

### 3- Effectif et sex-ratio des individus immatures

Les groupes contiennent en moyenne 2.2 individus immatures (SD=0.98) dont 1.5 juvéniles (SD=0.63) et 0.7 bébés (SD=0.70) (Tableau I.3).

Le ratio mâles adultes/femelles adultes/bébés/juvéniles est de 1.0/1.5/0.5/1.2.

	Effectif total	Adultes			Juvéniles			Bébés		
		Total	Femelles	Mâles	Total	Femelles	Mâles	Total	Femelles	Mâles
<b>Moyenne</b>	5.4	3.1	1.9	1.3	1.5	0.4	1.1	0.7	0.4	0.3
<b>SD</b>	1.59	1.02	0.72	0.60	0.63	0.63	0.85	0.70	0.62	0.48

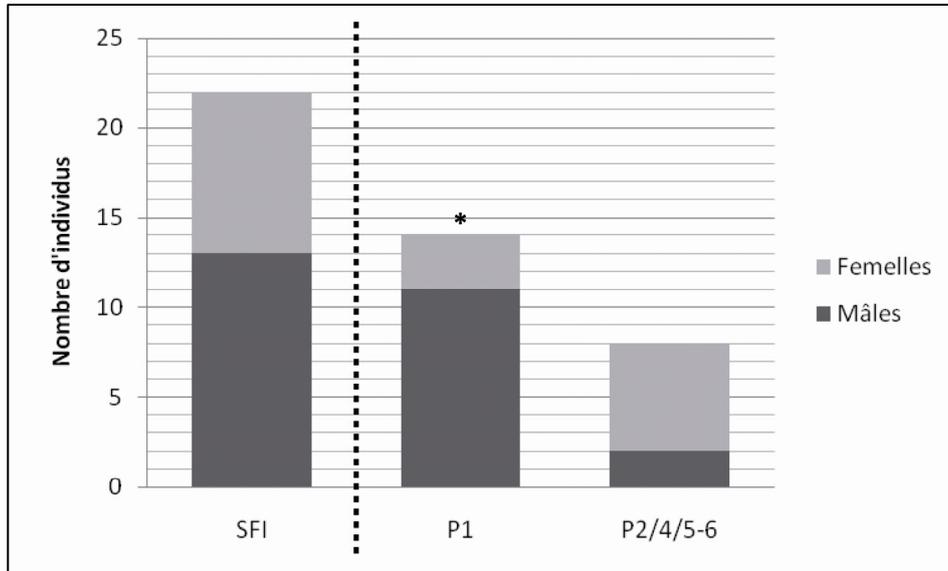
**Tableau I.3 :** Nombre moyen d'individus au sein des groupes de propithèques

Si l'on ne considère que les individus immatures (juvéniles et bébés), sur l'ensemble de la station, la moyenne est de 2.2 (SD=0.98) dont 1.4 mâles (SD=0.89) et 0.8 femelles (SD=0.91). La sex-ratio est de 1.0:0.6.

Or, comme le montre la figure I.3, la proportion de femelles et de mâles diffère lorsque l'on compare la parcelle 1 qui contient plusieurs groupes et l'ensemble des parcelles P2, P4 et P5-6 qui contiennent chacune un groupe.

Sur la parcelle 1, le nombre moyen d'individus juvéniles et bébés est de 2.2 (SD=0.92). Le nombre de mâles (11) est significativement supérieur à celui des femelles (3) (test binomial :  $p=0.02$ ). La sex-ratio (1.0 :0.2) est largement en faveur des mâles.

Sur l'ensemble des parcelles 2, 4 et 5-6, le résultat inverse est observable : le nombre de femelles (6) est supérieur à celui des mâles (2) et la sex-ratio (1.0:2.1) est en faveur des femelles. Ce résultat n'est cependant qu'une tendance, la différence n'étant pas significative.

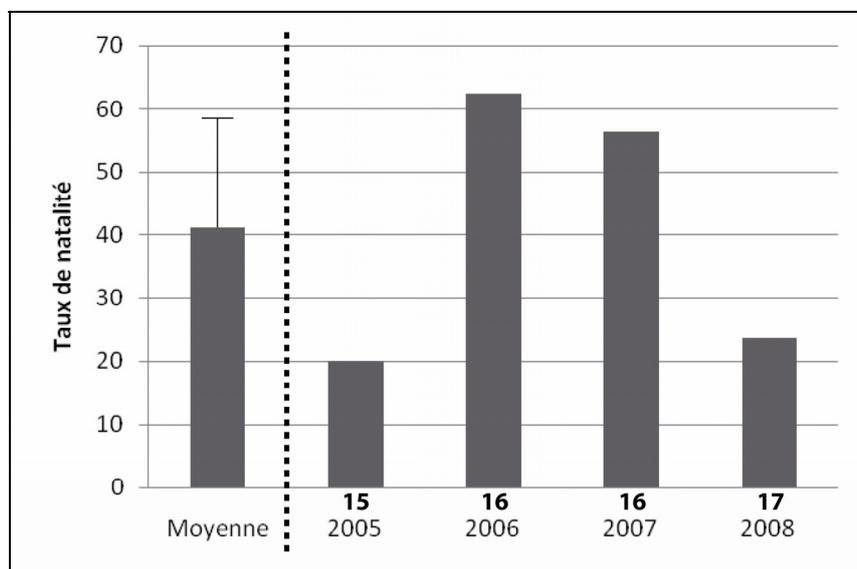


**Figure I.3 :** Proportion des individus immatures femelles et mâles au sein de l'ensemble de la station (SFI), de la parcelle 1 et de l'ensemble des parcelles P2, P4, P5-6 (\* : Test binomial :  $p < 0.05$ )

## D- Natalité

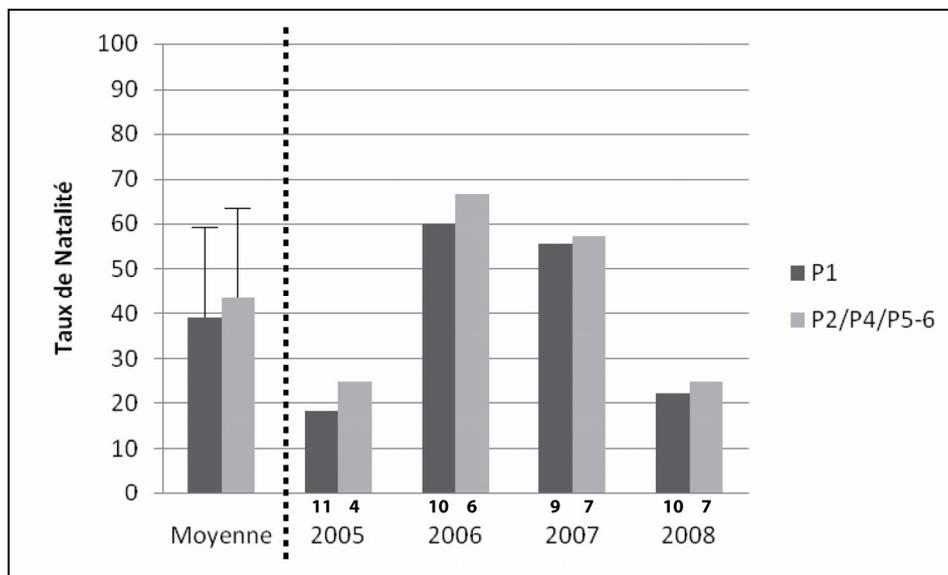
### 1- Taux de natalité

Pour l'ensemble de la communauté, le taux de natalité (TN) est calculé pour chacune des 4 années, de 2005 à 2008. La moyenne est de 41% (SD=21.9). L'écart-type élevé révèle des différences entre les années. En effet, comme l'illustre la figure I.4, le taux de natalité est élevé en 2006 (TN=63%) et 2007 (TN=56%) comparativement à 2005 (TN=20%) et 2008 (TN=24%).



**Figure I.4 :** Taux de natalité de l'ensemble de la communauté  
L'effectif des femelles potentiellement reproductrices est mentionné au dessous de chaque barre.

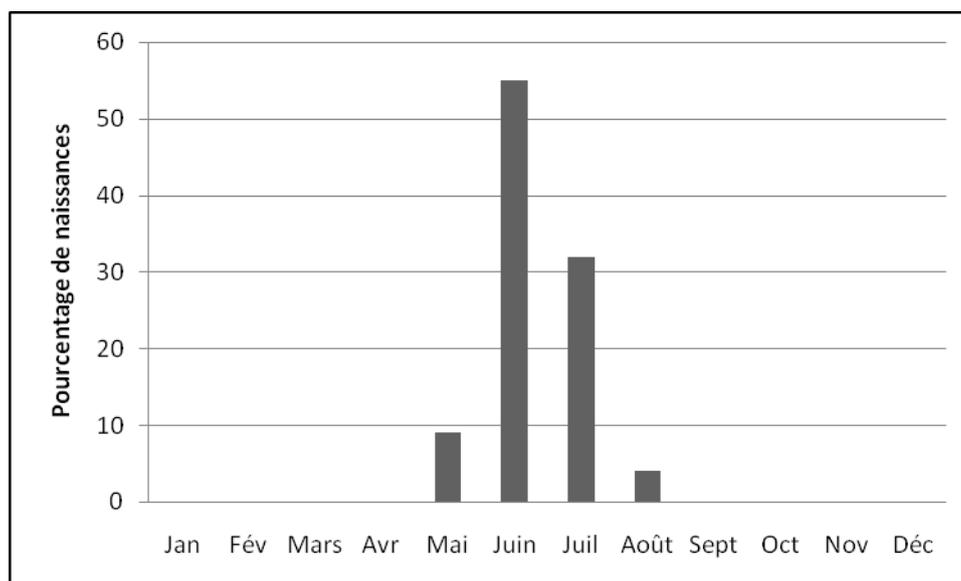
Le taux de natalité est ensuite calculé au sein de la parcelle 1 et comparé avec celui de l'ensemble des autres parcelles (P2, P4 et P5-6) pour chacune des 4 années (figure I.5). Quelle que soit l'année considérée, le taux de natalité au sein de la parcelle 1 est inférieur à celui calculé pour l'ensemble des autres parcelles. En moyenne, il est de 39 % sur la parcelle 1 et de 43 % sur l'ensemble des parcelles P2, P4 et P5-6.



**Figure 1.5 :** Taux de natalité au sein de la parcelle 1 et de l'ensemble des parcelles P2, P4, et P5-6. L'effectif des femelles potentiellement reproductrices est mentionné au dessous de chaque barre.

## 2- Saisonnalité

Entre les mois de juin 2005 et de juillet 2008, 26 bébés sont nés. Pour 22 d'entre eux, le mois de naissance est connu. La majorité des bébés sont nés en juin (12 soit 55%) et en juillet (7 soit 32%). Deux sont nés en mai soit 9% et 1 en août soit 4%.



**Figure 1.6 :** Saisonnalité des naissances de 2005 à 2008

## 3- Intervalle naissance-naissance

L'intervalle naissance-naissance a été calculé pour 18 naissances. Il est en moyenne de 1.1 ans (SD=0,34).

Lorsque le premier bébé survit, l'intervalle moyen est de 1.2 ans (SD=0,39) alors qu'il est de 1 an (SD=0) si le premier bébé meurt.

## E- Mortalité

### 1- Mortalité des adultes

Sur la période considérée, 2 femelles sont mortes. Elles ont été retrouvées grâce à leurs colliers émetteurs. L'une d'entre elles est probablement morte de vieillesse. En effet, elle était âgée d'au moins 15 ans en 2005 et avait des difficultés à se déplacer et à se nourrir peu avant sa mort. La cause de la mort de la seconde, âgée approximativement de 5 ans, n'a pas été déterminée. Ces 2 femelles étaient originaires de la parcelle 1.

### 2- Mortalité infantile

De 2005 à 2007, le taux de mortalité infantile (TMI) est de 41%.

	Nombre de naissances	Nombre de disparus
2005	3	2
2006	10	3
2007	9	4
<b>TMI</b>		<b>41%</b>

**Tableau I.4** : Nombre de bébés disparus et taux de mortalité global 2005 à 2007

Sur la période considérée (2005-2007), le taux de mortalité infantile a été calculé au sein de la parcelle 1 puis comparé avec celui de l'ensemble des autres parcelles (P2/P4 et P5-6).

Sur la parcelle 1, 13 bébés sont nés et 6 ont disparu soit un TMI de 46%.

Sur l'ensemble des autres parcelles, 9 bébés sont nés et 3 ont disparu soit un TMI de 33%, inférieur à celui de la parcelle 1.

## II/ Analyse génétique

Les différents paramètres utilisés pour mesurer la diversité génétique ont été calculés en 2005 et 2008. La figure II.1 présente l'identité et la répartition des individus pour chacune de ces 2 années.

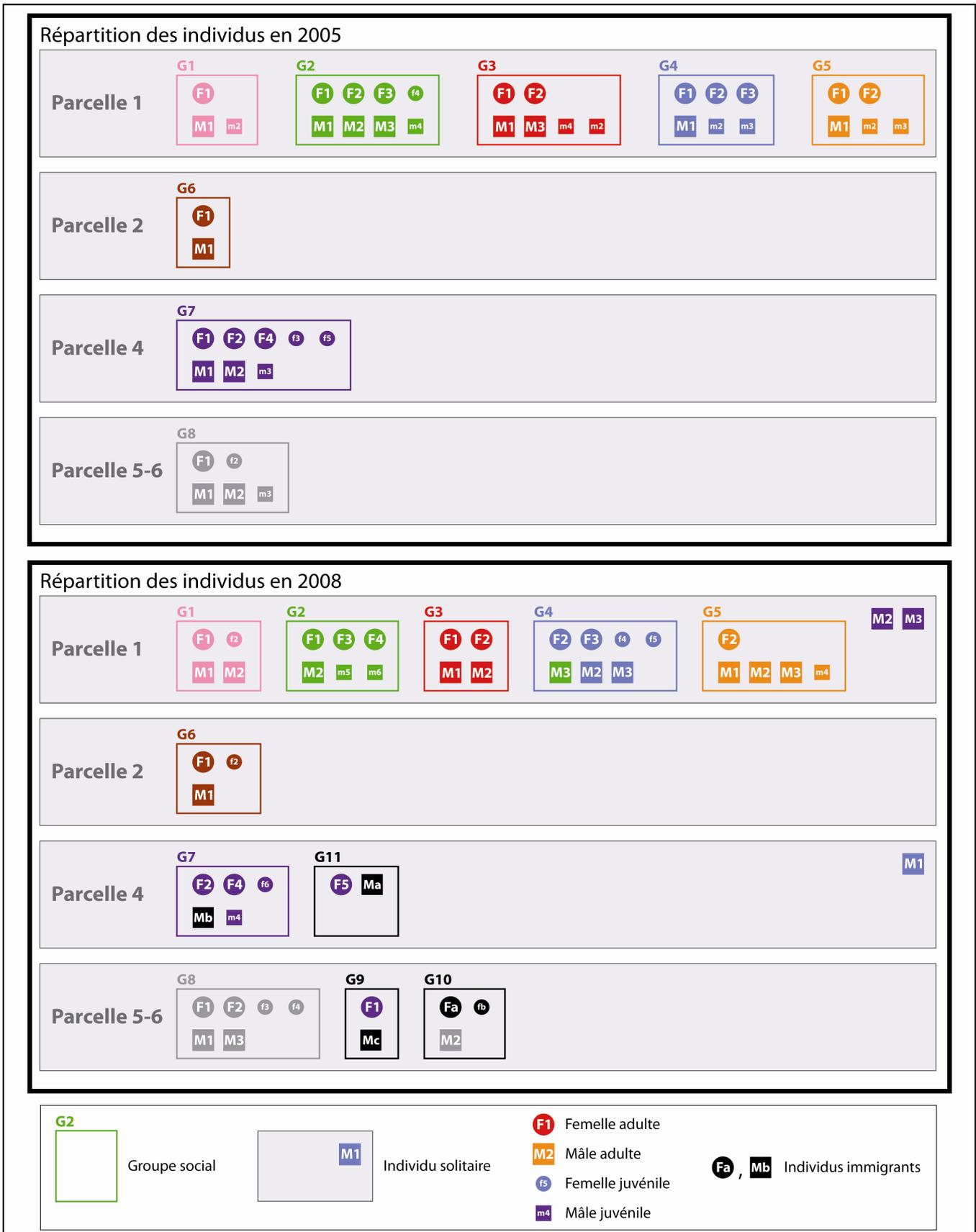


Figure II.1 : Identité et répartition des individus en 2005 et 2008

## A- Diversité génétique en 2005

### 1- Analyse qualitative

#### 1.1- Classification hiérarchique

La classification hiérarchique montre une répartition homogène de tous les individus. En effet, aucun regroupement d'individus n'est observé ni en fonction du groupe social d'origine, ni en fonction de la parcelle d'origine.

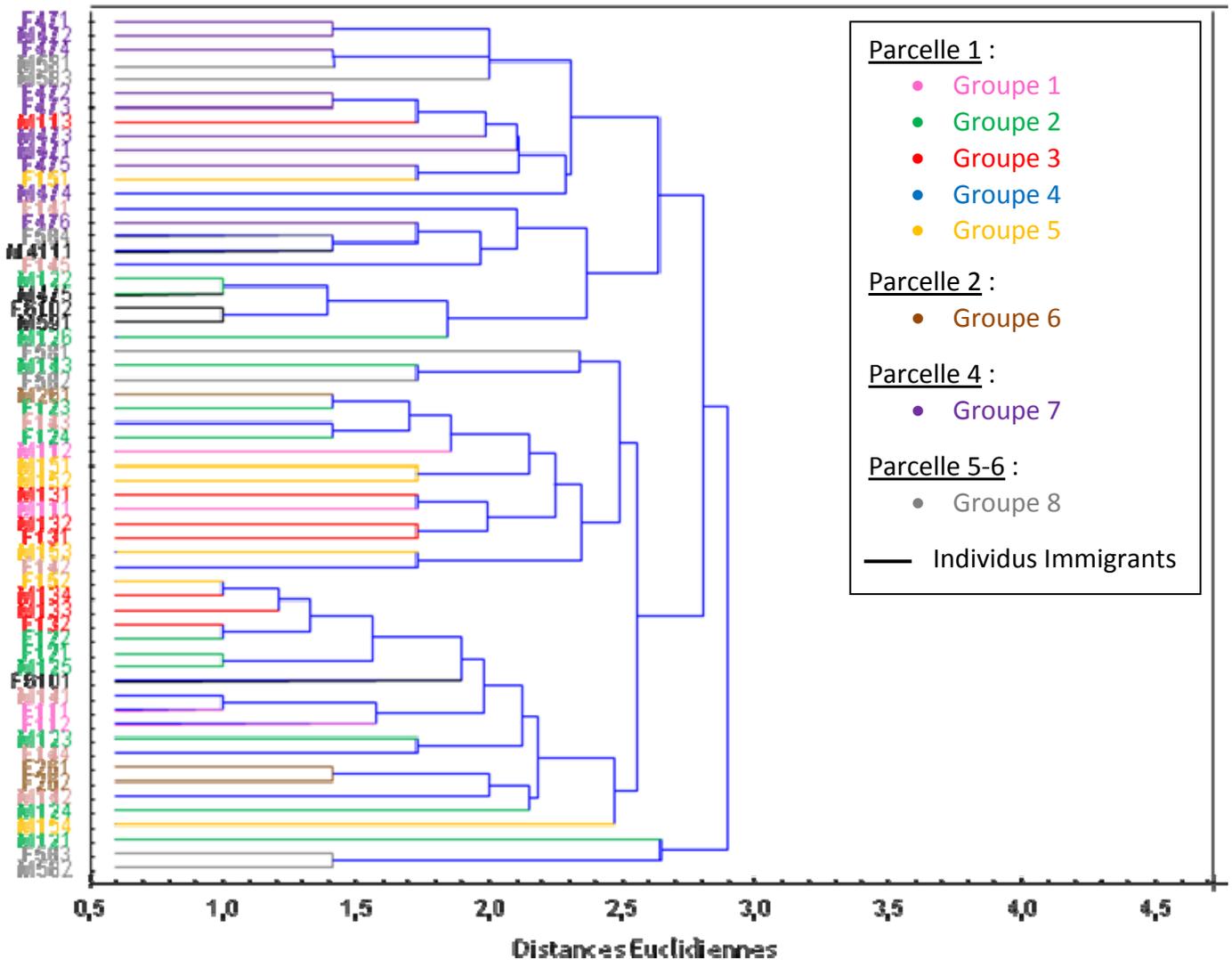


Figure II.2 : Classification hiérarchique des 60 individus de la communauté

Les distances euclidiennes entre les individus pris 2 à 2 étant très faibles (comprises entre 1 et 3.74), l'analyse met en évidence une forte consanguinité au sein de la communauté.

Lorsque l'on compare les distances euclidiennes moyennes des individus pris 2 à 2 pour l'ensemble de la communauté (SFI), pour chacune des parcelles et pour chaque combinaison de parcelles prises 2 à 2 (Tableau II.1), les valeurs sont très comparables.

	SFI	P1	P2	P4	P5-6	P1/2	P1/4	P1/5-6	P2/4	P2/5-6	P4/5-6
Effectif	43	28	2	8	5	30	36	33	10	7	13
2005 Moyenne	2.56	2.44	2.00	2.05	2.65	2.32	2.74	2.72	2.68	2.52	2.56
SD	0.43	0.47		0.28	0.43	0.38	0.30	0.34	0.26	0.53	0.44

Tableau II.1 : Distances euclidiennes moyennes pour l'ensemble de la communauté, pour chacune des parcelles, et pour chaque combinaison de parcelles 2 à 2

## 1.2- Variabilité intragroupe

La variabilité intragroupe permet de quantifier les variations dans la répartition des bandes entre les individus d'un même groupe. Plus les individus ont des bandes réparties de façon différente entre eux, plus la variabilité intragroupe est élevée.

La variabilité intragroupe a ici été calculée au niveau de l'ensemble de la communauté (SFI) et au sein de chaque parcelle (P1, P2, P4 et P5-6).

	<i>Effectif</i>	<i>Variabilité intragroupe (pi)</i>	<i>Erreur standard (SE)</i>	<i>Variance (S<sup>2</sup>)</i>
<b>SFI</b>	<b>43</b>	<b>0.00261</b>	<b>0.00016</b>	<b>2.31E-05</b>
P1	28	0.00266	0.00027	2.76E-05
P2	2	0.00178	0.00108	1.17E-06
P4	8	0.00125	0.00052	7.57E-06
P5-6	5	0.00194	0.00025	6.25E-07

**Tableau II.2 :** Variabilité intragroupe au sein de l'ensemble de la station et de chaque parcelle en 2005

La variabilité intragroupe pour l'ensemble de la communauté est très faible en 2005 ( $pSFI_{2005}=0.00261$ ) et très homogène puisque sa variance est de  $2.31 \times 10^{-5}$ .

Malgré cette homogénéité qui révèle que les valeurs de variabilité intragroupe au sein de chaque parcelle sont comparables, la variabilité de la parcelle 1 est supérieure à celle des autres parcelles. Cette parcelle est en effet la seule à contenir plusieurs groupes et donc un effectif plus élevé.

Les valeurs de variabilité intragroupe de chacun des 5 groupes sociaux de propithèques de la parcelle 1 sont présentées dans le tableau II.3.

	<i>Effectif</i>	<i>Variabilité intragroupe (pi)</i>	<i>Erreur standard (SE)</i>	<i>Variance (S<sup>2</sup>)</i>
<b>P1</b>	<b>28</b>	<b>0.00266</b>	<b>0.00027</b>	<b>2.76E-05</b>
G1	3	0.00119	0.00041	5.04E-07
G2	8	0.00227	0.00025	1.75E-06
G3	6	0.00139	0.00027	1.09E-06
G4	6	0.00248	0.00028	1.18E-06
G5	5	0.00164	0.00048	2.30E-06

**Tableau II.3 :** Variabilité intragroupe au sein des 5 groupes sociaux de la parcelle 1

La variabilité intragroupe de la parcelle 1 est supérieure à celle de chacun des 5 groupes qu'elle abrite. Ce résultat implique que les sites monomorphes diffèrent d'un groupe à l'autre, de par leur nombre et leur nature.

## 2- Analyse quantitative : homozygotie moyenne et sites monomorphes

L'homozygotie moyenne et le pourcentage de sites monomorphes sont très élevés sur l'ensemble de la communauté et sur chaque parcelle. La parcelle 1 est représentative de l'ensemble de la station alors que les valeurs de ces 2 paramètres sont plus importantes sur les autres parcelles, du fait de leur faible effectif.

	SFI	P1	P2	P4	P5-6
<i>Effectif</i>	<b>43</b>	28	2	8	5
<i>Homozygotie moyenne</i>	<b>0.89</b>	0.89	0.94	0.94	0.91
<i>% de sites monomorphes</i>	<b>70.2</b>	70.2	85.9	84.2	77

**Tableau II.4 :** *Homozygotie moyenne et pourcentage de sites monomorphes au sein de l'ensemble de la communauté et sur chacune des parcelles*

En 2005, sur les 57 sites étudiés, 17 sont polymorphes sur l'ensemble de la communauté. Le tableau II.5 présente pour chacun d'eux leur état (monomorphe ou polymorphe) dans chacun des 8 groupes. Le groupe 4 n'a que 2 sites monomorphes sur les 17 considérés : il est le plus représentatif de la communauté. Les groupes 1, 3, 6 et 7 sont ceux qui ont perdu le plus d'allèles (respectivement 10, 9, 9 et 8 allèles).

		Sites																Nombre de sites monomorphes	
		B5	B8	B11	B17	B18	B19	B21	B23	B28	B33	B35	B38	B44	B45	B47	B48		B50
<b>SFI (43)</b>		<b>0.5</b>	<b>0.69</b>	<b>0.61</b>	<b>0.51</b>	<b>0.71</b>	<b>0.82</b>	<b>0.67</b>	<b>0.52</b>	<b>0.74</b>	<b>0.5</b>	<b>0.67</b>	<b>0.58</b>	<b>0.58</b>	<b>0.55</b>	<b>0.76</b>	<b>0.55</b>	<b>0.62</b>	<b>0</b>
P1	G1 (3)	0.51	1	1	1	1	1	1	0.7	1	0.51	1	1	0.51	0.7	1	0.51	0.7	10
	G2 (8)	0.5	1	0.5	0.5	0.77	0.88	0.67	0.54	1	0.53	1	0.77	0.67	0.53	0.59	0.53	0.53	3
	G3 (6)	0.52	1	1	1	1	1	0.52	0.52	1	1	0.51	0.51	0.59	0.59	1	0.52	1	9
	G4 (6)	0.59	0.51	1	0.52	0.84	0.7	0.51	0.52	1	0.51	0.59	0.7	0.51	0.7	0.59	0.52	0.59	2
	G5 (5)	1	0.65	1	0.51	0.81	1	0.81	0.54	0.51	1	0.65	0.54	0.51	0.81	1	0.54	0.81	5
P2	G6 (2)	1	0.59	1	1	1	1	0.59	1	1	1	1	0.59	0.59	0.59	0.59	0.59	0.59	9
P4	G7 (8)	1	0.59	1	1	1	0.77	1	1	1	0.53	0.53	0.59	0.67	0.5	0.88	0.77	1	8
P5-6	G8 (5)	0.65	0.51	0.51	0.54	0.65	0.54	0.65	1	1	1	0.65	0.54	0.65	1	0.65	0.81	0.65	4

**Tableau II.5 :** Nombre et nature des sites monomorphes au sein de chacun des 8 groupes de propithèques étudiés  
 Les valeurs présentées sont celles de l'homozygotie au site  $i$  ( $h_i$ ) : le site est monomorphe lorsque  $h_i > 0.90$  (case blanche).  
 Les effectifs de chaque groupe sont mentionnés entre parenthèses.

## B- Evolution de la diversité génétique de 2005 à 2008

De 2005 à 2008, différents événements ont contribué à modifier la composition en individus de l'ensemble de la communauté (figure II.1). Ces événements font référence aux processus de disparition et de recrutement.

A l'échelle de l'ensemble de la station, les processus de disparition et de recrutement sont de 2 types. Les processus de disparition font référence aux morts et aux émigrations qui concernent les individus originaires de la station ayant dispersé hors de ses limites. Les processus de recrutement font référence aux naissances et aux immigrations qui concernent les individus adultes provenant de l'extérieur de la station.

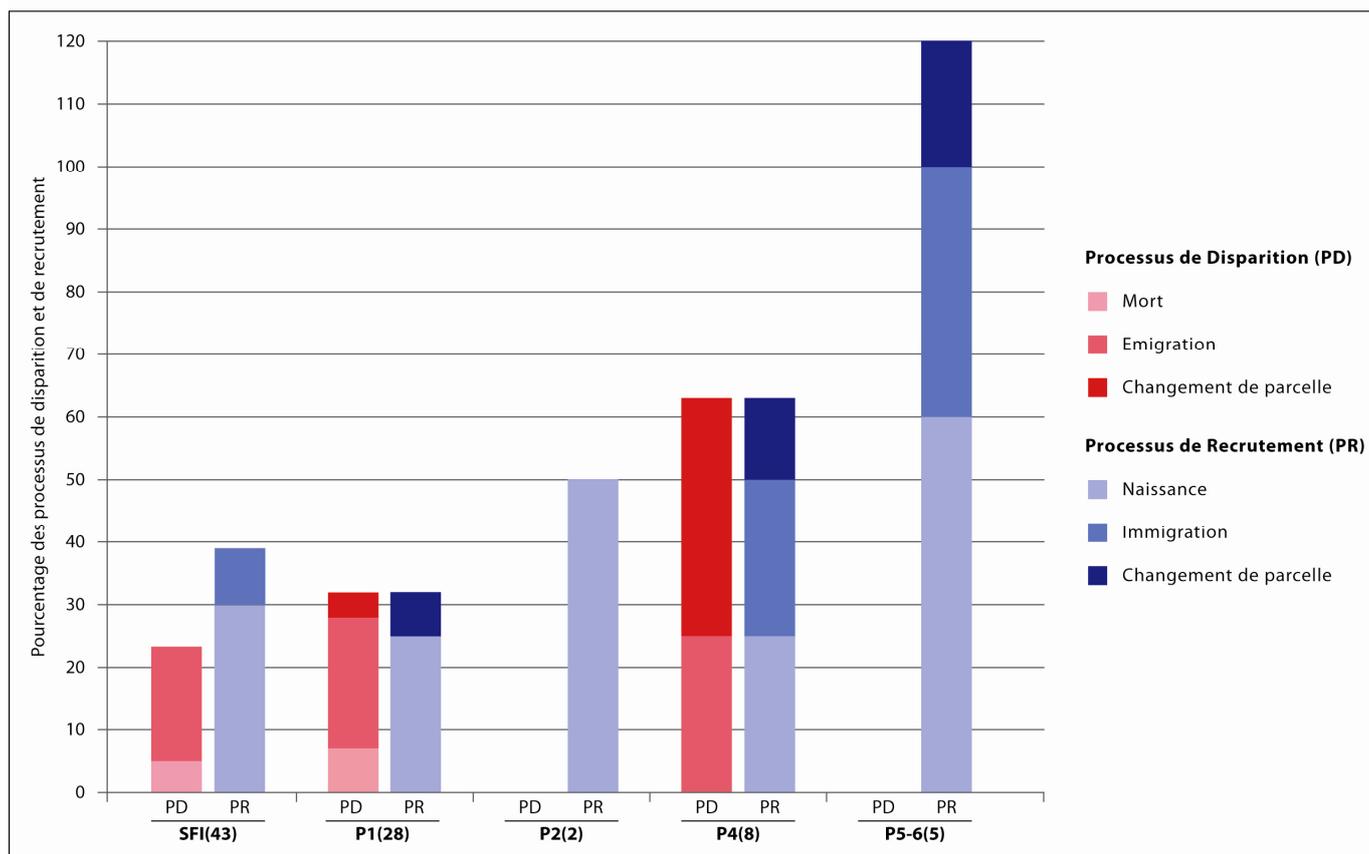
A l'échelle d'une parcelle, les processus de disparition et de recrutement sont de 3 types. Aux 2 types précités dans chacune des 2 catégories s'ajoutent les changements de parcelle qui concernent les individus adultes originaires de la station.

	Processus de Disparition				Processus de Recrutement			
	<i>Mort</i>	<i>Emigration</i>	<i>Changement de parcelle</i>	<i>Total</i>	<i>Naissance</i>	<i>Immigration</i>	<i>Changement de parcelle</i>	<i>Total</i>
<b>SFI (43)</b>	<b>5</b>	<b>16</b>	---	<b>21</b>	<b>28</b>	<b>9</b>	---	<b>37</b>
<b>P1 (28)</b>	7	18	4	<b>29</b>	21	0	7	<b>29</b>
<b>P2 (2)</b>	0	0	0	<b>0</b>	50	0	0	<b>50</b>
<b>P4 (8)</b>	0	25	38	<b>63</b>	25	25	13	<b>63</b>
<b>P5-6 (5)</b>	0	0	0	<b>0</b>	60	40	20	<b>120</b>

**Tableau II.6 :** Pourcentage des différents processus de disparition et de recrutement sur l'ensemble de la station et sur chaque parcelle

*L'effectif est mentionné entre parenthèses.*

Selon les parcelles, la proportion et la nature des processus de disparition et de recrutement diffèrent (figure II.3).



**Figure II.3 :** Nature et proportion des processus de disparition et de recrutement sur l'ensemble de la station (SFI), et sur chaque parcelle (P1, P2, P4, P5-6)  
L'effectif de chaque ensemble est mentionné entre parenthèses.

### 1- Analyse qualitative : variabilité intragroupe

Comme en 2005, la variabilité intragroupe a été calculée en 2008, au niveau de l'ensemble de la communauté (SFI) et au niveau de chaque parcelle (P1, P2, P4 et P5-6).

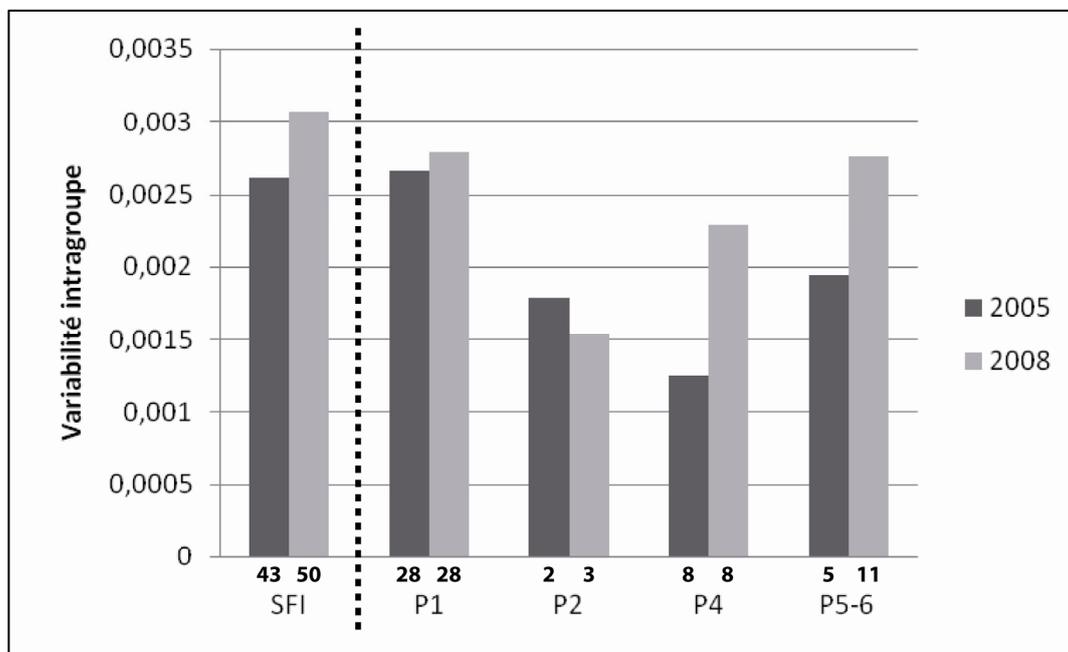
	Effectif	Variabilité intragroupe ( $p_i$ )	Erreur standard (SE)	Variance ( $S^2$ )
<b>SFI</b>	<b>50</b>	<b>0.00307</b>	<b>0.00029</b>	<b>1.03E-04</b>
P1	28	0.00279	0.00033	4.12E-05
P2	3	0.00153	0.00070	1.47E-06
P4	8	0.00229	0.00053	7.87E-06
P5-6	11	0.00276	0.00032	5.63E-06

**Tableau II.7 :** Variabilité intragroupe au sein de l'ensemble de la station et de chaque parcelle en 2008

En 2008, la variabilité intragroupe pour l'ensemble de la communauté est à nouveau très faible et très homogène, indiquant que les valeurs de variabilité intragroupe au sein de chaque parcelle sont comparables.

Cependant, comme illustré dans la figure II.4, la valeur de la variabilité intragroupe pour l'ensemble de la communauté en 2008, bien que très faible ( $pSFI_{2008}=0.00307$ ), est légèrement supérieure à celle de 2005 ( $pSFI_{2005}=0.0261$ ).

Le deuxième niveau d'analyse où l'on considère les 4 parcelles indique que ce n'est que dans les parcelles 4 et 5-6 que cette variabilité a sensiblement augmenté : elle a quasiment doublé au sein de la parcelle 4 (passant de  $pP4_{2005}=0.00125$  à  $pP4_{2008}=0.00229$ ) et a été quasiment multipliée par 1.5 au sein de la parcelle 5-6 (passant de  $pP5-6_{2005}=0.00194$  à  $pP5-6_{2008}=0.00276$ ). Par contre, au sein de la parcelle 2, cette variabilité a diminué et est restée stable dans la parcelle 1.



**Figure II.4 :** Variabilité intragroupe au sein de l'ensemble de la communauté et de chaque parcelle en 2005 et 2008

L'effectif de chaque ensemble est mentionné au dessous de chaque barre.

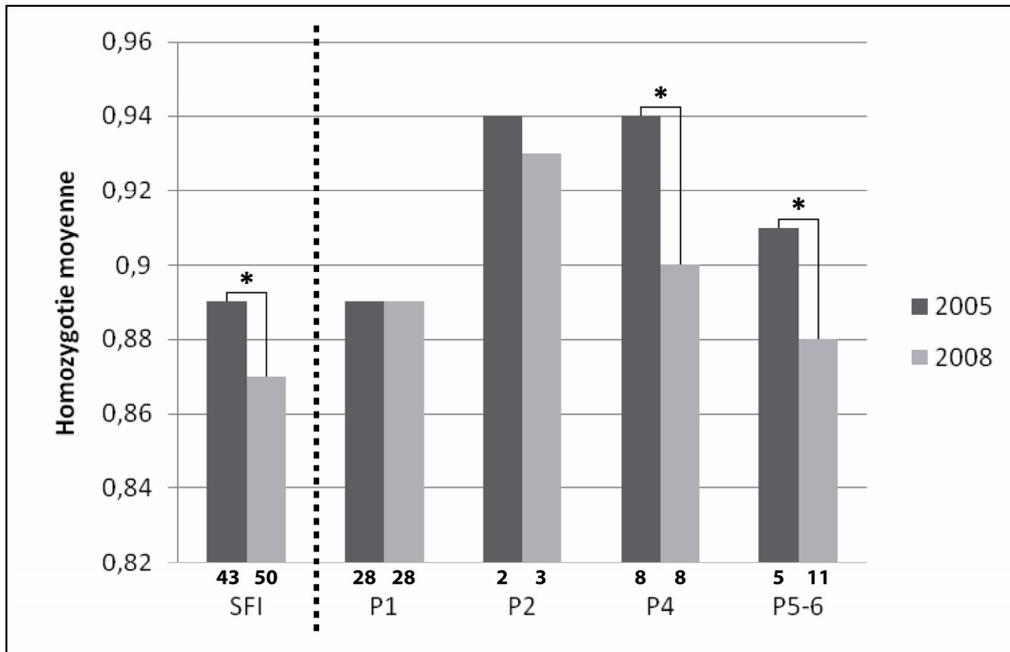
## 2- Analyse quantitative : homozygotie moyenne et sites monomorphes

L'homozygotie moyenne et le pourcentage de sites monomorphes calculés en 2008 pour l'ensemble de la communauté et pour chacune des parcelles (tableau II.8) sont toujours très élevés.

	SFI	P1	P2	P4	P5-6
<i>Effectif</i>	<b>50</b>	28	3	8	11
<i>Homozygotie moyenne</i>	<b>0.87</b>	0.89	0.93	0.90	0.88
<i>% de sites monomorphes</i>	<b>64.9</b>	70.2	84.2	73.7	72.0

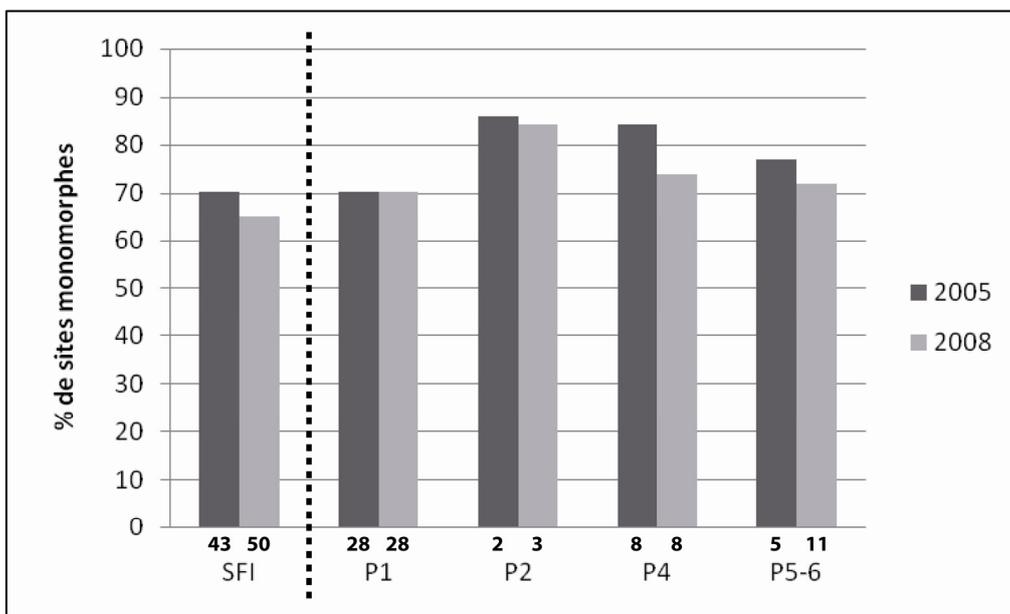
**Tableau II.8 :** Homozygotie moyenne et pourcentage de sites monomorphes au sein de l'ensemble de la communauté et de chaque parcelle en 2008

Pour analyser quantitativement les variations de la variabilité intragroupe sur la période considérée, l'homozygotie moyenne et le pourcentage de sites monomorphes de l'ensemble de la communauté et de chacune des parcelles en 2008 ont été comparés avec ceux de 2005 (figure II.5 et II.6).



**Figure II.5 :** Variation de l'homozygotie moyenne entre 2005 et 2008 au sein de l'ensemble de la communauté (SFI) et de chacune des 4 parcelles (P1, P2, P4 et P5-6)  
L'effectif de chaque ensemble est mentionné au dessous de chaque barre.  
(\* : Test du signe :  $p < 0,05$ )

Pour l'ensemble de la communauté (SFI), le nombre de sites pour lesquels l'homozygotie est plus faible en 2008 est significativement supérieur à celui de 2005 (Test du signe :  $n=19$ ,  $p=0,03$ ) : l'homozygotie moyenne est plus faible en 2008 qu'en 2005.  
Cette diminution est due à celle au sein des parcelles P4 (Test du signe :  $n=14$ ,  $p=0,02$ ) et P5-6 (Test du signe :  $n=16$ ,  $p=0,04$ ).  
Aucune différence significative n'est observée au sein des parcelles P1 et P2.



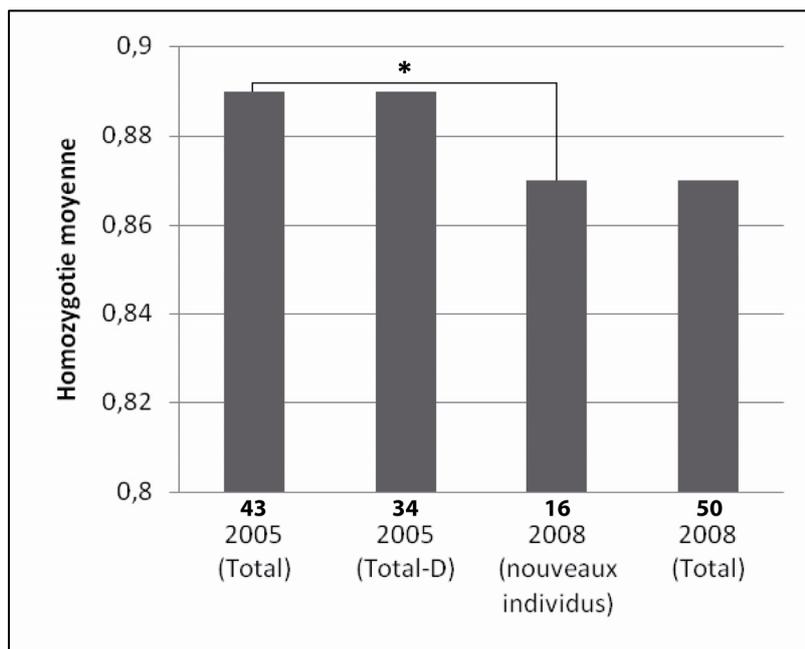
**Figure II.6 :** Variation du pourcentage de sites monomorphes entre 2005 et 2008 au sein de l'ensemble de la communauté (SFI) et de chacune des 4 parcelles (P1, P2, P4 et P5-6)  
L'effectif de chaque ensemble est mentionné au dessous de chaque barre.

Les variations du pourcentage de sites monomorphes entre 2005 et 2008 sont comparables à celles de l'homozygotie moyenne. Ainsi, la diminution observée au sein de l'ensemble de la communauté (SFI) en 2008 est principalement due à celles des parcelles P4 et P5-6.

### 3- Information génétique des nouveaux individus

Sur l'ensemble de la station, la perte de diversité génétique est quantifiée en comparant l'homozygotie moyenne (figure II.7) et le pourcentage de sites monomorphes (figure II.8) pour l'ensemble de la communauté en 2005 avant les processus de disparition (Total) et après (Total-D). L'apport de diversité génétique des nouveaux individus de 2008 (immigrants et nouveau-nés) est quantifié en calculant l'homozygotie moyenne (figure II.6) et le pourcentage de sites monomorphes (figure II.7) pour ces seuls individus. Ces 2 paramètres sont comparés à ceux de l'ensemble de la communauté en 2005 et en 2008.

Malgré les processus de disparition qui impliquent une perte d'information génétique, l'homozygotie moyenne n'augmente pas au sein de la communauté (figure II.7). Si l'on ne considère que les nouveaux individus présents en 2008, le nombre de sites pour lesquels l'homozygotie est plus faible est significativement supérieur à celui de 2005 (Test du signe :  $n=21$ ,  $p=0.04$ ) : la valeur de l'homozygotie moyenne des nouveaux individus de 2008 est inférieure à celle de 2005 et identique à celle calculée pour l'ensemble de la communauté en 2008. L'apport des nouveaux individus a donc suffi à diminuer la valeur de ce paramètre pour l'ensemble de la communauté.

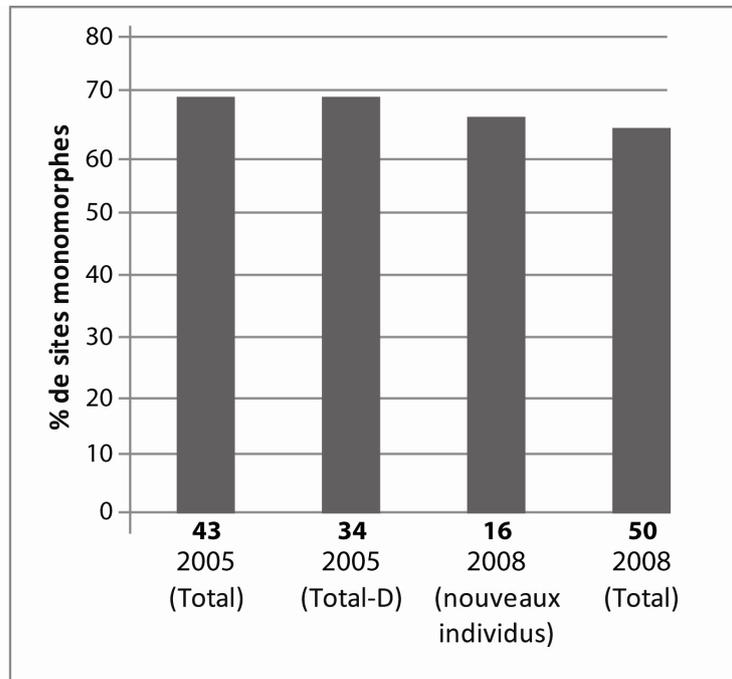


**Figure II.7 :** Homozygotie moyenne en 2005 (pour l'ensemble de la communauté (Total), et pour l'ensemble de la communauté en retirant les individus disparus (Total-D)) et en 2008 (pour les nouveaux individus et l'ensemble de la communauté (Total))

L'effectif de chaque ensemble est mentionné sous chaque barre.

(\* : Test du signe :  $p<0.05$ )

La même tendance est observée concernant le pourcentage de sites monomorphes bien que celui des nouveaux individus de 2008 soit légèrement plus faible que pour l'ensemble de la communauté.



**Figure II.8 :** Pourcentage de sites monomorphes de la communauté en 2005 (pour l'ensemble de la communauté (Total), et pour l'ensemble de la communauté en retirant les individus disparus (Total-D)) et en 2008 (pour les nouveaux individus et l'ensemble de la communauté (Total))  
L'effectif de chaque ensemble est mentionné sous chaque barre.

#### 4- Quantification de l'apport de diversité génétique

Pour quantifier les variations de diversité génétique au sein de la communauté et au sein de chaque parcelle sur cette période de 3 ans, nous avons évalué la perte et le gain d'allèles dus respectivement aux processus de disparition et aux processus de recrutement. L'apport de chaque catégorie d'individus selon son processus de recrutement a ensuite été estimé.

##### 4.1-L'ensemble de la communauté

Sur les 57 sites étudiés, 20 sont potentiellement polymorphes pour l'ensemble de la communauté (Tableau II.9).

Les individus disparus n'ont pas d'impact sur le nombre et la nature des sites monomorphes (Tableau II.9 : Tot-D). En 2008, 3 nouveaux allèles sont apportés au sein de la communauté par les nouveaux individus : ce gain est dû aux individus nouveau-nés (Tot-N).

		Sites																			
		B5	B8	B11	B17	B18	B19	B21	B23	B28	B33	B35	B36	B38	B44	B45	B46	B47	B48	B49	B50
2005	Tot (43)	0.5	0.69	0.61	0.51	0.71	0.82	0.67	0.52	0.74	0.5	0.67	1	0.58	0.58	0.55	1	0.76	0.55	1	0.62
	Tot-D (34)	0.5	0.64	0.72	0.5	0.76	0.83	0.71	0.51	0.72	0.5	0.69	1	0.57	0.55	0.57	1	0.76	0.57	1	0.64
2008	Tot (50)	0.5	0.64	0.63	0.51	0.7	0.79	0.64	0.53	0.76	0.51	0.65	0.76	0.54	0.65	0.52	0.76	0.73	0.53	0.68	0.56
	Tot-I (46)	0.5	0.63	0.62	0.51	0.72	0.8	0.67	0.52	0.75	0.5	0.67	0.75	0.56	0.63	0.53	0.75	0.74	0.54	0.67	0.59
	Tot-N(38)	0.5	0.65	0.73	0.51	0.71	0.83	0.65	0.52	0.73	0.51	0.65	1	0.54	0.59	0.54	1	0.74	0.54	1	0.6

**Tableau II.9 :** Nombre et nature des sites monomorphes parmi les 20 sites potentiellement polymorphes en 2005 (pour l'ensemble de la communauté (Tot) et en retirant les individus disparus (Tot-D)), et en 2008 (pour l'ensemble de la communauté (Tot), sans tenir compte des individus immigrants (Tot-I) et sans tenir compte des nouveau-nés (Tot-N))

Les effectifs sont mentionnés entre parenthèses.

Les valeurs présentées correspondent à l'homozygotie au site  $i$  ( $h_i$ ).

Un site est monomorphe (case blanche) quand  $h_i > 0.90$ .

#### 4.2-La parcelle 1

Sur les 57 sites étudiés, 18 sont potentiellement polymorphes sur la parcelle 1.

		Sites																	
		B5	B8	B11	B17	B18	B19	B21	B23	B28	B33	B35	B38	B44	B45	B47	B48	B49	B50
2005	Tot (28)	0,5	0,8	0,61	0,53	0,86	0,9	0,61	0,5	0,69	0,5	0,71	0,59	0,55	0,63	0,77	0,5	1	0,55
	Tot-D (20)	0,5	0,77	1	0,65	0,95	0,95	0,65	0,5	0,65	0,5	0,73	0,54	0,52	0,69	0,73	0,52	1	0,56
2008	Tot (28)	0,5	0,77	0,69	0,53	0,86	0,93	0,66	0,5	0,69	0,52	0,71	0,59	0,59	0,59	0,77	0,52	0,61	0,55
	Tot-CP (26)	0,5	0,78	0,68	0,6	0,92	0,92	0,63	0,5	0,68	0,52	0,75	0,56	0,59	0,59	0,75	0,51	0,6	0,53
	Tot-N (22)	0,5	0,75	1	0,53	0,87	0,96	0,68	0,5	0,66	0,51	0,68	0,56	0,52	0,68	0,75	0,54	1	0,59

**Tableau II.10 :** Nombre et nature des sites monomorphes parmi les 18 sites potentiellement polymorphes de la parcelle 1 en 2005 (pour l'ensemble de la parcelle (Tot) et en retirant les individus disparus (Tot-D)), et en 2008 (pour l'ensemble de la parcelle (Tot), sans tenir compte des individus qui ont changé de parcelle (Tot-CP) et sans tenir compte des nouveau-nés (Tot-N))

Sur la parcelle 1, les processus de disparition (Tot-D) ont provoqué la perte de 3 allèles.

Le nombre de sites monomorphes est identique en 2005 et 2008. Un seul de ces sites diffère entre les 2 années, indiquant qu'un allèle est perdu (B19), alors qu'un autre est apporté (B49). En 2008, les nouveaux individus apportent 3 allèles et compensent la perte due aux disparitions. L'apport de diversité est dû aux nouveau-nés – 2 allèles supplémentaires seraient perdus s'ils étaient absents – ainsi qu'aux 2 individus originaires de la parcelle 4 (figure II.1) qui apportent un allèle supplémentaire.

#### 4.3-La parcelle 2

Du fait de l'effectif réduit de la parcelle 2, seuls 9 sites sur les 57 étudiés sont potentiellement polymorphes.

		Sites								
		B8	B21	B23	B38	B44	B45	B47	B48	B50
2005	Tot (2)	0.59	0.59	1	0.59	0.59	0.59	0.59	0.59	0.59
2008	Tot (3)	0.51	0.7	0.51	0.51	0.7	0.51	0.7	0.51	0.51

**Tableau II.11 :** Nombre et nature des sites monomorphes parmi les 9 sites potentiellement polymorphes de la parcelle 2 en 2005 et 2008

En 2008, un seul allèle est apporté au sein de la parcelle 2, grâce à un individu nouveau-né.

#### 4.4-La parcelle 4

Sur la parcelle 4, 15 sites sur les 57 étudiés sont potentiellement polymorphes.

		Sites														
		B5	B8	B17	B18	B19	B21	B33	B35	B38	B44	B45	B46	B47	B48	B50
2005	Tot (8)	1	0,59	1	1	0,77	1	0,53	0,53	0,59	0,67	0,5	1	0,88	0,77	1
	Tot-D (3)	1	1	1	1	0,7	1	0,51	0,7	0,51	0,51	1	1	1	0,51	1
2008	Tot (8)	0,54	0,5	0,88	0,54	0,67	0,67	0,59	0,59	0,5	0,67	0,54	0,54	0,77	0,53	0,67
	Tot-CP (7)	1	0,53	1	1	0,63	0,63	0,63	0,55	0,53	0,63	0,53	0,53	0,74	0,55	0,63
	Tot-I (6)	0,52	0,52	0,84	0,52	0,7	0,84	0,51	0,59	0,51	0,59	0,52	0,52	0,84	0,59	0,84
	Tot-N (6)	0,52	0,51	0,84	0,52	0,7	0,7	0,59	0,7	0,51	0,7	1	1	0,84	0,52	0,7

**Tableau II.12 :** Nombre et nature des sites monomorphes parmi les 15 sites potentiellement polymorphes de la parcelle 4 en 2005 (pour l'ensemble de la parcelle (Tot) et en retirant les individus disparus (Tot-D)), et en 2008 (pour l'ensemble de la parcelle (Tot), sans tenir compte des individus qui ont changé de parcelle (Tot-CP), sans tenir compte des individus immigrants (Tot-I) et sans tenir compte des nouveau-nés (Tot-N))

Sur la parcelle 4, les processus de disparition (Tot-D) ont provoqué la perte de 3 allèles (B8, B45 et B47). Sur les 15 sites potentiellement polymorphes, le nombre de sites monomorphes passe ainsi de 6 à 9.

En 2008, grâce aux nouveaux individus, le gain d'allèles est de 9. Trois de ces allèles sont apportés par le seul individu qui est passé de la parcelle 1 à la parcelle 4 (figure II.1), et 2 sont apportés par les nouveau-nés (Tot-N). Les 4 autres allèles sont apportés par l'ensemble des nouveaux individus.

#### 4.5-La parcelle 5-6

Sur les 57 sites étudiés, 17 sont potentiellement polymorphes sur la parcelle 4.

		<i>Sites</i>																
		<i>B5</i>	<i>B8</i>	<i>B11</i>	<i>B17</i>	<i>B18</i>	<i>B19</i>	<i>B21</i>	<i>B33</i>	<i>B34</i>	<i>B35</i>	<i>B36</i>	<i>B38</i>	<i>B44</i>	<i>B45</i>	<i>B47</i>	<i>B48</i>	<i>B50</i>
<b>2005</b>	<b>Tot (5)</b>	0,65	0,51	0,51	0,54	0,65	0,54	0,65	1	1	0,65	1	0,54	0,65	1	0,65	0,81	0,65
<b>2008</b>	<b>Tot (11)</b>	0,52	0,56	0,51	0,61	0,56	0,56	0,56	0,5	0,91	0,52	0,58	0,52	0,83	0,51	0,61	0,56	0,56
	<b>Tot-CP (10)</b>	0,54	0,54	0,51	0,59	0,59	0,59	0,54	0,5	0,9	0,54	0,57	0,5	0,81	0,57	0,59	0,54	0,54
	<b>Tot-I (9)</b>	0,59	0,5	0,5	0,59	0,59	0,5	0,67	1	1	0,59	1	0,59	0,77	0,5	0,67	0,67	0,67
	<b>Tot-N (8)</b>	0,53	0,59	0,54	0,59	0,59	0,59	0,59	0,5	0,88	0,53	1	0,53	0,77	0,54	0,67	0,67	0,59

**Tableau II.13 :** Nombre et nature des sites monomorphes parmi les 17 sites potentiellement polymorphes de la parcelle 5-6 en 2005 pour l'ensemble de la parcelle (Tot) et en 2008 (pour l'ensemble de la parcelle (Tot), sans tenir compte des individus qui ont changé de parcelle (Tot-CP), sans tenir compte des individus immigrants (Tot-I) et sans tenir compte des nouveau-nés (Tot-N))

En 2008, grâce aux nouveaux individus, le gain d'allèles est de 4 : 2 sont apportés par les individus immigrants, 1 par l'ensemble des individus immigrants et des nouveau-nés et 1 par l'ensemble de tous les nouveaux individus.

#### 4.6-Comparaison des sites monomorphes

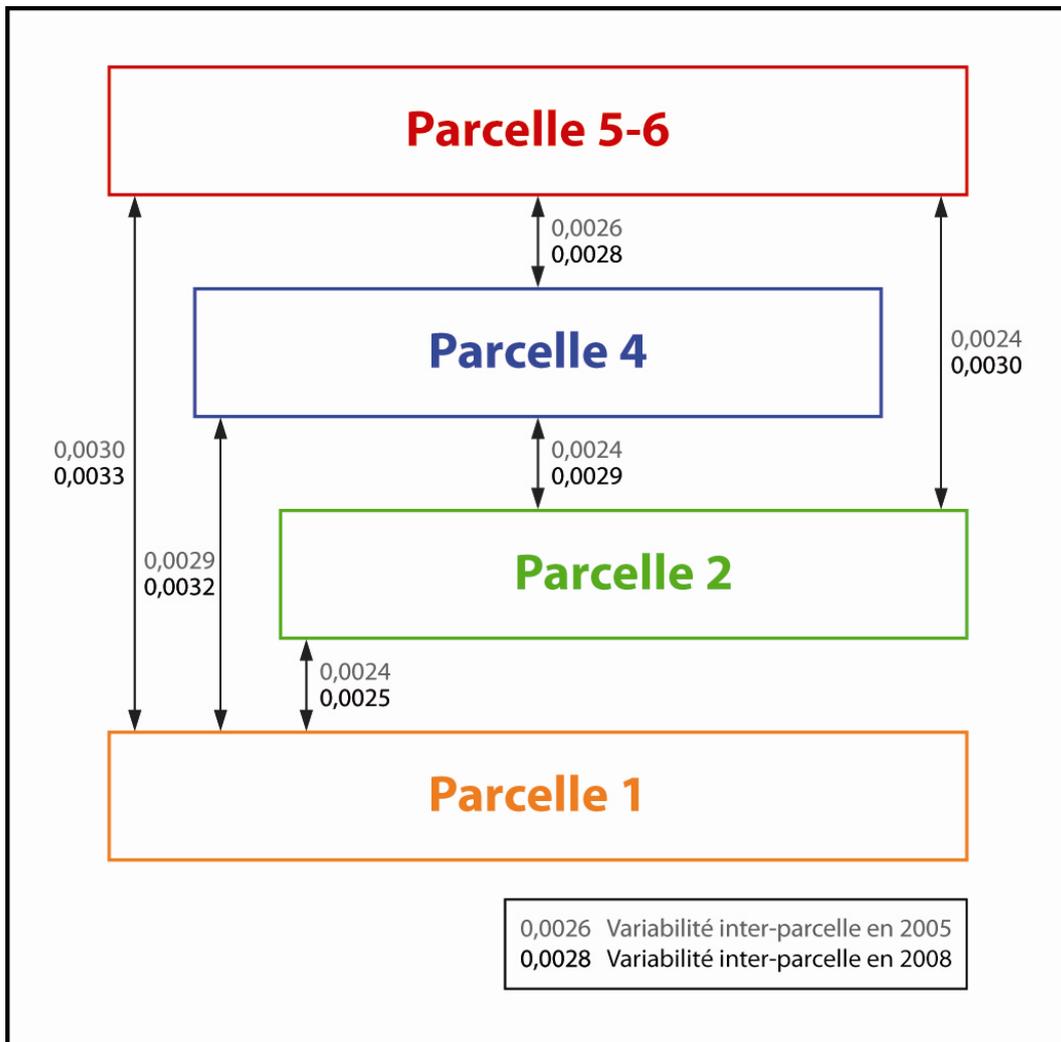
D'après le tableau II.14, pour l'ensemble de la communauté en 2008, 21 sites sont polymorphes sur les 57 étudiés. Lorsque l'on considère chaque parcelle, certains de ces sites sont monomorphes, mais leur nombre et leur nature diffèrent d'une parcelle à l'autre et plus l'effectif au sein de la parcelle est important, moins le nombre de sites monomorphes est élevé.

	<b>Sites</b>																			
	<i>B5</i>	<i>B8</i>	<i>B11</i>	<i>B17</i>	<i>B18</i>	<i>B19</i>	<i>B21</i>	<i>B23</i>	<i>B28</i>	<i>B33</i>	<i>B35</i>	<i>B36</i>	<i>B38</i>	<i>B44</i>	<i>B45</i>	<i>B46</i>	<i>B47</i>	<i>B48</i>	<i>B49</i>	<i>B50</i>
<b>SFI (50)</b>	0,5	0,64	0,63	0,51	0,7	0,79	0,64	0,53	0,76	0,51	0,65	0,76	0,54	0,65	0,52	0,76	0,73	0,53	0,68	0,56
<b>P1 (28)</b>	0,5	0,77	0,69	0,53	0,86	0,93	0,66	0,5	0,69	0,52	0,71	1	0,59	0,59	0,59	1	0,77	0,52	0,61	0,55
<b>P2 (3)</b>	1	0,51	1	1	1	1	0,7	0,51	1	1	1	1	0,51	0,7	0,51	1	0,7	0,51	1	0,51
<b>P4 (8)</b>	0,54	0,5	1	0,88	0,54	0,67	0,67	1	1	0,59	0,59	1	0,5	0,67	0,54	0,54	0,77	0,53	1	0,67
<b>P5-6 (11)</b>	0,52	0,56	0,51	0,61	0,56	0,56	0,56	1	1	0,5	0,52	0,58	0,52	0,83	0,51	1	0,61	0,56	1	0,56

**Tableau II.14** : Sites monomorphes (cases blanches) au sein de chaque parcelle en 2008

## 5- Variabilité inter-parcelle

La variabilité inter-parcelle ou divergence nucléotidique ( $d_i$ ) est calculée pour toutes les parcelles prises 2 à 2. La figure II.9 illustre les résultats pour chacune des 2 années 2005 et 2008.



**Figure II.9 :** Variabilité inter-parcelle en 2005 et 2008

En 2005, quelles que soient les parcelles considérées, les valeurs de variabilité inter-parcelle sont très faibles et très comparables. Si l'on considère cependant la parcelle 1 avec chacune des autres parcelles, et bien que les divergences soient minimes, on constate que plus l'éloignement augmente, plus la divergence est importante. Il en est de même lorsque l'on compare la parcelle 5-6 avec chacune des autres parcelles. Globalement, la variabilité inter-parcelle est positivement corrélée à la distance inter-parcelle (Test de corrélation de Spearman :  $r=0.93$ ,  $p=0.016$ ).

En 2008, le même type de résultat est obtenu : les valeurs de variabilité inter-parcelle sont très faibles et très comparables. Cependant, comparativement à 2005, les valeurs ont augmenté pour toutes les combinaisons considérées. Et ici encore, la variabilité inter-parcelle est positivement corrélée à la distance inter-parcelle (Test de corrélation de Spearman :  $r=0.92$ ,  $p=0.016$ ).

# Discussion

---

## I/ Analyse démographique

### A- Effectif de la communauté

A lalatsara, l'effectif de la communauté de propithèques est passé de 43 individus répartis en 8 groupes en mai 2005 à 50 individus répartis en 11 groupes en mai 2008. Cette augmentation est due aux processus de recrutement (naissances et immigration) qui ont largement compensé les processus de disparition (mortalité et émigration). Au cours de cette période, 22 bébés sont nés et 4 individus immigrants ont intégré des groupes existants ou formé de nouveaux groupes. Cette augmentation compense donc 11 individus morts (tout âge confondu) et 8 émigrants. Compte tenu de l'incertitude qui existe sur le statut des émigrants (certains d'entre eux se trouvant peut-être encore au sein de la station), il est possible que l'effectif soit légèrement sous-estimé. Il est à noter que la parcelle 1 a été la plus touchée par les événements d'émigration puisque 6 des 8 individus concernés en étaient originaires. Ce taux d'émigration important constitue peut-être un mécanisme de régulation au sein de la parcelle dont l'effectif est le plus important. Quoi qu'il en soit, ces résultats indiquent que la station forestière de lalatsara ne constitue pas un système clos : les événements d'immigration et d'émigration confirment que des échanges sont possibles entre les parcelles de la station et celles situées hors de ses limites. Le fait que les individus immigrants aient intégré les parcelles 4 et 5-6 suggère qu'ils sont originaires de parcelles situées au nord de la station.

A partir de ces résultats, nous pouvons calculer le taux de croissance par individu ( $r=0.16$ ) qui caractérise la croissance d'une communauté au cours d'intervalles successifs de même durée. En conservant ce taux de croissance et après un intervalle de temps identique, l'effectif serait de 58 individus en mai 2011, puis de 67 en mai 2014, etc. Cependant, le taux d'accroissement par individu dépend à la fois des potentialités des individus qui composent la communauté et des conditions offertes par l'environnement. Dans les conditions optimales, c'est à dire en dehors de toute limitation spatiale et trophique, ce taux présente une valeur maximale qui traduit le potentiel d'accroissement des individus. Cela peut se produire dans la nature, lors de la phase de colonisation d'un milieu. Quand la densité augmente, les ressources deviennent insuffisantes et  $r$  décroît en fonction de la densité de la population. Dans un environnement fini, l'effectif maximum d'une population dépend de la taille et des ressources de cet environnement. Cet effectif maximum atteint, la population peut se stabiliser, s'effondrer, ou perdre des individus par dispersion (Dunbar, 1986).

A lalatsara, au vu des résultats obtenus, la communauté est soit en légère augmentation, soit stable. Seule une étude à long terme permettrait de savoir si l'accroissement actuel apparent de la communauté de *Propithecus edwardsi* est ou non un phénomène épisodique. Cependant, la fragmentation forestière s'assortit d'une limitation spatiale et trophique qui a des conséquences sur la croissance de la communauté.

En 2005, sur l'ensemble de la station, la densité est de 8.6 individus/km<sup>2</sup> (tableau I.1). Cette valeur est comparable à celle évaluée dans le Parc National de Ranomafana : 8 individus/km<sup>2</sup> (Garbutt, 1999). En 2008, l'augmentation de la densité sur l'ensemble de la station (10 individus/km<sup>2</sup>) est principalement due à celle de la parcelle 5-6 qui atteint 19.6 individus/km<sup>2</sup>. Au sein de cette parcelle, les individus présents en 2005 le sont toujours en 2008 et l'augmentation d'effectif est due à 3 naissances et à 2 individus immigrants. Et si la surface disponible par individu est restée quasiment stable au sein des parcelles 1, 2 et 4 de 2005 (11.7 ha) à 2008 (11.4 ha), elle n'est plus que de 5.1 ha sur la parcelle 5-6. Chez d'autres espèces de Primates folivores, une corrélation positive existe entre perturbation de l'habitat et densité de population (*Colobus guereza* : Struhsaker, 1975 ; Skorupa, 1986 ; *Indri indri* (Indri) : Glessner et Britt, 2005).

Certains auteurs ont suggéré qu'un faible niveau de perturbation pouvait accroître la qualité des ressources, en augmentant la concentration en protéines des feuilles grâce à une exposition au soleil plus importante (Ganzhorn, 1995 ; Chapman *et al.*, 2002). Or la parcelle 5-6, du fait de son éloignement, est effectivement la plus touchée par l'exploitation sélective de certaines essences et il est possible que cette faible perturbation ait eu un impact positif sur la qualité des ressources. Cependant, c'est au sein de cette même parcelle que le phénomène de déforestation est le plus important : les pratiques agricoles (culture sur brûlis, aménagement des bas-fonds en rizière) y sont les plus intenses et les départs d'incendie ne peuvent être contrôlés. Ces perturbations importantes affectent la disponibilité des ressources alimentaires et l'augmentation de la densité au sein de cette parcelle est d'autant plus inattendue que Lehman (2006a) a observé une diminution de la densité de *Propithecus edwardsi* dans des zones très perturbées.

Nos résultats indiquent que la taille de la communauté de *Propithecus edwardsi* à lalatsara est inférieure à la taille effective pour une survie à long terme (>500 ; Franklin, 1980). Cependant, l'immigration d'individus confirme que d'autres groupes peuplent les parcelles jouxtant celles du site d'étude. Ce résultat suggère que la communauté présente au sein de la station fait en réalité partie d'une population, et seule l'exploration des parcelles situées hors de la station permettra d'évaluer avec précision son étendue et son effectif. Aujourd'hui, le maintien de ces flux semble indispensable pour sa pérennité, et ce d'autant plus que d'après les résultats génétiques obtenus, les individus immigrants contribuent à un apport de diversité. Pour ce faire, les efforts de conservation doivent être ajustés à une zone plus étendue.

- *La communauté est soit en légère augmentation, soit stable.*
- *La station forestière de lalatsara n'est pas un système clos.*
- *Les individus immigrants sont originaires de parcelles situées au nord de la station.*
- *La parcelle 1, la seule à contenir plusieurs groupes, a été la plus touchée par les événements d'émigration.*

## **B- Domaines vitaux**

La fragmentation altère la structure et la composition de la forêt et donc la qualité et/ou la densité des ressources (Irwin, 2008). Or, l'étendue de l'espace nécessaire à un individu ou à un groupe dépend de ces paramètres (Milton, 1980 ; Warren et Crompton 1997), et une des réponses importantes à la fragmentation forestière est précisément l'ajustement de l'utilisation de l'espace (Ims *et al.*, 1993).

Pour certaines espèces de Primates, les surfaces des domaines vitaux sont plus restreintes dans les zones fragmentées que dans une forêt continue (*Macaca silenus* : Menon et Poirier, 1996 ; *Alouatta spp* (singe hurleur) : Estrada *et al.*, 1999, 2002 ; *Colobus guereza* : Onderdonk et Chapman, 2000). Il en est de même pour *Propithecus diadema*, pour lequel la surface des domaines vitaux dans les zones fragmentées ne représente que 25 à 50% de celle qui est estimée en forêt continue (Irwin, 2008). Selon Irwin (2008), l'abondance et la distribution des ressources seraient à l'origine de cette différence. Dans une forêt continue, les groupes maintiendraient de larges domaines vitaux pour avoir accès aux ressources les plus énergétiques. Dans une zone fragmentée qui contient moins de ressources de ce type, les groupes se nourrissent d'espèces moins énergétiques mais plus abondantes et diminueraient ainsi les coûts énergétiques associés au maintien d'un grand domaine vital.

Dans le Parc National de Ranomafana et en utilisant la méthode du polygone convexe minimum, Wright (1987) estime la surface moyenne du domaine vital d'un groupe de *Propithecus edwardsi* à 38 hectares. Cette valeur est inférieure à celle des domaines vitaux des groupes 5 et 7 évaluée par la même méthode à une soixantaine d'hectares (figure I.2). Lorsque les données GPS ont été récoltées, le groupe 7 était le seul sur la parcelle 4 et le groupe 5 était le plus à l'est de la parcelle 1, à l'écart des autres groupes. Ainsi,

l'absence ou une faible compétition avec les groupes voisins s'assortit de l'exploitation de la majeure partie de l'espace disponible.

Les surfaces des domaines vitaux des groupes 4 et 8, en compétition avec des groupes proches (G4 avec G1 et G5 ; G8 avec G10), respectivement de 43 et de 32 hectares (figure I.2), sont plus restreintes. Ainsi, et contrairement aux comportements de *Propithecus diadema* au sein des zones fragmentées (Irwin, 2008), les propitèques de Milne-Edwards ne se contentent sans doute pas d'espèces énergétiquement pauvres mais défendent l'accès aux ressources les plus riches. Il semble donc qu'en l'absence de compétition avec des groupes voisins, c'est la distribution de ces ressources préférées qui déterminerait l'étendue des domaines vitaux, et ce quelle que soit la taille du groupe (tableau I.2).

Cependant, la densité à lalatsara peut augmenter jusqu'à dépasser largement la valeur de référence du Parc National de Ranomafana (exemple de la parcelle 5-6). Ce résultat peut s'expliquer par le fait que dans une zone perturbée, les folivores peuvent réduire leur domaine vital plus facilement que les frugivores car la distribution des feuilles est plus homogène que celle des fruits (Chiarello et de Melo, 2001 ; Norscia, 2008). Les folivores seraient donc plus résilients à la perturbation de l'habitat que ne peuvent l'être les frugivores (Norscia et Palagi, 2008). Le régime alimentaire de *Propithecus edwardsi* est équilibré puisqu'il est composé d'environ autant de fruits que de graines et de feuilles (Hemingway, 1995). L'espèce est donc en mesure d'ajuster son domaine vital en fonction de la surface disponible. Ainsi, l'augmentation d'effectif au sein de la parcelle 5-6 probablement couplée à une réduction des domaines vitaux suggère que le même type de phénomène peut survenir au sein des autres parcelles, dans la mesure où la qualité des ressources est comparable. Par ailleurs, le nombre de groupes au sein d'une même parcelle ne peut augmenter que si le nombre d'individus au sein de chaque groupe diminue. Des tailles de groupe restreintes associées à une réduction des domaines vitaux ont effectivement été observées chez *Colobus guereza* dans des forêts fragmentées (Onderdonk and Chapman, 2000).

Pour évaluer la possibilité d'une augmentation d'effectif sur les parcelles 1, 2 et 4, des inventaires floristiques doivent être réalisés. Ils permettront de comparer la qualité des ressources au sein de chaque parcelle. Seul un suivi à plus long terme permettra d'évaluer l'évolution parallèle des effectifs et de la surface des domaines vitaux des groupes de l'ensemble de la station, et particulièrement des 3 groupes nouvellement en compétition sur la parcelle 5-6.

- A lalatsara, l'absence ou la faible compétition entre groupes s'assortit de l'exploitation de la majeure partie de l'espace disponible.
- La densité de *Propithecus edwardsi* à lalatsara peut augmenter jusqu'à dépasser largement la valeur de référence du Parc National de Ranomafana.

## C- Composition des groupes

### **Effectif des groupes**

A lalatsara, l'effectif des groupes peut varier de 3 à 9 (bébés inclus) comme à Ranomafana (Wright, 1995 ; Pochron *et al.*, 2004). La composition du groupe se modifie dès que le nombre d'individus atteint 8 ou 9, avec pour effet une diminution d'effectif. Wright (1995) signale le même phénomène à Ranomafana.

A lalatsara, le nombre d'individus au sein d'un groupe est en moyenne de 5.4 individus (tableau I.3), supérieur à celui observé à Ranomafana (4.6 : Wright, 1995 ; Pochron *et al.*, 2004). Cette différence est due au nombre moyen d'adultes, et en particulier à celui des femelles adultes.

### **Effectif et sex-ratio des individus adultes**

A lalatsara, les groupes comprennent en moyenne 3.1 individus adultes dont 1.3 mâles pour 1.9 femelles (tableau I.3), soit une sex-ratio de 1.0:1.5. A Ranomafana, d'après un suivi de 4 groupes pendant 14 ans, les

résultats sont différents : le nombre moyen de mâles adultes au sein d'un groupe est identique à celui des femelles (1.4), soit une sex-ratio 1.0:1.0 (Pochron *et al.*, 2004). Cette différence est peut-être imputable à la durée de notre étude, plus courte que celle menée à Ranomafana. Cependant, elle peut aussi révéler une des conséquences indirectes de la fragmentation forestière. En effet, il semble que certains des mécanismes de dispersion concernant les femelles diffèrent d'un site à l'autre (chapitre 2) : à Ialatsara, les dispersions seraient plus tardives et n'auraient pas systématiquement lieu dans les groupes contenant 3 femelles, contrairement à Ranomafana. La limitation des ressources (ici d'ordre « reproductif » : partenaire sexuel) due à la fragmentation forestière, pourrait expliquer cette tendance des femelles à rester dans leur groupe.

### **Effectif et sex-ratio des individus immatures**

Les groupes comprennent en moyenne 2.2 individus immatures dont 1.5 juvéniles et 0.7 bébés (tableau I.3). Le ratio juvéniles : bébés est de 1.0:0.5 comme à Ranomafana (Wright, 1995).

Sur l'ensemble des 8 groupes, la sex-ratio des individus juvéniles et bébés est de 1.0:0.6. Cette valeur moyenne cache cependant de fortes disparités. Sur la parcelle 1, seule à contenir plusieurs groupes, le nombre de mâles est significativement supérieur à celui des femelles (figure I.3), soit une sex-ratio largement en faveur des mâles : 1.0 :0.2 (pour un effectif de 14 individus). Sur les parcelles 2, 4 et 5-6 qui n'abritent qu'un seul groupe, la différence n'est pas significative mais la tendance inverse est observée : la sex-ratio est en faveur des femelles : 1.0 : 2.1 (pour un effectif de 9 individus).

Le déséquilibre en faveur de l'un des 2 sexes est commun chez les populations de mammifères (Cockburn, 1990 ; Allainé *et al.*, 2000 ; Packer *et al.*, 2000). Il peut résulter d'un mécanisme adaptatif, à savoir du contrôle parental ou social de la sex-ratio dès la conception (Van Schaik et van Noordwijk, 1983 ; Nunn et Pereira 2000 ; Packer *et al.*, 2000) ou non-adaptatif, à savoir d'événements environnementaux imprévisibles menant à des taux de mortalité différents selon le sexe (Kruuk *et al.*, 1999 ; Bonefant *et al.*, 2003). Quels que soient les mécanismes impliqués (adaptatifs ou non-adaptatifs), plusieurs auteurs ont observé que ce déséquilibre était associé à une augmentation de la densité ou à une diminution de la quantité et/ou qualité des ressources (van Schaik et van Noordwijk, 1983 ; Clutton-Brock et Iason, 1986 ; Kruuk *et al.*, 1999). Ainsi, chez plusieurs espèces de Primates, une plus haute production de mâles a été observée dans des habitats saturés et l'ajustement de la sex-ratio en fonction de la compétition pour l'accès aux ressources alimentaires a été proposé par plusieurs auteurs (Clark, 1978 ; Jolly, 1984 ; Perret, 1990 ; Nunn et Pereira, 2000). Chez *Propithecus edwardsi*, nous pouvons proposer la même hypothèse, d'autant plus que les femelles sont décrites comme dominantes (Wright, 1995). Les disparités de la sex-ratio entre les parcelles seraient ainsi dues à la compétition alimentaire, plus forte au sein de la parcelle 1 du fait d'un effectif plus important que dans les autres parcelles. Ces observations sont comparables à celles de Bayart et Simmen (2005) qui, chez *Eulemur macaco macaco*, ont observé dans le nord-ouest de Madagascar une sex-ratio largement en faveur des mâles dans des fragments forestiers, et en faveur des femelles en forêt continue. Cependant, et contrairement à *Eulemur macaco macaco* chez qui le dimorphisme sexuel est marqué, nous ne sommes pas en mesure de différencier les mâles des femelles dès la naissance. Le sexage des individus bébés n'est possible que lors de leur capture lorsqu'ils ont atteint l'âge d'un an. Il est en effet impossible de différencier visuellement les femelles des mâles car le clitoris et le pénis ont approximativement la même taille jusqu'à 2 ans (Pochron *et al.*, 2004). La sex-ratio à la naissance ne peut donc être connue, le sexe des individus disparus avant l'âge d'un an n'étant pas déterminé.

De ce fait, nous ne pouvons savoir si la différence observée sur la parcelle 1 est due à une plus haute production de mâles, ou à une mortalité infantile plus élevée chez les femelles. Cette dernière situation a été observée chez le capucin olivâtre (*Cebus olivaceus*) au Vénézuéla, le taux de mortalité infantile étant de 18.2% chez les mâles et de 21.6% chez les femelles (O'Brien et Robinson, 1993). Quoi qu'il en soit, que la régulation se fasse à la conception ou après, il est possible que le type d'habitat influe indirectement sur la sex-ratio. Et même si une sex-ratio en faveur des mâles est commune chez les lémuriers (Richard et Dewar,

1991 ; Wright, 1999 ; Kappeler, 2000), ce déséquilibre peut être exacerbé par des contraintes écologiques (Norscia et Palagi, 2008). Ainsi, au sein de la parcelle 1, le déséquilibre en faveur des mâles peut contribuer à limiter la compétition alimentaire entre les femelles. A l'inverse, la compétition entre les mâles pour l'accès aux femelles risque d'augmenter. A plus long terme, le nombre élevé de mâles peut avoir un impact sur la régulation du nombre de naissances, et affecter de ce fait le taux de croissance de la communauté, comme cela a été proposé par Emlen et Oring (1977) et Ricklefs (1990).

Ces hypothèses ne pourront être confirmées que sur le long terme, en s'assurant par exemple que la forte production de mâles au sein de la parcelle 1 ne constitue pas un phénomène épisodique.

- *A lalatsara, le nombre d'individus au sein d'un groupe est légèrement supérieur à celui observé à Ranomafana, du fait du nombre de femelles adultes plus important.*
- *Sur la parcelle 1, la sex-ratio des individus immatures est largement en faveur des mâles. Il est possible que ce déséquilibre constitue un mécanisme de régulation du nombre d'individus.*

## **D- Natalité**

### ***Taux de natalité***

A lalatsara, le taux de natalité a varié d'une année sur l'autre de 20% à 63% pour un taux moyen établi sur 4 ans de 41% (figure I.4). Ce taux est inférieur à celui de 3 groupes suivis 9 ans à Ranomafana et évalué à 48% (Wright, 1995). Les différences observées entre les 2 sites sont peut-être dues à une différence de qualité d'habitat. En effet, dans un habitat restreint, la diminution du taux de natalité constitue un mécanisme de régulation habituel (Nicholson, 1933). Ici encore, des différences sont observées selon les parcelles considérées (figure I.5). Ainsi, quelle que soit l'année considérée, le taux de natalité au sein de la parcelle 1 a été inférieur à celui de l'ensemble des parcelles 2, 4 et 5-6, les moyennes respectives étant de 39% et 43%.

### ***Saisonnalité***

A lalatsara, tous les bébés sont nés entre mai et août, et pour la plupart en juin (figure I.6). Ces résultats sont comparables à ceux du Parc National de Ranomafana, où un suivi de 4 groupes durant 14 ans montre que la majorité des bébés sont nés entre mai et juillet (14% en mai, 73% en juin et 11% en juillet) (Pochron *et al.*, 2004).

### ***Intervalle Naissance-Naissance***

A lalatsara, l'intervalle entre 2 naissances est en moyenne de 1.1 ans (calculé pour 18 naissances). Ces résultats sont sensiblement différents de ceux de Ranomafana où l'intervalle est évalué à 1.6 ans (calculé pour 25 naissances). La durée de cet intervalle est plus importante si le premier bébé a survécu (1.2 ans) que si le premier est mort (1 an), comme à Ranomafana (1.8 contre 1.1 ; Pochron *et al.*, 2004). Ici, la courte durée de notre étude relativement à celle de Ranomafana est probablement à l'origine des différences observées.

- *Sur l'ensemble de la station, le taux de natalité est légèrement inférieur à celui de Ranomafana.*
- *Le taux de natalité au sein de la parcelle 1, inférieur à celui de l'ensemble des parcelles 2, 4 et 5-6, est peut-être révélateur d'un mécanisme de régulation du nombre d'individus.*

## E- Mortalité

Concernant les adultes et les juvéniles, le calcul du taux de mortalité est biaisé dans la mesure où lorsqu'un individu disparaît du site d'étude, nous ne pouvons déterminer s'il est mort ou s'il a dispersé. A lalatsara, cette situation a concerné 8 individus.

Les corps des 2 individus adultes retrouvés morts étaient intacts, excluant tout événement de prédation. Le fossa (*Cryptoprocta ferox*), seul prédateur connu de *Propithecus edwardsi* (Wright, 1995, 1998 ; Karpanty et Wright, 2007) est en effet absent de la station forestière de lalatsara.

Chez toutes les espèces de Primates non-humains, la prédation est la cause principale de mortalité des juvéniles et des adultes (Cheney *et al.*, 2004). Qu'elle soit due aux rapaces, aux serpents ou aux carnivores, elle représente un risque constant pour la plupart des espèces de Primates à l'état sauvage (Cheney et Seyfarth, 1981; Anderson, 1986; Cheney et Wrangham, 1987; Cowlshaw, 1994; Isbell, 1994; Hill et Dunbar, 1998; Bearder *et al.*, 2002; Gursky, 2002) et influencerait l'organisation de leurs systèmes sociaux (van Schaik, 1983; Janson, 1992; Isbell, 1994; Wright, 1998 ; Treves, 1999). Différents types de comportement (défense, dissimulation, vigilance, fuite, vocalisation d'alarme) sont attribués aux pressions sélectives de ce phénomène (Isbell, 1994).

A Madagascar, l'impact de la prédation sur les lémuriers peut être d'autant plus important qu'ils sont les mammifères les plus grands, les plus abondants et les plus facilement repérables dans la forêt (Wright, 1998). Selon Isbell (1994), l'augmentation de la taille corporelle serait une des adaptations permettant de limiter les risques de prédation. Les études menées à Ranomafana ont montré que contrairement à d'autres espèces de lémuriers plus petites (*Varecia variegata*, *Eulemur fulvus rufus* (lémur brun à front roux), *Eulemur rubriventer*, *Haplemur griseus*, *Avahi laniger*, *Cheirogaleus major* (grand cheirogale), et *Microcebus rufus*), *Propithecus edwardsi* n'entre pas dans le régime alimentaire des 2 plus grandes espèces de rapaces présentes sur le site : l'autour de Henst (*Accipiter henstii*) et le polyboroïde rayé (*Polyboroides radiatus*), très probablement en raison de sa taille (Karpanty et Wright, 2007). L'espèce n'est pas non plus la proie du boa constrictor de Madagascar (*Boa manditra*), prédateur reconnu d'autres lémuriers plus petits (Sauther, 1989 ; Goodman *et al.*, 1993 ; Gould, 1996 ; Wright, 1998 ; Fichtel et Kappeler, 2002; Goodman, 2004).

A Ranomafana, la prédation du fossa est la cause principale de mortalité chez les juvéniles et les adultes de l'espèce *Propithecus edwardsi* (Wright, 1995). Le fossa est le plus grand carnivore de Madagascar (7-14 kg) (Dollar *et al.*, 1997). Il vit dans les forêts sèches de l'ouest et dans les forêts humides de l'est. C'est un prédateur agile dans les arbres, pourvu de griffes rétractiles, de puissantes mâchoires, et de canines développées lui permettant de tuer des proies de sa taille (Wright *et al.*, 1997). Il chasse de jour comme de nuit (Wright, 1998). La surface de son domaine vital est estimée à 1 km<sup>2</sup> (Albignac, 1970). Bien que l'observation de prédation de lémuriers diurnes par le fossa soient rares (Wright, 1998), la fréquence de cette prédation est cependant démontrée par l'analyse de restes de proies et par les vocalisations d'alarme des lémuriers en réponse à sa présence. Plusieurs auteurs suggèrent que le fossa joue un rôle important dans la régulation des populations de propithèques dans les forêts sèches (Rasoloarison *et al.* 1995 ; Ganzhorn et Kappeler 1996 ; Dollar *et al.* 2007) comme dans les forêts humides (Wright, 1998). Des études à long terme concernant des Primates non soumis à une pression de prédation ont montré que ces populations étaient en expansion (Strier *et al.*, 1993). Par contre, l'effectif des communautés de Primates soumises à cette pression n'augmente pas (Terborgh, 1983), comme c'est le cas de *Propithecus edwardsi* à Ranomafana (Wright, 1995).

A Ranomafana, Wright (1995) et Pochron *et al.* (2004) ont consigné différentes observations prouvant cette prédation ; i) prédateur surpris près du corps d'un propithèque ; ii) signes de prédation évidents : entrailles abandonnées, marques de dents ou de griffes sur les os. L'événement de prédation était enregistré comme « possible » lorsqu'un individu disparaissait brusquement de son groupe et n'était plus revu ensuite (Wright

et al., 1997; Wright, 1998). Les analyses ont montré que le fossa s'attaque aux individus des 2 sexes et de tout âge (Karpanty et Wright, 2007). Au cours d'un suivi de 4 groupes pendant 19 ans, Karpanty et Wright (2007) ont estimé que le fossa avait capturé entre 9 et 19 individus, soit un taux de mortalité par cette seule prédation se situant entre 10 et 22%. Il est probable qu'à Ialatsara la faible quantité de proies potentielles due à la fragmentation forestière soit la cause de l'absence du fossa.

L'utilisation des strates les plus hautes de la forêt a été décrite comme stratégie d'évitement de la prédation terrestre (Enstam et Isbell, 2004). Elle expliquerait la réticence de *Propithecus edwardsi* à se déplacer au sol à Ranomafana (Wright, 1987 ; Deghan, 2003). Le faible risque de prédation facilite les déplacements au sol (Nishida, 1972 ; Anderson, 1981) et permet à Ialatsara des flux d'individus entre les parcelles (chapitre 2). Ces flux assurent potentiellement un brassage génétique au sein de la communauté, compensant ainsi partiellement les conséquences négatives de la perte d'habitat et de sa fragmentation.

Alors que les causes de disparition des juvéniles et des adultes demeurent le plus souvent incertaines, la mort semble être la cause la plus probable des disparitions avant l'âge d'un an. A Ialatsara, le nombre de bébés morts est très comparable selon les années (2 à 4) et sur la période d'étude, le taux de mortalité infantile est de 41% (Figure I.7). Cette valeur est proche de celle proposée par Wright (1995) : 43%, pour un suivi de 3 groupes pendant 9 ans, mais elle est inférieure à celle proposée par Pochron et al. (2004) : 50%. Ces différentes études montrent que le TMI chez *Propithecus edwardsi* est comparable à celui d'autres espèces de lémuriniens de forêt sèche (Richard, 1978 ; Jolly et al., 1982 ; Richard et al., 1991 ; Sauther, 1991 ; Sussman, 1991) mais qu'il est plus élevé que chez la plupart des Primates haplorhiniens de forêt humide. Par exemple, chez le singe hurleur roux (*Alouatta seniculus*), le TMI varie de 18 à 21% (Crockett et Pope, 1993). Il est de 20% chez le macaque cynomolgus (*Macaca fascicularis*) à Sumatra (van Noordwijk et al., 1993) et de 33% chez l'atèle noir (*Ateles paniscus*) au Pérou (Symington, 1988).

A Ranomafana, le TMI élevé s'explique probablement par la présence du fossa dont la prédation serait, d'après Wright (1995, 1998), une cause de mortalité infantile consécutive à l'attaque des femelles suitées. Chez d'autres espèces de Primates, le TMI très bas peut être expliqué par l'absence de prédateur, comme cela semble être le cas chez le singe araignée laineux (*Brachyteles arachnoides*) au sud-est du Brésil (Strier, 1992). Cependant, même en l'absence de prédateur, le TMI reste élevé à Ialatsara. A Ranomafana, Wright (1995) et Erhart et Overdorff (1998) évoquent également l'infanticide qui n'a jamais été observé sur notre site d'étude.

A Ialatsara, les causes de mortalité infantile sont inconnues. Il est possible que dans certaines circonstances le bébé soit abandonné par sa mère à la suite d'une chute. Dans une telle situation, nous avons cependant observé à plusieurs reprises la récupération du petit par la mère elle-même ou par un autre individu du groupe.

A l'échelle des parcelles, le TMI moyen au sein de la parcelle 1 (46%) est largement supérieur à celui de l'ensemble des parcelles 2, 4 et 5-6 (33%). Il est possible que cette valeur, particulièrement élevée dans la seule parcelle contenant plusieurs groupes, relève d'un mécanisme de régulation du nombre d'individus.

- L'absence du fossa (*Cryptoprocta ferox*) à Ialatsara, seul prédateur connu de *Propithecus edwardsi*, a probablement des implications majeures sur la croissance de la communauté.
- A Ialatsara, le taux de mortalité infantile est inférieur à celui de Ranomafana.
- Le taux de mortalité infantile moyen au sein de la parcelle 1, largement supérieur à celui de l'ensemble des parcelles 2, 4 et 5-6, est peut-être révélateur d'un mécanisme de régulation du nombre d'individus.
- L'ensemble de ces résultats suggère que les pressions écologiques liées à la fragmentation de l'habitat semblent être plus fortes au sein de la parcelle 1.

## II/ Analyse génétique

Cette étude nous a permis d'évaluer la structure génétique de la communauté de *Propithecus edwardsi* de lalatsara et d'en apprécier l'évolution sur un intervalle de 3 ans. L'ensemble des résultats présentés révèle un taux de consanguinité très élevé.

La perte de diversité génétique de petites populations isolées, par effet de dérive, conduit à l'homogénéisation de la structure génétique de ces populations, et donc à l'augmentation de la probabilité de croisement entre 2 individus apparentés. Il en résulte une consanguinité élevée et la probabilité de devenir homozygote pour des allèles récessifs délétères en un plus grand nombre de sites est très forte. La « dépression de consanguinité » fait référence aux effets négatifs de la perte de diversité génétique sur le succès reproducteur et la survie des individus. Cependant, l'effet de la diversité génétique sur la persistance des populations fait encore aujourd'hui débat et la faible diversité génétique d'une espèce n'annonce pas toujours le déclin de ses populations : chez certaines espèces, des populations qui présentent des niveaux importants de variabilité génétique sont en déclin et l'inverse est aussi observé (Amos et Hardwood, 1998). Ainsi, une étude comparative concernant 2 sous-espèces de *Varecia variegata* en captivité montre que l'une (le vari roux : *V. v. rubra*), contrairement à l'autre (le vari noir et blanc : *V. v. variegata*), tolère des degrés élevés de consanguinité en parvenant à bien se reproduire en captivité. Ce constat peut s'expliquer par l'histoire des populations sauvages correspondantes de *V. v. rubra*, qui ont une répartition géographique si restreinte à Madagascar que la population naturelle se serait adaptée en exprimant une consanguinité « naturelle », dont le résultat aurait été l'élimination progressive des allèles délétères (Noble *et al.*, 1990). Cette étude met en évidence la différence de tolérance face aux effets de la consanguinité d'une espèce à l'autre, voire d'une population à une autre. Grâce à des facteurs environnementaux particuliers, une population pourrait éliminer plus ou moins rapidement certains caractères délétères. Toute conclusion doit donc être nuancée, car le fort taux de consanguinité d'une population n'annonce pas toujours un risque d'extinction imminent. Dans la présente étude, en matière de prédiction pour le devenir de la communauté, il convient donc d'interpréter nos résultats avec précaution.

### A- Diversité génétique en 2005

Au sein de la communauté, la faible diversité génétique et le très fort degré de parenté entre tous les individus sont révélés d'une part au niveau qualitatif, par la classification hiérarchique des individus et la faible valeur de la variabilité intragroupe (0.00261), et d'autre part au niveau quantitatif, par l'homozygotie moyenne élevée (0.89) et le fort pourcentage de sites monomorphes (70.2%). La comparaison de ces paramètres avec ceux calculés chez d'autres espèces de lémuriers en utilisant la technique RAPD (Tableau II.15 : *Eulemur macaco macaco*, *Microcebus murinus* (Neveu, 1997) ; *Eulemur macaco flavifrons* (Fausser *et al.*, 2000) ; *Lepilemur septentrionalis*, *Lepilemur dorsalis* (Ravaoarimanana, 2001) révèle les valeurs extrêmes de la communauté de *Propithecus edwardsi* à lalatsara.

	<b>Homozygotie moyenne</b>	<b>Pourcentage de sites monomorphes</b>
<i>Eulemur macaco macaco</i> *	0.70	23.5
<i>Eulemur macaco flavifrons</i> **	0.79	---
<i>Microcebus murinus</i> *	0.71	17.3
<i>Lepilemur septentrionalis</i> ***	0.66	10.5
<i>Lepilemur dorsalis</i> ***	0.72	23.5
<b><i>Propithecus edwardsi</i></b>	<b>0.89</b>	<b>70.2</b>

**Tableau II.15 :** Homozygotie moyenne et pourcentage de sites monomorphes chez d'autres espèces de lémuriers (\*Neveu, 1997 ; \*\*Fausser *et al.*, 2000 ; \*\*\*Ravaoarimanana, 2001)

Ces valeurs sont d'autant plus extrêmes qu'elles sont encore supérieures à celles de populations captives d'*Eulemur macaco macaco* ( $h_m=0.71$  ; 26.5% de sites monomorphes) et de *Microcebus murinus* ( $h_m=0.82$  ; 52% de sites monomorphes) (Neveu, 1997).

D'autres études génétiques concernant des populations de Primates haplorhiniens, basées sur d'autres marqueurs génétiques (microsatellites), révèlent indirectement par le calcul du taux d'hétérozygotie ( $H_E$ ), une homozygotie moyenne bien plus faible que celle de *Propithecus edwardsi* à Ialatsara. Ainsi, le taux d'hétérozygotie est de 0.64 chez le macaque rhésus (*Macaca mulatta*) (Ribeiro Andrade *et al.*, 2004). Concernant les grands singes, chez 2 sous-espèces différentes de chimpanzés, le taux d'hétérozygotie est de 0.79 (*Pan troglodytes verus* : Bradley *et al.*, 2000) et de 0.65 (*Pan troglodytes schweinfurthii* : Morin *et al.*, 1994), chez l'orang-outan (*Pongo pygmaeus*), elle est de 0.71 (Goossens *et al.*, 2005) et de 0.68 chez le gorille de la rivière Cross (*Gorilla gorilla diehli*) (Bergl *et al.*, 2008). Il en est de même pour une espèce très proche phylogénétiquement de *Propithecus edwardsi*, le propitèque de Tattersall (*Propithecus tattersalli*) pour laquelle un haut degré de variabilité génétique a été mis en évidence ( $H_E=0.72$  : Quéméré *et al.*, 2009). Enfin, de telles données sont également disponibles chez *Propithecus edwardsi*. Dans le Parc National de Ranomafana, Morelli (comm. pers.) rapporte ainsi un taux d'hétérozygotie moyen de 0.56 pour 7 groupes soit au total 50 individus. Par ailleurs, Bailey *et al.* (2008) ont évalué ce même paramètre à 0.69 pour 10 individus provenant du Parc National de l'Andringitra et à 0.55 pour 10 individus originaires du Parc National de Ranomafana. Globalement, ces valeurs sont moins élevées que celle des autres espèces préalablement citées. Chacune d'elle révèle néanmoins une homozygotie moyenne plus faible que celle de la communauté présente à Ialatsara. De telles comparaisons doivent cependant être interprétées avec précaution car les microsatellites sont des marqueurs hautement polymorphes qui révèlent, de ce fait, plus de variabilité que les marqueurs RAPD. Seule une comparaison des paramètres relatifs à la structure et à la variabilité génétique, déterminés au moyen de la même technique, serait réellement informative. Pour des raisons indépendantes de notre volonté, nous n'avons pu disposer de prélèvements issus d'individus originaires du Parc National de Ranoamafana. Aucune comparaison n'a donc pu être réalisée en utilisant la technique RAPD. Concernant la technique des microsatellites (chapitre 2), c'est par manque de temps que nous n'avons pas déterminé les paramètres génétiques de la communauté de Ialatsara. Une telle analyse sera réalisée prochainement.

A Ialatsara, lorsque l'on considère la variabilité intragroupe de chaque parcelle (Tableau II.2), celle de la parcelle 1 est représentative de celle de l'ensemble de la communauté et supérieure à celle des autres parcelles. Cette parcelle est en effet la seule à contenir plusieurs groupes sociaux et l'évaluation de leur variabilité intragroupe respective (tableau II.3) révèle des disparités : celles des groupes 2 et 4 sont plus élevées que celles des groupes 1, 3 et 5 dont le nombre de sites monomorphes est plus important (Tableau II.5).

Sur l'ensemble de la station, chacun des 8 groupes diffère quant au nombre et à la nature de ses sites monomorphes (Tableau II.5). Et malgré la faible diversité génétique de l'ensemble de la communauté, ce dernier résultat implique que des échanges entre les groupes peuvent contribuer à l'augmenter.

- *Les analyses génétiques ont révélé la faible diversité génétique et le fort taux de consanguinité de la communauté de *Propithecus edwardsi* présente à Lalatsara en 2005.*
- *Les échanges entre les différents groupes peuvent, dans une certaine mesure, contribuer à augmenter la diversité génétique.*

## **B- Evolution de la diversité génétique de 2005 à 2008**

En 2008, la diversité génétique de l'ensemble de la communauté est toujours très faible comme l'indique, au niveau qualitatif, la valeur de la variabilité intragroupe (0.00307) (Tableau II.7) et au niveau quantitatif, celle de l'homozygotie moyenne (0.87) et du pourcentage de sites monomorphes (64.9%) (Tableau II.8).

Cependant, suite aux différents processus de disparition et de recrutement qui ont modifié la composition en individus de l'ensemble de la communauté de 2005 à 2008, la diversité génétique a augmenté. En effet, d'après les figures II.7 et II.8, l'homozygotie moyenne et le pourcentage de sites monomorphes des nouveaux individus présents en 2008 sont inférieurs à ceux calculés en 2005. Et cette diminution est toujours visible si l'on considère l'ensemble des individus en 2008. D'après la figure II.3, c'est au sein des parcelles 4 et 5-6 que la composition en individus a été la plus fortement modifiée. L'augmentation de la diversité génétique de l'ensemble de la communauté est principalement due à celle de ces mêmes parcelles (figures II.4, II.5 et II.6).

Selon leur processus de recrutement, l'apport des nouveaux individus a été différent selon l'échelle spatiale considérée, à savoir si l'on considère l'ensemble de la station ou chaque parcelle indépendamment les unes des autres. Ainsi, à l'échelle de la station, seuls les individus nouveau-nés ont contribué à augmenter la diversité génétique (par recombinaisons chromosomiques, ...) en apportant 3 nouveaux allèles (Tableau II.9). Il semble donc que les individus immigrants aient été trop peu nombreux et/ou trop proches génétiquement de ceux de la communauté pour avoir un impact visible sur sa structure génétique.

Au sein de la parcelle 4, le gain de 2 allèles supplémentaires est dû aux individus nouveau-nés et le seul individu originaire de la parcelle 1 en a apporté 3 supplémentaires (Tableau II.12). Ce résultat implique que les flux d'individus inter-parcelles, dont les mécanismes seront présentés dans le deuxième chapitre, constituent et pourront constituer à l'avenir un apport de diversité non négligeable. En effet, le nombre et la nature des sites monomorphes diffèrent toujours d'une parcelle à l'autre en 2008 (Tableau II.14).

Au sein de la parcelle 5-6, le gain d'allèles est principalement dû aux 2 individus immigrants (Tableau II.13). Ce dernier résultat suggère qu'à l'échelle de la station, les phénomènes d'immigration permettraient d'assurer un brassage génétique et constitueraient un apport de diversité important s'ils étaient plus fréquents. A Lalatsara, les individus immigrants n'ont été observés que sur les parcelles 4 et 5-6. Ce résultat suggère que ces individus ne peuvent être originaires que de parcelles situées au nord de la station. Au sud-ouest, la parcelle 1 est en effet traversée par une route nationale qui semble constituer une barrière infranchissable pour *Propithecus edwardsi* puisque aucun individu n'a jamais été observé de l'autre côté. En vue d'une conservation efficace, ces flux d'immigration doivent être maintenus, ce qui implique une extension de la zone protégée pour inclure les parcelles situées plus au nord, réservoir potentiel de nouveaux patrimoines génétiques. Une telle action devrait être mise en place d'autant plus rapidement que les parcelles les plus au nord sont les plus soumises aux pressions anthropiques.

L'ensemble de ces résultats montre que, quel que soit leur mode de recrutement (naissance, changement de parcelle, immigration), les nouveaux individus peuvent avoir un impact positif sur la structure génétique au sein d'une parcelle donnée. Cependant, étant donné le fort taux de consanguinité de la communauté,

ces effets ne peuvent être visibles que si les processus de recrutement sont importants relativement au nombre d'individus déjà présents sur une parcelle, comme cela a été le cas sur les parcelles 4 et 5-6 entre 2005 et 2008. En effet, même si à l'échelle des parcelles la diversité génétique de la parcelle 1 est toujours la plus élevée en 2008, elle n'a que très faiblement augmenté comparé à 2005.

Du fait de la limitation spatiale imposée par la fragmentation forestière, les processus de recrutement sont eux aussi limités et dépendent des capacités d'accueil d'une parcelle donnée. Ainsi sur la parcelle 1, les processus de recrutement devraient être très nombreux pour contribuer à une augmentation significative de la diversité génétique, surtout s'ils concernent des individus très apparentés à ceux déjà présents. Or, d'après les paramètres démographiques propres à cette parcelle, il semble que l'effectif maximal soit atteint et que certains processus de régulation du nombre d'individus soient déjà en place (émigration importante, faible taux de natalité, taux de mortalité infantile élevé, sex-ratio des individus immatures en faveur des mâles). Dans ces conditions, si les processus de recrutement ne peuvent être nombreux, ils doivent concerner des individus dont le patrimoine génétique diffère de celui des individus déjà présents. Il semble donc que seul le transfert d'individus, à savoir l'introduction de nouveaux patrimoines génétiques couplée au déplacement d'individus originaires de la parcelle 1, permettrait de rétablir une diversité génétique sans dépasser l'effectif maximal. Dans un tel cas, ces transferts devraient concerner les individus les plus sujets à disperser naturellement. La connaissance des mécanismes de dispersion (chapitre 2) et de la structure sociale (chapitre 3 et 4) est donc primordiale pour réaliser ces transferts artificiels tout en minimisant les perturbations engendrées sur l'évolution naturelle de la communauté. Comme la variabilité inter-parcelle est positivement corrélée à la distance inter-parcelle (figure II.9), les individus introduits sur la parcelle 1 devraient être prélevés le plus loin possible de cette parcelle, pour que ces transferts soient optimaux et qu'ils augmentent significativement la diversité génétique. Cependant, pour que ces individus aient un réel impact sur la structure génétique de la parcelle 1, ils devront transmettre leur patrimoine génétique en se reproduisant. Dans le Parc National de Ranomafana, il semble qu'au sein d'un groupe, le mâle adulte résidant soit le géniteur de tous les individus nouveau-nés (Morelli *et al.*, 2009). Or à Ialatsara, du fait de la fragmentation forestière et des limitations qu'elle implique, les possibilités d'obtention du statut de mâle résidant par l'intégration ou la formation d'un groupe sont restreintes (chapitre 2). Dans de telles conditions, il paraît difficile que d'éventuels individus introduits parviennent à transmettre leur patrimoine génétique. Cependant, à Ialatsara, le fait que seul le mâle résidant du groupe puisse se reproduire ne semble pas aussi évident qu'à Ranomafana. Comme cela sera développé dans le chapitre 2, il est en effet possible que, du fait des limitations imposées par la fragmentation forestière, les mâles « satellites » soient impliqués dans la reproduction. Dans un tel cas, les nouveaux mâles introduits pourraient augmenter significativement la diversité génétique, et ce, même s'ils ne parviennent pas à résider au sein d'un groupe.

- *Suite aux processus de disparition et de recrutement qui ont modifié la composition en individus de l'ensemble de la communauté de 2005 à 2008, la diversité génétique de la communauté a augmenté.*
- *Quel que soit leur mode de recrutement (naissance, changement de parcelle, immigration), les nouveaux individus peuvent avoir un impact positif sur la structure génétique au sein d'une parcelle donnée.*
- *Dans des conditions de limitation spatiale, les processus de recrutement ne peuvent être nombreux. A l'échelle de la communauté, pour augmenter significativement la diversité génétique, ces processus doivent concerner un nombre restreint d'individus dont le patrimoine génétique diffère significativement de celui des individus déjà présents. Pour cela, l'introduction artificielle d'individus peut être envisagée.*

Lorsque la présente étude a commencé, aucune analyse génétique n'avait été menée sur *Propithecus edwardsi*. En 2005, dans nos conditions d'étude (faible quantité d'ADN et absence d'information sur le génome de *P. edwardsi*), la technique RAPD nous a parue la plus appropriée pour étudier la structure génétique de la communauté et en apprécier la diversité. Cette technique présente en effet l'avantage de sonder aléatoirement le génome et d'en donner de ce fait une bonne représentation globale. Cependant, lorsque les individus sont très fortement apparentés, elle peut s'avérer trop peu puissante pour révéler les différences interindividuelles nécessaires aux études de parenté.

Dans des conditions de forte consanguinité, seules des études moléculaires basées sur l'utilisation de marqueurs génétiques révélant plus de variabilité, comme les microsatellites, peuvent fournir les informations nécessaires aux déterminations de paternité. Ce type d'analyse a finalement été possible (chapitre 2) grâce à l'isolement de microsatellites spécifiques de *Propithecus edwardsi* par Bailey *et al.* en 2008.

# Conclusion

---

La fragmentation de l'habitat a des impacts sur la survie d'une espèce selon différentes échelles spatiotemporelles (Irwin, 2006). Elle altère la structure de l'habitat et peut provoquer des changements de régime alimentaire qui à court terme peuvent avoir un impact sur la survie. A plus long terme, ces modifications peuvent influencer sur la structure génétique d'une population.

Dans un habitat restreint, les ressources d'ordre trophique (alimentaire notamment) ou « reproductif » (partenaire sexuel) sont en quantité limitée et c'est donc la compétition entre individus qui limite l'effectif de la population. La compétition alimentaire est déterminée par la structure et la composition de la forêt au sein de chaque parcelle, c'est-à-dire par la quantité, la qualité et la distribution des espèces végétales consommées par l'espèce. La surface minimale capable de satisfaire les besoins alimentaires d'un individu dépend de ces paramètres. En 2005, cette surface a été estimée en moyenne à 11.7 hectares par individu. En 2008, elle est restée stable sur toutes les parcelles excepté sur la parcelle 5-6 où une augmentation d'effectif l'a réduite à 5.1 hectares par individu. Seul un suivi à plus long terme permettra d'évaluer si une telle surface est effectivement suffisante. Si tel est le cas, la densité au sein des autres parcelles peut également augmenter dans la mesure où elles offrent des ressources de même qualité. Cependant, cette dernière prédiction semble peu probable puisque certains phénomènes de régulation semblent déjà en place à l'échelle de la station et notamment sur la parcelle 1. En effet, 8 individus sur les 43 présents au départ ont émigré hors des limites de la station : 6 d'entre eux étaient originaires de la parcelle 1. D'autre part, le nombre moyen d'individus au sein d'un groupe (5.4) à Ialatsara est supérieur à celui de Ranomafana (4.6), du fait du nombre plus important de femelles adultes. Et comme cela sera développé dans le deuxième chapitre, il semble que certaines modifications des mécanismes de dispersion liés aux contraintes spatiales en soient la cause. Ensuite, le taux de natalité moyen de l'ensemble de la communauté (41%) est plus faible qu'à Ranomafana (48%). Cette différence est principalement due au taux de natalité de la parcelle 1 (39%) qui est peut-être révélateur d'une stratégie de régulation du nombre d'individus. Il en est de même concernant le taux de mortalité infantile sur la parcelle 1 (46%) qui, malgré l'absence du fossa (*Cryptoprocta ferox*), est comparable à celui de Ranomafana (50%). Enfin et toujours sur cette même parcelle, la forte production de mâles, en limitant la compétition alimentaire entre les femelles et à plus long terme le nombre de naissances, peut être interprétée également comme un indice de régulation de la communauté. Il semble donc que des ajustements démographiques liés à la fragmentation forestière soient déjà en place à Ialatsara et notamment au sein de la parcelle 1. Prolonger le suivi de cette communauté permettra d'évaluer son potentiel d'accroissement et d'observer dans quelles circonstances elle atteint son point d'équilibre. C'est dans cette dernière situation que les mécanismes de régulation évoqués précédemment pourront être vérifiés.

Malgré les effets négatifs de la fragmentation forestière sur la viabilité des espèces, elle peut dans quelques circonstances présenter certains avantages. A Ialatsara, l'absence du fossa (*Cryptoprocta ferox*), seul prédateur connu de *Propithecus edwardsi*, a sans doute des implications sur l'évolution de la communauté, d'une part en réduisant le taux de mortalité, d'autre part en permettant des déplacements au sol fréquents. En effet, et malgré la faible connectivité spatiale, des échanges appréciables sont possibles tant au sein de la station (chapitre 2) qu'avec des individus extérieurs. Ils assurent ainsi un brassage génétique indispensable à la survie de la communauté à long terme.

Au sein de la station, l'homogénéité de la structure génétique de la communauté de *Propithecus edwardsi* résulte effectivement de ces échanges inter-parcelles. Néanmoins, au vu du taux de consanguinité élevé et du haut degré d'apparentement entre tous les individus, ces échanges seuls ne peuvent suffire à augmenter significativement la diversité génétique de la communauté. Pourtant, sur la période considérée (2005-2008) et même si les variations sont minimes, la diversité génétique a augmenté grâce notamment aux individus nouveau-nés. Il est aussi probable que les individus immigrants, s'ils sont plus nombreux,

constituent un apport de diversité non négligeable. Comme il semble qu'ils soient originaires des parcelles situées au nord de la station, les efforts de conservation doivent être étendus à cette zone. Cependant, et même si de tels échanges sont possibles, la diversité génétique de la communauté semble extrêmement faible comparativement à d'autres espèces de Primates. A ce jour, seule l'utilisation d'une même technique pour évaluer les paramètres génétiques de la communauté de Lalatsara et d'une autre population de *Propithecus edwardsi* permettrait des comparaisons réellement informatives. Comme nous ne disposons pas de données de référence, nos résultats doivent être interprétés avec précaution, en ce qui concerne le devenir de la communauté. En effet, l'effet de la diversité génétique sur la persistance des populations diffère d'une espèce à l'autre : chez certaines espèces, des populations qui présentent des niveaux importants de variabilité génétique sont en déclin et l'inverse est aussi observé (Amos et Hardwood, 1998). Ces divergences révèlent probablement que selon les espèces, l'implication des facteurs démographiques et environnementaux sur l'extinction des populations est plus importante que celle des facteurs génétiques, ou inversement. L'intérêt d'associer les approches génétique et démographique est donc primordial. Dans la présente étude, bien qu'une faible diversité génétique ait été mise en évidence, la communauté ne semble pas en déclin.

En définitive, le principal facteur limitant la croissance de la communauté de *Propithecus edwardsi* à Lalatsara serait la surface des parcelles. Il semble en effet que la faible connectivité des fragments ne représente pas une réelle menace : autrement dit plus que sa fragmentation, c'est la perte d'habitat qui constitue un réel danger pour la communauté. Bien que l'étude ne concerne qu'une période de 3 ans, une tolérance à court terme de l'espèce *Propithecus edwardsi* face à la fragmentation forestière a été mise en évidence. Cependant, par les différences qu'ils présentent avec ceux de Ranomafana, nos résultats révèlent aussi certaines perturbations. Ces données sont primordiales pour ajuster nos efforts de conservation en vue de mettre en place un plan de gestion approprié.

## Références

---

- Albignac R. (1970). Notes éthologiques sur quelques carnivores Malgaches : Le *Cryptoprocta ferox* (Bennett). *Terre Vie* 24: 395-402
- Allainé D. Brondex F. Graziani L. Coulon J. and Till-Bottraud I. (2000). Male-biased sex ratio in litters of Alpine marmots supports the helper repayment hypothesis. *Behavioral Ecology* 11: 507-514
- Altmann J. (1980). Baboon mothers and infants. Harvard University Press, Cambridge
- Amos W. and Harwood J. (1998). Factors affecting levels of genetic diversity in natural populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 353: 177-186
- Amos W. and Balmford A. (2001). When does conservation genetics matter ? *Heredity* 87: 257-265
- Anderson C.M. (1981). Subrooping in a chacma baboon (*Papio ursinus*) population. *Primates* 22: 445-458
- Anderson C.M. (1986). Predation and primate evolution. *Primates* 27: 15-39
- Anderson J. Rowcliffe J.M. and Cowlishaw G. (2007). The Angola black-and-white colobus (*Colobus angolensis palliatus*) in Kenya: historical range contraction and current conservation status. *American Journal of Primatology* 69(6): 664-680
- Aponte C. Barreto G. and Terborgh J. (2003). Consequences of habitat fragmentation on age structure and life history in a tortoise population. *Biotropica* 35: 550-555
- Bailey C.A., Lei R., Brenneman R.A. and Louis E.L. (2008). Characterization of 21 microsatellite marker loci in the Milne-Edwards' Sifaka (*Propithecus edwardsi*). *Conservation Genetics*
- Banks S.C., Finlayson G.R., Lawson S.J., Lindenmayer D.B., Paetkau D., Ward S.J. and Taylor A.C. (2005). The effects of habitat fragmentation due to forestry plantation establishment on the demography and genetic variation of a marsupial carnivore, *Antechinus agilis*. *Biological Conservation* 122: 581-597
- Bardakci F. and Skibinski D.O.F. (1994). Application of the RAPD technique in tilapia fish : species and subspecies identification. *Heredity* 73: 117-123
- Bayart F. and Simmen B. (2005). Demography, range use, and behaviour in black lemurs (*Eulemur macaco macaco*) at Ampasikely, Northwest Madagascar. *American Journal of Primatology* 67: 299-312
- Bearder S.K., Nekaris K.A.I. and Buzzell A. (2002). Dangers in the night: Are some nocturnal primates afraid of the dark? In *Eat or be eaten: Predator sensitive foraging among primates*, pp 21-43. Miller L. E. Ed. Cambridge University Press, Cambridge
- Bergl R.A., Bradley B.J., Nsubuga A. and Vigilant L. (2008). Effects of habitat fragmentation, population size and demographic history on genetic diversity : the cross river gorilla in a comparative context. *American Journal of Primatology* 70: 848-859
- Bonefant C., Gaillard J.M., Loison A., and Klein F. (2003). Sex-ratio variation and reproductive costs in relation to density in a forest-dwelling population of red deer (*Cervus elaphus*). *Behavioral Ecology* 14: 862-869
- Bowland A.E., Bishop K.S., Taylor P.J., Lamb J., vander Bank F.H., van Wyk E., and York D. (2001). Estimation and management of genetic diversity in small populations of plains zebra (*Equus quagga*) in KwaZulu-Natal, South Africa. *Biochemical Systematics and Ecology* 29: 563-583
- Bradley B.J., Boesch C. and Vigilant L. (2000). Identification and redesign of human microsatellite markers for genotyping wild chimpanzee (*Pan troglodytes verus*) and gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) DNA from feces. *Conservation genetics* 1: 289-292

- Caro T.M. and Laurenson M.K. (1994). Ecological and genetic factors in conservation : a cautionary tale. *Science* 263: 485-486
- Caughley G. (1994). Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology* 63: 215-244
- Chapman C.A., Chapman L.J., Bjorndal K.A. and Onderdonk D.A. (2002). Application of protein-to-fiber ratios to predict colobine abundance on different spatial scales. *International Journal of Primatology* 23: 283-310
- Chapman C.A. Gillespie T.R. and Goldberg T.L. (2005). Primates and the ecology of their infectious diseases: how will anthropogenic change affect host-parasite interactions? *Evolutionary anthropology* 14(4): 134-144
- Cheney D.L. and Seyfarth R. (1981). Selective forces affecting the predator alarm calls of vervet monkeys. *Behaviour* 76: 25-61
- Cheney D.L. and Wrangham R.W. (1987). Predation. In *Primate Societies*, pp 227-239. Smuts B.B., Cheney D.L., Seyfarth R.M., Wrangham R.W. and Struhsaker T.T. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Cheney D.L., Seyfarth R.M., Fischer J., Beehner J., Bergman T., Johnson S.E., Kitchen D.M., Palombit R.A., Rendall D., and Silk J.B. (2004). Factors affecting reproduction and mortality among baboons in the Okavango Delta, Botswana. *International Journal of Primatology* 25: 401-428
- Chiarello A.G. and de Melo F.R. (2001). Primate population densities and sizes in Atlantic forest remnants of northern Espirito Santo, Brazil. *International Journal of Primatology* 22: 379-396
- Clark A.B. (1978). Sex ratio and local resource competition in a prosimian primate. *Science* 201: 163-165
- Clark A.G. and Lanigan C.M.S. (1993). Prospects for estimating nucleotide divergence with RAPDs. *Molecular Biology and Evolution* 10(5): 1096-1111
- Clutton-Brock T.H. and Iason G.R. (1986). Sex variation in mammals. *Quarterly Review of Biology* 61: 339-374
- Cockburn A. (1990). Sex ratio variation in marsupials. *Australian Journal of Zoology* 37: 467-479
- Cowlishaw G. (1994). Vulnerability to predation in baboon populations. *Behaviour* 131: 293-304
- Cowlishaw G. (1999). Predicting the pattern of decline of African primate diversity: An extinction debt historical deforestation. *Conservation Biology* 13: 1183-1193
- Cowlishaw G. and Dunbar R. (2000) *Primate Conservation Biology*, pp xi, 498. Chicago University Press, Chicago
- Crockett C.M. and Pope T.R. (1993). Consequences of sex differences in dispersal for juvenile red howler monkeys. In *Juveniles Primates: Life History, Development and Behavior*, pp 104-118. Pereira M.E., Fairbanks L.A. Eds. Oxford University Press, New York
- Davies K.F., Gascon C. and Margules C.R. (2001). Habitat fragmentation : consequences, management, and future research priorities. In *Research priorities for the next decade*, pp. 81-97. Soulé M.E. and Orians G. H. Eds. Conservation Biology. Island Press, Washington
- Deghan A. (2003). The behavior of extinction : Predicting the incidence and local extinction of lemurs in fragmented habitats of southeastern Madagascar. Doctoral dissertation. University of Chicago, Chicago IL
- Dollar L., Forward Z., and Wright P.C. (1997). First study of *Cryptoprocta ferox* in the rainforests of Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology* (Suppl.24): 102-103
- Dollar L.J., Ganzhorn J.U., and Goodman S.M. (2007). Primates and other prey in the seasonally variable diet of *Cryptoprocta ferox* in the dry deciduous forest of western Madagascar. In *Primate anti-predator strategies*, pp 63-77. Gursky S.L. and Nekaris K.A.I. Eds. New York Springer

- Dudash M. and Fenster C. (2000). Inbreeding and outbreeding depression in fragmented populations. In *Genetics, Demography and Viability of Fragmented Populations*. Young A.G. and Clarke G.M. Eds. University of Cambridge Press, Edinburgh
- Dunbar R.I.M. (1986). Demography and reproduction. In *Primates Societies*, pp 240-249. Smuts B.B., Cheney D.L., Seyfarth R.M., Struhsaker T.T. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Dunham A.E., Erhart E.M., Overdorff D.J. and Wright P.C. (2008) Evaluating effects of deforestation, hunting, and El Niño events on a threatened lemur. *Biology Conservation* 141: 287-297
- Emlen S.T. and Oring L.W. (1977). Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223
- England P.R., Osler G.H.R., Woodworth L.M., Montgomery M.E., Briscoe D.A. and Frankham R. (2003). Effects of intense versus diffuse population bottlenecks on microsatellite genetic diversity and evolutionary potential. *Conservation Genetics* 4: 745-758
- Enstam K.L. and Isbell L.A. (2004). Microhabitat preference and vertical use of space by patas monkeys (*Erythrocebus patas*) in relation to predation risk and habitat structure. *Folia Primatologica* 75: 70-84
- Erhart E.M. and Overdorff D.J. (1998). Infanticide in *Propithecus diadema edwardsi*: An Evaluation of the Sexual Selection Hypothesis. *International Journal of Primatology* 19: 73-81
- Estrada A., Juan-Solano S., Martinez T.O. and Coates-Estrada R. (1999). Feeding and general activity patterns of a howler monkey (*Alouatta palliata*) troop living in a forest fragment at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 48: 167-183
- Estrada A., Mendoza A., Castellanos L., Pacheco R. Van Belle S., Garcia Y. and Munoz D. (2002). Population of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in a fragmented landscape in Palenque, Chiapas, Mexico. *American Journal of Primatology* 58: 45-55
- Eudey A.A. (1987). Action Plan for Asian primate Conservation: 1987-1991. Gland, Switzerland: IUCN
- Fausser J.L., Rabarivola C., Meier B., Hahn T. and Rumpler Y. (2000). Genetic comparison between different populations of *Eulemur macaco flavifrons* in Northwest Madagascar using RAPD Markers. *American Journal of Primatology* 51: 249-255
- Fichtel C. and Kappeler P.M. (2002). Anti-predator behavior of group-living Malagasy primates: Mixed evidence for a referential alarm call system. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51: 262-275
- Foley J.A., DeFries R., Asner G.P., Barford C., Bonan G., Carpenter S.R., Chapin F.S., Coe M.T., Daily G.C., Gibbs H.K., Helkowski J.H., Holloway T., Howard E.A., Kucharik C.J., Monfreda C., Patz J.A., Prentice I.C., Ramankutty N. and Snyder P.K. (2005). Global consequences of land use. *Science* 309: 570-574
- Fossey D. (1982). Reproduction among free-living mountain gorillas. *American Journal of Primatology* (Suppl. 1) 97-104
- Frankel O.H. (1974). Genetic conservation : our evolutionary responsibility. *Genetics* 78: 53-65
- Frankham R. (2005). Genetics and extinction. *Biology Conservation* 126: 131-140
- Franklin I.R. (1980). Evolutionary change in small populations. In *Conservation biology: An evolutionary-ecological perspective*, pp 135-149. Soule M.E. and Wilcox B.A. Eds. Sinauer, Sunderland, Massachusetts
- Gachot-Neveu H. and Rumpler Y. (2001). Le lémur noir (*Eulemur macaco macaco*) : une espèce protégée, mais toujours menacée ? *Primatologie* 4 : 391-409
- Gaines M.S., Goodman S.M. and Deghan A. (2003). The effects of habitat fragmentation on the genetic structure of small mammal populations. *Journal of heredity* 88: 294-304

- Ganzhorn J.U. (1995). Low-level forest disturbance effects on primary production, leaf chemistry, and lemur populations. *Ecology* 76: 2084-2096
- Ganzhorn J.U. and Kappeler P.M. (1996). Lemurs of the Kirindy forest. In Ecology and economy of a tropical dry forest in Madagascar. Ganzhorn J.U. and Sorg J.P. Eds. *Primate Report* 46: 257-274
- Ganzhorn J.U. (1997). Habitat characteristics and lemur species richness in Madagascar. *Biotropica* 29: 331-343
- Ganzhorn J.U., Goodman S.M. and Dehgan A. (2003). Effects of forest fragmentation on small mammals and lemurs. In *The natural history of Madagascar*, pp 1228-1234. Goodman S.M., Benstead J.P. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Garbutt N. (1999). Mammals of Madagascar, pp 320. Yale University Press, New Haven
- Gibbs H.L., Prior K.A. and Weatherhead P.J. 1994. Genetic analysis of populations of threatened snake species using RAPD markers. *Molecular ecology* 3: 329-337
- Gibbs J.P. (2001). Demography versus habitat fragmentation as determinants of genetic variation in wild populations. *Biological Conservation* 100: 15-20
- Glander K.E. (1980). Reproduction and population growth in free-ranging mantled howling monkeys. *American Journal of Physical Anthropology* 53: 25-36
- Glessner K.D.G. and Britt A. (2005). Population density and home range size of *Indri indri* in a protected low altitude rain forest. *International Journal of Primatology* 26(4): 855-872
- Goodall J. (1986). The Chimpanzees of Gombe: Patterns of behavior. Harvard University Press, Cambridge MA
- Goodman S. M., O'Connor S. and Langrand O. (1993). A review of predation on lemurs: Implications for the evolution of social behavior in small, nocturnal primates. In *Lemur social systems and their ecological basis*, pp 51-63. Kappeler P.M. and Ganzhorn J.U. Eds. Plenum Press, New York
- Goodman S.M. (2004). Predation on lemurs. In *The natural history of Madagascar*, pp 1221-1228. Goodman S.M. and Bedstead J. Eds. Univ. of Chicago Press, Chicago
- Goossens B., Chikhi L., Jalil M.F., Ancrenaz M., Lackman-Ancrenaz I., Mohamed M., Andau P. and Bruford M.W. (2005). Patterns of genetic diversity and migration in increasingly fragmented and declining orang-utan (*Pongo pygmaeus*) populations from Sabah, Malaysia. *Molecular Ecology* 14(2): 441-456
- Goossens B., Chikhi L., Ancrenaz M., Lackman-Ancrenaz I., Andau P. and Bruford M.W. (2006). Genetic signature of anthropogenic population collapse in orang-utans. *Plos Biology* 4(2): 285-291
- Gould L. (1996). Vigilance behavior during the birth and lactation season in naturally occurring ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) at the Beza-Mahafaly Reserve, Madagascar. *International Journal of Primatology* 17: 331-347
- Green G.M. and Sussman R.W. (1990). Deforestation history of the eastern rain forests of Madagascar from satellite images. *Science* 248: 212-215
- Gursky S. (2002). Determinants of gregariousness in the spectral tarsier (Prosimian: *Tarsius spectrum*). *Journal of Zoology (London)* 256: 401-410
- Hadrys H., Balick M., and Schierwater B. (1992). Applications of random amplified polymorphic DNA (RAPD) in molecular ecology. *Molecular Ecology* 1: 55-63
- Harris S.W.J., Cresswell P.G., Forde W.J., Trehwella T., Woodlard T. and Wray S. (1990). Home-range analysis using radio-tracking data-a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Review* 20: 97-123
- Harry M. (2001). Génétique moléculaire et évolutive, pp 326. Ed. Maloine, Paris
- Hartl D.L. (1988). A primer of population genetics (2nd edition). Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts

- Hemingway C.A. (1995). Feeding and Reproductive Strategies of the Milne-Edwards' Sifaka, *Propithecus diadema edwardsi* in Ranomafana National Park. *International Journal of Primatology* 17: 637-659
- Hill R.A. and Dunbar R.I.M. (1998). An evaluation of the roles of predation rate and predation risk as selective pressures on primate grouping behaviour. *Behaviour* 135: 411-430
- Ims R.A., Rolstad J. and Wegge P. (1993). Predicting space use responses to habitat fragmentation : Can voles *Microtus oeconomus* in boreal forest ? *Biology Conservation* 63: 261-268
- Irwin M.T., Johnson S.E. and Wright P.C. (2005) The state of lemur conservation in south-eastern Madagascar: population and habitat assessments for diurnal and cathemeral lemurs using surveys, satellite imagery and GIS. *Oryx* 39(2): 204-218
- Irwin M.T. (2006). Ecological impacts of forest fragmentation on diademed sifaka (*Propithecus diadema*) at Tsinjoarivo, eastern Madagascar : Implications for conservation in fragmented landscape. Doctoral dissertation. Stony Brook University, New York
- Irwin M.T. (2008). Diademed sifaka (*Propithecus diadema*) ranging and habitat use in continuous and fragmented forest : Higher density but lower viability in fragments. *Biotropica* 40: 231-240
- Isbell L.A. (1994). Predation on primates: ecological patterns and evolutionary consequences. *Evolutionary Anthropology* 3: 61-74
- Janson C.H. (1992). Evolutionary ecology of primate social structure. In *Evolutionary Ecology and Human Behavior*, pp: 95-130. Smith E.A. and Winterhalder B. Eds. Aldine de Gruyter, New York
- Jolly A., Gustafson H., Oliver W.L.R. and O'Connor S.M. (1982). *Propithecus verreauxi* population and ranging at Berenty, Madagascar, 1975 and 1980. *Folia Primatologica* 39(1-2): 124-144
- Jolly A. (1984). The puzzle of female feeding priority. In *Female Primates: Studies by women primatologists*, pp: 197-215. Small M.F. Ed. Alan R. Liss. Inc., New York
- Kappeler P.M. (2000). Causes and consequences on unusual sex ratios among lemurs. In *Primate males*, pp 55-63. Kappeler P.M. Ed. Cambridge University Press, Cambridge UK
- Karpanty S.M. and Wright P.C. (2007). Predation on lemur in the rainforest of Madagascar by multiple predator species: observations and experiments. In *Primate anti-predator strategies*, pp 77-99. Gursky S.L. and Nekaris K.A.I. Eds. New York Springer
- Kawatta M. (1997). Loss of genetic variability in a fragmented continuously distributed population. *Researches on Population Ecology* 39(2): 227-237
- Kruuk L.E.B., Clutton-Brock T.H., Albon S. D., Pemberton J.M. and Guinness F. E. (1999). Population density affects sex variation in red deer. *Nature* 399, 459-461
- Lacy R.C. (1993). Impact of inbreeding in natural and captive populations of vertebrates: implications for conservation. *Perspectives in Biology and Medicine* 36: 480-496
- Lan H., Zhang W., Wang W., Su B. and Shi L. (1995). Genetic diversity in the snub-Nosed Monkey (*Rhinopithecus bieti*) based on Random Amplified Polymorphic DNA. *Folia Primatologica* 65:154-158
- Lande R. and Barrowclough G. (1987). Effective population size, genetic variation and their use in population management. In *Viable population for conservation*. Soulé M.E. Ed. Cambridge University Press, New York
- Lande R. (1988). Genetics and Demography in biological conservation. *Science* 241: 1455-1460
- Lande R. (1998). Anthropogenic, ecological and genetic factors in extinction and conservation. *Research in Population Ecology* 40: 259-269

- Laurance W.F., Lovejoy T.E., Vasconcelos H.L., Bruna E.M., Didham R.K., Stouffer P.C., Gascon C., Bierregaard J.R.O., Laurance S.G., and Sampaio E. (2002). Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22-year investigation. *Conservation Biology* 16: 605-618
- Lehman S.M., Ratsimbazafy J., Rajaonson A. and Day S. (2006a). Decline of *Propithecus diadema edwardsi* and *Varecia variegata variegata* (Primates: Lemuridae) in south-east Madagascar. *Oryx* 40: 108-111
- Lehman S.M., Rajaonson A. and Day S. (2006b). Edge influence on lemur density and distribution in southeast Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology* 129: 232-241
- Leipoldt M., Schlitz A., Ganzhorn J.U. and Tomiuk J. (1996). Genetic analysis of *Lepilemur mustelinus ruficaudatus* populations using RAPD markers. In *Biogeography de Madagascar*, pp 267-274. Lourenço W.R. Ed. Orstom, Paris
- Lynch M. and Milligan B.G. (1994). Analysis of population genetic structure with RAPD markers. *Molecular Ecology* 3: 91-99
- Menon S. and Poirier F.E. (1996). Lion-tailed macaques (*Macaca Silenus*) in a disturbed forest fragment: Activity patterns and time budget. *International Journal of Primatology* 17: 969-985
- Miller L., Savage A., Giraldo H.(2004). Quantifying remaining forested habitat within the historic distribution of the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) in Columbia: implications for long-term conservation. *American Journal of Primatology* 64: 451-457
- Mills L.S. and Smouse P.E. (1994). Demographic consequences of inbreeding in remnant populations. *The American Naturalist* 144: 412-431
- Milton K. (1980). The foraging strategy of Howler Monkeys : A study in Primates Economics. Columbia University Press, New York
- Mittermeier R.A., Konstant W.R., Nicoll M.E. and Langrand O. (1992). Lemurs of Madagascar: an action plan for their conservation 1993-1999. Gland, Switzerland: IUCN
- Mittermeier R.A., Valladares-Padua C., Rylands A.B., Eudey A.A., Butynski T.M., Ganzhorn J.U., Kormos R., Aguiar J.M. and Walker S. (2005). Primates in peril: The world's 25 most endangered Primates 2004-2006. IUCN Species Survival Commission. Primate Specialist Group, Conservation International. Washington, DC
- Mohr C.O. (1947). Table of equivalent populations of North America small mammals. *Animal Midland Naturalist* 37: 223-449
- Morin P.A., Moore J.J., Chakraborty L.J., Goodall J. and Woodruff D.S. (1994). Kin selection, social structure, gene flow, and the evolution of chimpanzees. *Science* 265: 1193-1201
- Morelli T.N., King S.J., Sharon T.P. and Wright P.C. (2009). The rules of disengagement: takeovers, infanticide, and dispersal in a rainforest lemur, *Propithecus edwardsi*. *Behaviour* 146: 499-523
- Mullis K.B. and Faloona F.A. (1987). Specific synthesis of DNA in vitro via polymerase-catalysed chain reaction. *Methods Enzymology* 155: 335-350
- Nei M. (1987). Molecular evolution genetics. Columbia University Press, New York
- Neveu H. (1997). Etude génétique comparative de groupes captifs et sauvages de 2 espèces de lémurien : *Microcebus murinus* et *Eulemur macaco macaco*. Thèse de doctorat. Université Paris 6, Paris
- Nicholson A.J. (1933). The balance of animal population. *Journal of Animal Ecology* 2 (suppl.): 132-588
- Nishida T. (1972). A note on the ecology of the red-cobolus monkeys living in the Mahali Mountains. *Primates* 13: 57-64
- Noble S.J., Chesser R.K., and Ryder O.A. (1990). Inbreeding effect in captive populations of ruffed lemurs. *Human Evolution* 5: 283-291

- Norscia I. and Palagi E. (2008). Berenty 2006: census of *Propithecus verreauxi* and possible evidence of population stress. *International Journal of Primatology* 29(4): 1099-1115
- Norscia I. (2008). Pilot survey of *avahi* population (woolly lemurs) in littoral forest fragments of southeast Madagascar. *Primates* 49: 85-88
- Nunn C.L. and Pereira M.E. (2000). Group histories and offspring sex ratios in ringtailed lemurs (*Lemur catta*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48: 18-28
- O'Brien T.G. and Robinson J.G. (1993). Stability of social relationships in female wedge-capped capuchin monkeys. In *Juvenile Primates: life history, development and behavior*, pp 197-210. Pereira M.E. and Fairbanks L.A Eds. Oxford University Press, New York
- Onderdonk D.A. and Chapman C.A. (2000). Coping with forest fragmentation : The Primates of Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology* 21: 587-611
- Orians G.H. (1997). Global Biodiversity I: Patterns and Process. In *Principles of conservation biology*, 2nd edition, p 673. Meffe G.K. and Carroll C.R. Eds. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts
- Pääbo S., Irwin D. and Wilson A.C. 1990. DNA damage promotes jumping between templates during enzymatic amplification. *Journal of Biological Chemistry* 265: 4718-4721
- Packer C., Collins D.A. and Eberly L.E. (2000). Problems with primate sex ratios. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 355: 1627-1635
- Paterson I.G. and Snyder M. (1999). Molecular genetics (RAPD) analysis of leach's storm-petrels. *The auk* 116(2): 338-344
- Perret M. (1990). Influence of social factors on sex ratio at birth, maternal investment and young survival in a prosimian primate. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27(6): 447-454
- Pochron S.T. and Wright P.C. (2003). Variability in adult group compositions of a prosimian primate. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54(3): 285-293
- Pochron S.T., Tucker W.T. and Wright P.C. (2004). Demography, life history, and social structure in *Propithecus diadema edwardsi* from 1986-2000 in Ranomafana National Park, Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology* 125: 61-72
- Pope T.R. (1996). Socioecology, population fragmentation, and patterns of genetic loss in endangered primates. In *Conservation Genetics: case histories from nature*, pp 119-159. Avise J.C. and Hamrick J.L. Eds. Chapman and Hall, New York
- Prentice I.C., Ramantuky N. and Snyder P.K. (2005). Global consequences of land use. *Science* 309: 570-574
- Quéméré E., Louis E.E., Ribéron A., Chikhi L. and Crouau-Roy B. (2009). Non-invasive conservation genetics of the critically endangered golden-crowned sifaka (*Propithecus tattersalli*): high diversity and significant genetic differentiation over a small range. *Conservation Genetics*
- Ralison J.M., Ramanamanjato J.B. and Rakotomalala-Razanahoera M. (2006). Influence de la qualité de la forêt sur *Eulemur collaris* (E. Geoffroy, 1812) dans les formations littorales de Mandena et de Sainte Luce à Tolagnaro, Madagascar, en 1998-1999. In *Proceedings of the German-Malagasy research cooperation in life and earth sciences*, pp 161-167. Schwitzer C., Brandt S., Ramilijaona O., Rakotomalala-Razanahoera M., Ackermann D., Razakamanana T., and Ganzhorn J.U. Eds. Concept Verlag, Berlin
- Rasoloarison R., Rasolonandrasana B.P.N., Ganzhorn J.U. and Goodman S.M. (1995). Predation on vertebrates in the Kirindy forest, western Madagascar. *Ecotropica* 1: 59-65
- Ravaoarimanana B., Fausser J.L. and Rumpler Y. (2001). Genetic comparison of wild populations of *Lepilemur septentrionalis* and *Lepilemur dorsalis* using RAPD markers. *Primates* 42(3): 221-231

- Reed D.H. and Frankham R. (2003). Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology* 17: 230-237
- Ribeiro Andrade M.C., Penedo Thea Ward M.C.T., Silva V.F., Bertolini L.R., Roberts J.A., Leite J.P.G. and Cabello P.H. (2004). Determination of genetic status in a closed colony of rhesus monkeys (*Macacca mulatta*). *Primates* 45: 183-186
- Richard A.F. (1978). Behavioral variation: case study of Malagasy Lemur, pp 213. Associated University Press, New Jersey
- Richard A.F. and Dewar R.E. (1991). Lemur ecology. *Annual Review of Ecological Systems* 22: 145-175
- Richard A.F., Rakotomanga P. and Schwartz M. (1991). Demography of *Propithecus verreauxi* at Beza Mahafaly, Madagascar: Sex ratio, survival, and fertility, 1984-1988. *American Journal of Physical Anthropology* 84(3): 307-322
- Ricklefs R.E. (1990). Ecology (3rd edition). Chiron Press, New York
- Sambrook J., Fritsh E.F. and Maniatis T. (1989). Molecular cloning : a laboratory manual. Eds. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York
- Sauther M.L., 1989. Antipredator behavior in troops of free-ranging *Lemur catta* at Beza Mahafaly Special Reserve, Madagascar. *International Journal of Primatology* 10: 595-606
- Sauther M.L. (1991). Reproductive behavior of free-ranging *Lemur catta* at Beza Mahafaly Special Reserve, Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology* 84(4): 463-477
- Scott D.M., Brown D., Mahood S., Denton B., Silburn A. and Rakotondraparany F. (2006). The impacts of forest clearance on lizard, small mammal and bird communities in the arid spiny forest, southern Madagascar. *Biology Conservation* 127: 72-87
- Semyenova S.K., Illarionova N.A., Vasil'ev V.A., Shubkina A.V. and Ryskov A.P. (2002). Genetic analysis and estimation of genetic diversity in East-European breeds of windhounds (*Canis familiaris L.*) based on the data of genomic studies using RAPD Markers. *Russian Journal of Genetics* 38(6): 704-713
- Singh M., Kumar M.A., Kumara H.N., Sharma A.K. and Kaumanns W. (2002). Distribution, population structure, and conservation of lion-tailed macaques (*Macaca silenus*) in the Anaimalai Hills, Western Ghats, India. *American Journal of Primatology* 57(2): 91-102
- Skorupa J.P. (1986). Responses of rainforest primates to selective logging in Kibale Forest, Uganda: A summary report. In *Primates: the road to self-sustaining populations*, pp 57-70. Benirschke K. Ed. New York Springer-Verlag.
- Smith A.P., Horning N. and Moore D. (1997). Regional biodiversity planning and lemur conservation with GIS in Western Madagascar. *Conservation Biology* 11: 498-512
- Spielman D., Brook B.W., Briscoe D.A., Frankham R. (2004). Does inbreeding and loss of genetic diversity decrease disease resistance ? *Conservation Genetics* 5: 439-448
- Srikwan S. and Woodruff D.S. (2000). Genetic erosion in isolated small-mammal populations following rainforest fragmentation. In *Genetics, demography and viability of fragmented populations*, pp 149-172. Young A.G. and Clarke G.M. Eds. Cambridge University Press, Edinburgh
- Strier K.B. (1992). Faces in the forest: the endangered miquis monkeys of Brazil, pp xix, 138. Oxford University Press, New York
- Strier K.B., Mendes F.D.C, Rimoli J. and Rimoli A.O. (1993). Demography and social structure of one group of miquis (*Brachyteles arachnoides*). *International Journal of Primatology* 14(4): 513-526
- Struhsaker T.T. (1975). The red colobus monkey. University of Chicago Press, Chicago

- Sussman R.W. (1991). Demography and social organization of free-ranging *Lemur catta* in the Beza Mahafaly Reserve, Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology* 84(1): 43-58
- Sussman R.W. (1992). Male life history and intergroup mobility among ringtailed lemurs (*Lemur catta*). *International Journal of Primatology* 13(4): 395-413
- Symington M.M. (1988). Demography, ranging patterns, and activity budgets of black spider monkeys (*Ateles paniscus chamek*) in the Manu National Park, Peru. *American Journal of Primatology* 15(1): 45-67
- Terborgh J. and Winter B. (1980). Some causes of extinction. In *Conservation Biology*, pp 119-133. Soule M.E. and Wilcox B.A. Eds. Sinauer Associates, Sunderland MA
- Terborgh J. (1983). Five New World Primates: a study in comparative ecology, pp xiv, 260. Princeton University Press, New Jersey
- Tilman D., May R.M., Lehman C.L. and Nowak M.A. (2002). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65-66
- Treves A. (1999). Has predation shaped the social systems of arboreal primates? *International Journal of Primatology* 20: 35-67
- Tutin C.E.G., White L.J.T. and Mackanga-Missadzou A. (1997). The use by rain forest mammals of natural forest fragments in an equatorial African savanna. *Conservation Biology* 11: 1190-1203
- Umapathy G. and Kumar A. (2000). Impacts of the habitat fragmentation on time budget and feeding ecology of lion-tailed macaque (*Macaca silenus*) in rain forest fragments of Anamalai Hills, South India. *Primate Report* 58: 67-82
- van Noordwijk M.A., Hemelrijk C.K., Herremans L.A.M. and Sterck E.H.M. (1993). Spatial position and behavioral sex differences in juvenile long-tailed macaques. In *Juvenile Primates: life history, development and behavior*, pp 77-85. Pereira M.E. and Fairbanks L.A Eds. Oxford University Press, New York
- van Schaik C.P. (1983). Why are diurnal primates living in groups? *Behaviour* 87(1-2): 120-144
- van Schaik C.P. and van Noordwijk M.A. (1983). Social stress and the sex ratio of neonates and infants among non-human primates. *Netherlands Journal of Zoology* 33(3): 249-265
- van Winkle W. (1975). Comparison of several probabilistic home-range models. *Journal of wildlife management* 39: 118-123
- Vernesi C., Sineo L. and Chiarelli B. (2000). RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) profiles of ten macaque species. *Caryologia* 53(3-4): 185-193
- Villafuerte R., Litvaitis J.A. and Smith D.F. (1997). Physiological responses by lagomorphs to resource limitations imposed by habitat fragmentation: Implications for condition-sensitive predation. *Canadian Journal of Zoology* 75: 148-151
- Warren R.D. and Crompton R.H. (1997). A comparative study of the ranging behavior, activity rhythms and sociality of *Lepilemur edwardsi* (Primates, *Lepilemuridae*) and *Avahi occidentalis* (Primates, *Indriidae*) at Ampijoroa, Madagascar. *Journal of Zoology, London* 243: 397-415
- Welsh J. and McClelland M. (1990). Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers. *Nucleic Acids Research* 18: 7213-7218
- Wilcox B.A. and Murphy D. (1985). Conservation strategy: The effects of fragmentation on extinction. *The American Naturalist* 125(6): 879-887
- Williams J.G.K., Kubelik A.R., Livak K.J., Rafalski J.A. and Tingey S.V. (1990). DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Research* 18 (22): 6531-6535

- Worton B.J. (1989). Kernel methods for estimating the utilization distribution in home range studies. *Ecology* 70: 164-168
- Wright P.C. (1987). Diet and ranging patterns in *Propithecus diadema edwardsi*. *American Journal of Physical Anthropology* 72: 271
- Wright P.C. (1995). Demography and life history of free-ranging *Propithecus diadema edwardsi* in Ranomafana National Park, Madagascar. *International Journal of Primatology* 16: 835-854
- Wright P.C., Heckscher S.K. and Dunham A.E. (1997). Predation on Milne-Edwards' Sifaka (*Propithecus diadema edwardsi*) by the fossa (*Cryptoprocta ferox*) in the rainforest of southeastern Madagascar. *Folia Primatologica* 68(1): 34-43
- Wright P.C. (1998). Impact of predation risk on the behaviour of *Propithecus diadema edwardsi* in the rain forest of Madagascar. *Behaviour* 135: 483-512
- Wright P.C. (1999). Lemur traits and Madagascar ecology: Coping with an island environment. *Yearbook of Physical Anthropology* 42: 31-72
- Wright S. (1931). Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159
- Wright S. (1977). Evolution and the genetics of populations, experimental results and evolutionary deductions, Vol. 3. University of Chicago Press, Chicago



## **Chapitre 2**

---

*Dynamique des groupes et stratégies de reproduction : les possibles conséquences de la fragmentation forestière*



# Introduction

---

La dispersion est définie par Howard (1960) comme le déplacement d'un animal de son groupe d'origine vers un lieu où il se reproduit ou du moins il essaie de se reproduire.

## **Les différents « patterns » de dispersion**

Les observations menées sur une grande variété d'espèces ont permis de discerner des « patterns de dispersion » propres aux différentes classes taxonomiques. Ainsi, chez la plupart des oiseaux grégaires, les mâles restent au sein de leur domaine vital natal alors que les femelles dispersent (Greenwood et Harvey, 1982). A l'inverse, chez les mammifères, ce sont en général les femelles qui restent dans leur domaine vital natal ou qui dispersent sur de courtes distances alors que les mâles dispersent plus fréquemment et plus loin que les femelles (Greenwood, 1980). De nombreuses espèces de mammifères vivent en populations structurées socialement. Ces populations sont en général subdivisées en groupes maintenus par un système de philopatrie de l'un des 2 sexes (Greenwood, 1980 ; Pusey, 1987 ; Pusey et Parker, 1987). Les données disponibles concernant le phénomène de dispersion révèle son extraordinaire complexité sans expliquer clairement tous ses mécanismes (Chepko-Sade et Halpin, 1987). Les conséquences génétiques, écologiques et comportementales des dispersions sont variables selon le statut des individus, les phases de leur cycle vital et différents facteurs environnementaux (Packer, 1979 ; Pusey, 1980 ; Waser et Jones, 1983 ; Moore 1984 ; Wood *et al.*, 1985 ; Lidicker et Patton, 1987 ; Mech, 1987 ; Melnik et Pearl, 1987 ; Rood, 1987 ; Henzi et Lawes, 1988 ; Shields, 1988 ; Waser, 1988 ; Clutton-Brock, 1989b ; Holekamp et Sherman, 1989). Chez les mammifères, plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer la prédominance des dispersions chez les mâles : i) les jeunes mâles seraient exclus de leur groupe natal par les mâles adultes résidents (Moore, 1984 ; Moore et Ali, 1984) ; ii) les bénéfices potentiels d'une dispersion seraient plus importants pour les mâles que pour les femelles (Clutton-Brock et Harvey, 1976 ; Packer, 1979) ; iii) les coûts énergétiques d'une dispersion seraient plus élevés pour les femelles du fait des besoins énergétiques associés à la reproduction (Budnitz et Dainis, 1975 ; Pusey, 1987). Cette règle générale est communément acceptée. Cependant, certains auteurs ont mis en évidence des « patterns » différents chez d'autres espèces et notamment chez certains Primates (Moore, 1992, 1993 ; Strier, 1994 ; Pochron et Wright, 2003).

Les études à long terme menées sur plusieurs espèces de Primates ont permis de collecter des données précises sur le fonctionnement du système social et les phénomènes de dispersion (Alberts et Altmann, 1995 ; Strier et Ziegler, 2000 ; Cords, 2002 ; Fedigan et Jack, 2004 ; Pusey *et al.*, 2005). Selon plusieurs auteurs, les causes ultimes des dispersions seraient d'une part de limiter la compétition intra-sexuelle pour assurer un succès reproducteur optimal, et d'autre part d'éviter les accouplements entre individus directement apparentés (Pusey, 1980 ; Moore et Ali, 1984 ; Pusey et Packer, 1987). Pour tester ces hypothèses, la connaissance du comportement, des paramètres vitaux et de la filiation est requise. Ces données sont cependant difficiles à obtenir sur le terrain et de ce fait, notre compréhension des mécanismes des phénomènes de dispersion est loin d'être complète.

## **Les dispersions chez les lémuriens**

Du fait de leur forte variabilité quant à leur physiologie, leur morphologie et leur écologie, les lémuriens sont de bons modèles et ont focalisé l'attention des chercheurs. Ils suivent globalement le « pattern » général de dispersion relatif aux mammifères. Ainsi, chez le microcèbe de Coquerel (*Mirza coquereli*), les mâles disperseraient plus loin et plus fréquemment que les femelles qui seraient principalement philopatriques (Kappeler *et al.*, 2002). Des résultats similaires ont été mis en évidence chez le lémur brun à front roux (*Eulemur fulvus rufus*) (Overdorff, 1996 ; Wimmer et Kappeler, 2002 ; Overdorff et Parga, 2007), le petit microcèbe (*Microcebus murinus*) (Radespiel *et al.*, 2001) et le microcèbe de Berthe (*Microcebus*

*berthae*) (Dammhahn et Kappeler, 2005). Cependant, si chez la plupart des espèces de Primates un seul des 2 sexes est philopatric (Pusey et Parcker, 1987), chez quelques autres en revanche, la dispersion concerne les 2 sexes (Gaines et McClenaghan, 1980 ; Greenwood, 1980). Ce « pattern » particulier caractérise aussi *Propithecus edwardsi* chez lequel les dispersions concernent autant les mâles que les femelles (Wright, 1995 ; Pochron *et al.*, 2004 ; Morelli *et al.*, 2009) : pour chacun des 2 sexes, environ la moitié des individus reste au sein du groupe natal alors que l'autre moitié disperse (Pochron *et al.*, 2004). Ce phénomène permettrait de maintenir des tailles de groupe restreintes. Pochron *et al.* (2004) ont suggéré que cet opportunisme serait dû au faible taux de reproduction et au taux de mortalité infantile élevé. De tels paramètres peuvent en effet permettre à certains individus nés dans le groupe de cohabiter avec des individus de sexe opposé, non directement apparentés et sexuellement matures avec lesquels ils peuvent s'accoupler au sein même de leur groupe natal. Cependant, au sein du genre *Propithecus*, et bien que les paramètres vitaux des différentes espèces soient comparables (*i.e.*, effectif des groupes restreint ; faible taux de reproduction ; taux de mortalité infantile élevé), les dispersions des 2 sexes ne caractérisent pas toutes les espèces. Ainsi, chez le propithèque de Tattersall (*Propithecus tattersalli*), les femelles sont philopatrics alors que les mâles dispersent (Meyers, 1993). Chez le propithèque de Verreaux (*Propithecus verreauxi*), les dispersions concernent principalement les mâles (Richard et Rakotomanga, 1989 ; Richard *et al.*, 1993 ; Brockman *et al.*, 1998 ; Brockman et Whitten, 1999), bien que ce phénomène ait aussi été observé chez les femelles (Lewis, 2008). Chez le propithèque à diadème (*Propithecus diadema*), sur 3 événements de dispersion recensés, 2 ont concerné des femelles (Irwin, 2006). A ce stade, seules des études à long terme permettraient d'évaluer plus précisément les « patterns » de dispersion qui caractérisent les espèces du genre *Propithecus*.

#### **Les contraintes inhérentes à la destruction de l'habitat**

A l'échelle d'une population ou d'une communauté, les flux d'individus, par les flux géniques qu'ils impliquent, sont indispensables au maintien du brassage génétique. Cependant, de la destruction des habitats résulte une discontinuité entre des tâches d'habitat résiduelles dont les surfaces sont plus ou moins restreintes. Cette configuration spatiale peut contraindre certains des processus démographiques tels que les dispersions (Irwin, 2007) dont les conséquences peuvent être dramatiques au niveau individuel. En effet, la discontinuité entre les fragments oblige les individus à traverser des zones dangereuses. Par ailleurs, la limitation spatiale implique un nombre restreint de partenaires sexuels potentiels ainsi que des surfaces insuffisantes pour l'établissement d'un nouveau domaine vital.

#### **Stratégies de reproduction et succès reproducteur**

Quoi qu'il en soit, les causes ultimes des dispersions, et notamment la nécessité d'assurer un succès reproducteur optimal, compensent probablement, pour la population, les risques encourus par les individus. Dans la plupart des sociétés animales, le succès reproducteur est très variable selon les individus et dépend de facteurs sociaux, écologiques et génétiques (Vehrencamp, 1983 ; Clutton-Brock, 1998 ; Reeve *et al.*, 1998 ; Johnstone, 2000). Cette variabilité interindividuelle influe sur les flux géniques (Gachot-Neveu et Ménard, 2004) et a de ce fait d'importantes répercussions sur la structure génétique d'une population. Le succès reproducteur des femelles dépend principalement de leur prise alimentaire durant la gestation et la lactation. Si elles parviennent à satisfaire leurs besoins énergétiques lors de ces périodes de forte demande, elles peuvent être en mesure d'assurer la survie de leurs jeunes jusqu'à ce qu'eux-mêmes atteignent l'âge de se reproduire (Gachot-Neveu et Ménard, 2004). Chez certaines espèces organisées en groupes sociaux, les relations sociales sont structurées selon une hiérarchie de dominance. Ainsi, l'accès aux ressources dépend pour chaque femelle du rang qu'elle occupe (chapitre 3). Selon certains auteurs, les femelles de plus haut rang bénéficieraient, de ce fait, de certains avantages en termes de reproduction (*e.g.*, intervalle naissance-naissance réduit ; mortalité réduite en période de pénurie alimentaire ; taux de survie des jeunes plus importants) (Manson, 1993). Néanmoins, d'autres études n'ont mis en évidence

aucun lien direct entre le rang de dominance et certains des paramètres relatifs à la reproduction tels que la fécondité et la survie des jeunes, notamment chez le macaque japonais (*Macaca fuscata*) (Fedigan *et al.*, 1986 ; Takahata *et al.*, 1999) et le macaque de Barbarie (*Macaca sylvanus*) (Paul et Kuester, 1996).

Concernant les mâles, le succès reproducteur dépend principalement de l'accès aux femelles fertiles (Soltis, 2004). Selon la distribution spatio-temporelle et le nombre de femelles réceptives, les mâles emploient différentes stratégies pour optimiser leur succès reproducteur incluant entre autres la monopolisation, la dominance, et le maintien d'une relation affiliative intense avec la femelle (Clutton-Brock, 1989b ; Coltman *et al.*, 1999 ; Setchell, 2003). L'importance de chacune de ces stratégies est variable selon les espèces et dépend de différents facteurs tels que le dimorphisme sexuel et la sex-ratio des individus adultes (Clutton-Brock *et al.*, 1977 ; Harvey *et al.*, 1978). Contrairement aux femelles, il semble clair qu'au sein des groupes structurés selon une hiérarchie de dominance, le succès reproducteur d'un mâle dépend directement de son rang de dominance. Chez certaines espèces, le mâle dominant monopolise l'accès aux femelles et empêche ainsi les subordonnés de se reproduire (Reeve *et al.*, 1998). Dans ces conditions, les subordonnés ne peuvent s'accoupler qu'en profitant d'éventuels moments d'inattention du dominant. Chez d'autres espèces, le mâle dominant contrôle toujours la reproduction mais de façon moins drastique en laissant aux subordonnés quelques opportunités d'accouplement (Reeve *et al.*, 1998). Selon Reeve *et al.*, 1998, la présence de subordonnés pourrait augmenter la « fitness » du mâle dominant.

Quoi qu'il en soit, les stratégies de reproduction des mâles dépendent aussi des femelles : les intérêts reproductifs propres de ces dernières peuvent les mener à contrecarrer la monopolisation d'un mâle en modifiant leur distribution spatiale et/ou en synchronisant leurs périodes d'œstrus (Zinner *et al.*, 1994 ; Nunn, 1999a ; Zinner et Deschner, 2000). Une étude comparative n'a cependant mis en évidence aucune relation entre les différences de succès reproducteur des mâles et le chevauchement des périodes de réceptivité des femelles (Kutsukake et Nunn, 2006). Finalement, quelles que soient les stratégies mises en place par les mâles pour optimiser leur succès reproducteur, leurs opportunités d'accouplement dépendent du choix des femelles. Les femelles détermineraient en effet le nombre et l'identité de leurs partenaires sexuels (Nunn, 1999b ; van Schaik *et al.*, 1999 ; van Noordwijk et van Schaik, 2000 ; Zinner et Deschner, 2000) et exerceraient ainsi un contrôle sur la paternité de leurs jeunes en incitant par exemple les mâles subordonnés à rester au sein du groupe (Lewis, 2008). En plus d'un choix d'accouplement plus large, elles bénéficient d'autres avantages liés à la présence de plusieurs mâles au sein du groupe tels qu'une assistance lors de conflits intergroupes et une vigilance anti-prédateur accrue (Kappeler, 2000 ; Lewis, 2004). En terme de succès reproducteur, la présence de plusieurs mâles peut réduire les risques d'infanticide du fait de l'incertitude sur la paternité de chacun d'eux (van Noordwijk et van Schaik, 2000) et des moindres possibilités d'intégration de mâles immigrants (Ostner et Kappeler, 2004). En définitive, le système de reproduction dépend du type de stratégie utilisé et par les mâles et par les femelles.

### **Caractérisation du système de reproduction**

Le système de reproduction comprend une composante sociale et une composante génétique. Le système de reproduction social renvoie à un sous-ensemble des interactions sociales : les accouplements, alors que le système de reproduction génétique fait référence aux conséquences reproductives de ces accouplements (*i.e.*, les éventuels jeunes engendrés) (Kappeler et van Schaik, 2002). Il existe 4 catégories de systèmes reproducteurs (Clutton-Brock, 1989a) : i) la monogamie (*i.e.*, un couple reproducteur) ; ii) la polygamie qui correspond à 2 cas : la polyandrie (*i.e.*, plusieurs mâles avec une femelle) et la polygynie (*i.e.*, un mâle avec plusieurs femelles) ; iii) la polygynandrie (*i.e.*, plusieurs mâles avec plusieurs femelles). Le système reproducteur ne peut être déterminé que lors de la saison de reproduction. Cependant, sa caractérisation est encore aujourd'hui largement influencée par les particularités de l'organisation sociale. En effet, les accouplements sont souvent difficiles à observer et les déterminations de paternité révélatrices du succès reproducteur des mâles font défaut chez la majorité des espèces (Kappeler et van Schaik, 2002). La correspondance entre organisation sociale et système de reproduction n'est pourtant

qu'approximative puisque la composition des groupes est temporairement instable lors de la période de reproduction (Borries, 2000 ; Cords, 2000) et que les accouplements hors de l'unité sociale (*i.e.*, couple, groupe ou communauté) semblent être courants (Richard, 1985 ; Digby, 1999 ; Cords, 2000 ; Sommer et Reichard, 2000 ; Launhardt *et al.*, 2001). D'ailleurs, avec l'avènement des techniques de génétiques moléculaires, l'établissement des liens de parenté et l'estimation du succès reproducteur, fondés sur des observations comportementales seules, se sont avérés imprécis (Martin *et al.*, 1992). Ces analyses génétiques permettent d'évaluer l'ampleur du décalage entre partenaires sociaux et partenaires sexuels, d'autant plus que l'organisation sociale et/ou le système de reproduction peuvent être variables au sein même d'une espèce et parfois au sein même d'une population (Heymann, 2000 ; Steenbeek *et al.*, 2000 ; Struhsaker, 2000). Les déterminations de paternité basées sur l'utilisation de techniques de génétique moléculaire peuvent fournir des informations essentielles pour tester certaines des hypothèses proposées en écologie comportementale. Concernant les Primates, ce type d'étude a déjà été réalisée sur différentes espèces (*e.g.*, le singe hurleur roux (*Alouatta seniculus*) : Pope, 1990 ; le tamarin lion doré (*Leontopithecus rosalia*) : Baker *et al.*, 1993 ; le macaque de Barbarie : Paul *et al.*, 1993 ; le chimpanzé commun (*Pan troglodytes*) : Cagneux *et al.*, 1997). Les résultats obtenus permettent de déterminer les relations de parenté entre les individus d'un même groupe social (Morin *et al.*, 1994) et d'en déduire le système de reproduction. Dans la présente étude, du fait du fort taux de consanguinité de la communauté, la technique RAPD s'est révélée inappropriée pour déterminer les paternités. Nous avons donc réalisé une étude moléculaire basée sur l'utilisation de microsatellites. Les microsatellites sont de courtes régions d'ADN présentant un motif répété qui peut porter sur 2 à 5 nucléotides. Ils se retrouvent en abondance dans le génome de tous les eucaryotes et constituent des régions hypervariables en terme de taille du fait des fréquentes mutations par addition ou délétion de leurs unités répétées (Strand *et al.*, 1994 ; Tautz et Schlötterer, 1994). Leurs polymorphismes font des microsatellites des marqueurs hautement informatifs pour les études de parenté.

Les lémurien ont des caractéristiques propres qui les différencient des autres Primates. Concernant leurs systèmes de reproduction, un seul mâle ne monopolise pas plusieurs femelles puisque les groupes sociaux sont en général de faible effectif et qu'ils comptent approximativement le même nombre de mâles et de femelles adultes (Kappeler, 2000 ; Pochron et Wright, 2003). Par ailleurs, les lémurien ne présentent en général aucune différence de taille entre les mâles et les femelles et chez plusieurs espèces, la structure sociale repose sur la dominance des femelles (Jolly, 1966 ; Richard, 1987 ; Kappeler, 1993). Enfin, la compétition entre les femelles est intense et peut se traduire par des agressions ciblées menant à l'exclusion de femelles apparentées (Vick et Pereira, 1989 ; Pereira et Leigh, 2003).

Selon certains auteurs, l'effectif des mâles au sein du groupe serait contrôlé par les femelles (van Schaik et Hörstermann, 1994 ; Ostner et Kappeler, 2004). De ce fait, la compétition entre les mâles se révélerait inefficace (Kappeler, 2000). Chez les lémurien, les femelles s'accouplent en général avec la plupart des mâles présents (Brockman et Whitten, 1996 ; Eberle et Kappeler, 2004 ; Ostner et Kappeler, 2004) mais la cause de cette polyandrie reste mal comprise. Elle peut en effet résulter de la dominance des femelles, de la tolérance du mâle dominant ou de son incapacité à monopoliser les femelles (Kappeler et Schäffler, 2007). Ainsi, chez *Propithecus verreauxi verreauxi*, durant leur brève période de réceptivité (24h environ) (Brockman, 1999), les femelles qui dominent les mâles (Richard et Nicoll, 1987) peuvent s'accoupler avec plusieurs d'entre eux incluant des mâles de groupes étrangers ainsi que des mâles errants (Richard, 1992 ; Brockman et Whitten, 1996 ; Brockman, 1999). Cependant, des analyses génétiques ont révélé que le mâle résidant dominant serait le géniteur de la grande majorité des juvéniles et des bébés présents au sein du groupe (Lawler *et al.*, 2003 ; Kappeler et Schäffler, 2007). Un tel résultat remet en question de façon évidente l'efficacité du contrôle des femelles sur le choix du père potentiel, contrôle dont elles semblent pourtant bénéficier d'un point de vue comportemental (Cant et Reeve, 2002 ; Engh *et al.*, 2002). Quoi qu'il en soit, il semble que pour un mâle, acquérir le statut de mâle résidant au sein d'un groupe constituerait la

stratégie de reproduction optimale (Lewis, 2008). Dans le Parc National de Ranomafana, le même type de résultat a été observé chez *Propithecus edwardsi*. Le mâle résidant dominant serait ainsi le père de la grande majorité des individus immatures du groupe (Morelli *et al.*, 2009). Pour un mâle qui ne possède pas le statut de résidant, l'acquisition de ce statut passe nécessairement par une dispersion. Cependant, dans un habitat fragmenté, les conséquences des dispersions peuvent être dramatiques au niveau individuel du fait des nombreuses contraintes qu'implique la limitation spatiale. Face à de telles contraintes, les individus peuvent développer des stratégies alternatives pour optimiser leur succès reproducteur.

Dans le présent chapitre, nous avons cherché à évaluer les éventuels impacts de la fragmentation forestière sur les mécanismes de dispersion et sur les stratégies de reproduction en comparant nos données avec celles du Parc National de Ranomafana. Du fait des contraintes imposées par la limitation spatiale, nos prédictions sont les suivantes :

- 1) les flux d'individus sont modifiés.
- 2) Les individus développent des stratégies de reproduction particulières.

**Le premier objectif** de ce chapitre est de présenter l'évolution de l'organisation sociale des groupes qui constituent la communauté de lalatsara.

**Le deuxième objectif** est de décrire les flux d'individus transitoires et définitifs et d'évaluer les éventuels impacts de la fragmentation forestière sur les mécanismes de dispersion.

**Le troisième objectif** est de comparer le succès reproducteur des mâles selon leur statut, et d'évaluer le système de reproduction qui caractérise chaque groupe.

# Méthodes

---

## I/ Identification et dénomination des individus

Dans chaque groupe, la femelle dominante a été équipée d'un collier émetteur. Les individus d'au moins 3 ans ont été équipés de collier et de tag de couleur. Chaque groupe est identifié par une couleur de collier particulière et au sein d'un même groupe, les individus portent des tags de couleurs différentes (cf méthodes générales).

Pour faciliter la compréhension du document, les individus sont dénommés par un sigle formé d'une lettre et de 2 chiffres :

- la première lettre indique le sexe et l'âge : « F » pour femelle adulte, « f » pour femelle immature, « M » pour mâle adulte et « m » pour mâle immature ;
- le premier chiffre fait référence au groupe d'origine ;
- le deuxième chiffre a été défini en fonction de l'ordre de capture des individus de même sexe. De ce fait, il ne correspond pas forcément au statut de l'individu au sein du groupe.

### Exemple :

F43 est la troisième femelle adulte du groupe 4.

m52 est le deuxième mâle immature du groupe 5.

Les individus qui proviennent de parcelles situées à l'extérieur de la station et dont le groupe d'origine est inconnu sont désignés par la première lettre (sexe et âge) et une lettre minuscule correspondant à l'ordre de leur découverte (Fa, Ma, Mb, etc).

Dans les figures illustrant l'évolution de la composition des groupes au cours de la période d'étude (Figures I.1 et I.2) tous les individus sont désignés par une première lettre majuscule, certains passant du stade immature au stade adulte.

## II/ Suivi démographique

Le suivi démographique a consisté en un relevé hebdomadaire de la composition de chacun des 8 groupes, localisés par radiotélémetrie. Les flux d'individus (départ transitoire ou définitif, intégration d'un nouvel individu, formation d'un nouveau groupe) influant sur l'organisation des groupes sont ainsi répertoriés et datés à une semaine près, de mars 2006 à octobre 2008.

### ***La saison de reproduction***

Dans le Parc National de Ranomafana, tous les accouplements observés se sont produits entre les mois de novembre et janvier (Morelli *et al.*, 2009) comme dans notre site d'étude (Jean-Richard Rakotonirina, comm. pers.). Cette période correspond à la saison de reproduction, le mois de décembre étant le pic de cette saison (Wright, 1995).

### ***Emigration et Immigration à l'échelle du groupe social***

Les dispersions incluent les événements d'émigration et dans certains cas les événements d'immigration. Si, dans le premier chapitre, les termes d'émigration et d'immigration avaient un sens à l'échelle de la station, notons que, dans le présent chapitre, comme d'ailleurs dans les chapitres 3 et 4, ces mêmes termes

sont utilisés à l'échelle du groupe social. L'émigration fait ainsi référence aux individus qui ont quitté leur groupe d'origine alors que l'immigration concerne les individus qui ont intégré un groupe existant.

### **Les flux d'individus**

Les flux d'individus comprennent les événements transitoires - à caractère provisoire - et les phénomènes de dispersion - à caractère définitif -.

Concernant les individus qui quittent leur groupe transitoirement ou définitivement :

- la composition du groupe d'origine au moment d'un départ est connue pour tous les individus excepté ceux provenant de l'extérieur de la station.
- les relations sociales interindividuelles ne sont connues que pour les individus faisant partie des groupes qui ont fait l'objet d'observations comportementales régulières (G4, G5, G7 et G8 : chapitre 4).
- les liens de parentés de certains de ces individus avec leurs congénères de sexe opposé de leur groupe d'origine ont pu être déterminés grâce aux analyses génétiques (partie III).

## **III/ Analyses génétiques**

Les analyses génétiques ont été réalisées par le Dr. H. Gachot-Neveu au Département d'Ecologie Physiologie et Ethologie (DEPE) de l'Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien (IPHC) de Strasbourg. Elles ont concerné les 60 individus sur lesquels des prélèvements ont été réalisés.

### **A- Marqueurs microsatellites**

Quatre des 21 microsatellites spécifiques de *Propithecus edwardsi* isolés par Bailey *et al.* (2008) (EU596972, EU596973, EU596977, EU596981) ont été utilisés.

L'ADN a été extrait en suivant un protocole standard d'extraction au phénol-chloroforme (chapitre 1). L'amplification de l'ADN a ensuite été réalisée par une réaction de polymérisation en chaîne (PCR) à partir des 4 microsatellites choisis. Les produits d'amplification ont été séparés par électrophorèse capillaire (ABI 3100 DNA Analyser : Applied Biosystems, Inc.). Leurs tailles respectives ont été évaluées grâce au logiciel GeneScan (Applied Biosystems, Inc.) en utilisant un marqueur de poids moléculaire (GeneScan-500). Le protocole expérimental est détaillé par Bailey *et al.* (2008).

Au total 24 allèles ont été mis en évidence, chacun des 4 microsatellites utilisés ayant révélé un nombre d'allèles différents (EU596972 : 5 allèles ; EU596973 : 9 allèles ; EU596977 : 6 allèles ; EU596981 : 4 allèles). Pour les 60 individus testés, la fréquence allélique de chaque allèle est présentée dans le tableau I.1.

EU596972					
Allèles	A	B	C	D	E
Fréquence allélique	0.067	0.025	0.533	0.267	0.159

EU596973									
Allèles	A	B	C	D	E	F	G	H	I
Fréquence allélique	0.043	0.034	0.119	0.169	0.110	0.238	0.077	0.043	0.169

EU596977						
Allèles	A	B	C	D	E	F
Fréquence allélique	0.125	0.008	0.350	0.375	0.084	0.059

EU596981				
Allèles	A	B	C	D
Fréquence allélique	0.025	0.834	0.084	0.059

**Tableau 1 :** Fréquence allélique de chacun des 24 allèles révélés par les 4 microsatellites utilisés

### B- Détermination de paternité : le principe d'exclusion

Les marqueurs microsatellites suivent la loi de ségrégation mendélienne. Pour chaque amorce, les mâles testés comme pères potentiels sont exclus s'ils ne possèdent pas un allèle présent chez l'enfant et absent chez la mère. Les résultats obtenus à partir de chacune des 4 amorces sont ensuite cumulés : les mâles qui n'ont jamais été exclus sont des pères potentiels.

### C- Relations de parenté

Selon Morelli *et al.* (2009), les individus directement apparentés incluent les relations suivantes : parent/enfant, grand-parent/petit-enfant, frère/sœur, demi-frère/demi-sœur). A l'inverse, les individus non directement apparentés font référence à toutes les autres relations de parenté (*i.e.*, cousin, tante....).

# Résultats

## I/ Organisation sociale des groupes

Dans chacun des 8 groupes, certains individus sont restés durant toute la période d'observation, d'autres ont quitté leur groupe transitoirement et/ou définitivement. Les figures I.1 et I.2 représentent l'évolution de la composition de chaque groupe.

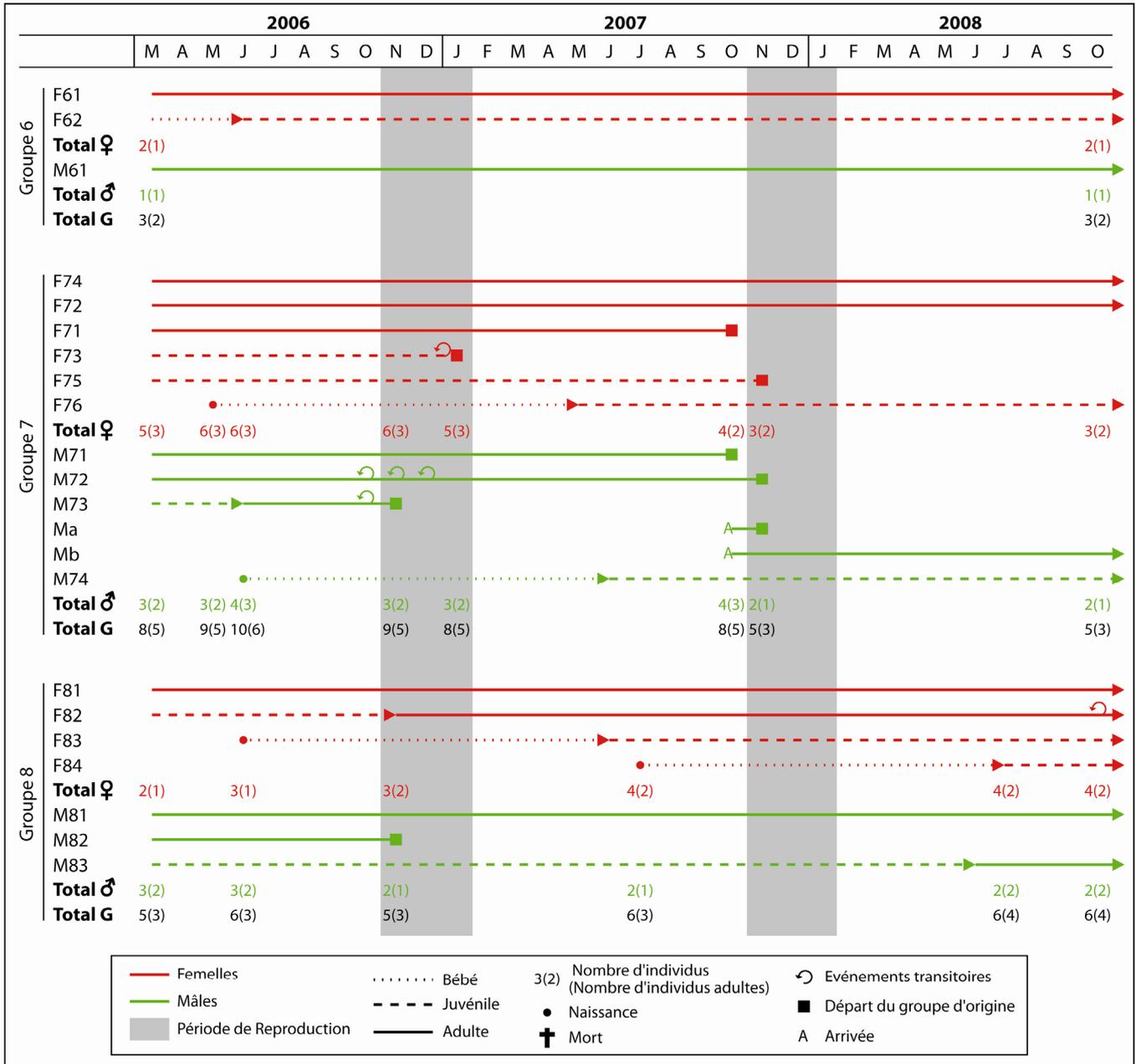


Figure I.1 : Evolution de la composition des groupes des parcelles P2, P4 et P5-6 de mars 2006 à octobre 2008

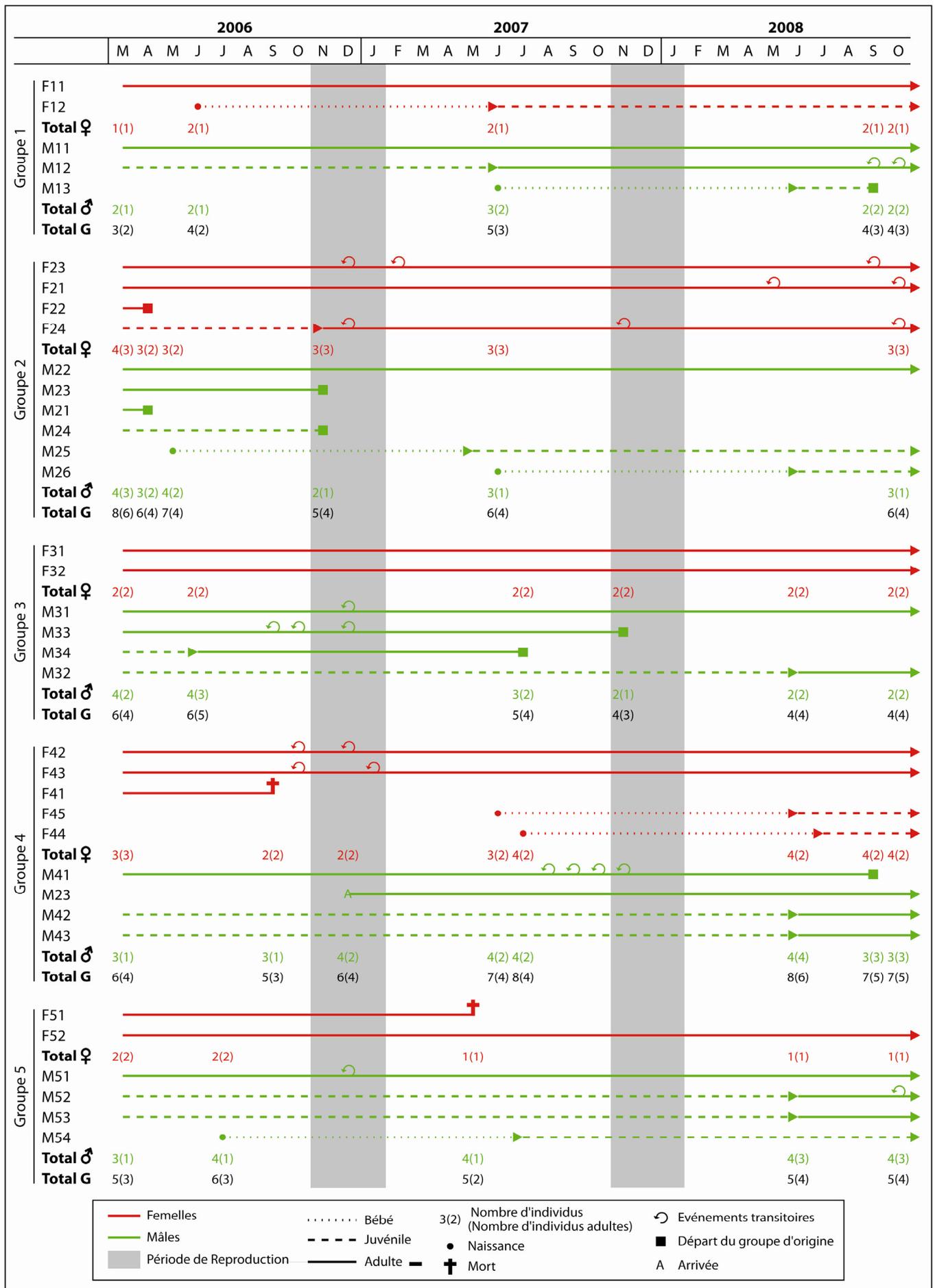


Figure I.2 : Evolution de la composition des groupes de la parcelle 1 de mars 2006 à octobre 2008

Dans chacun des 8 groupes considérés, 1 à 2 femelles adultes ont été présentes durant toute la période d'observation. Dans 6 des 8 groupes considérés (G1, G2, G3, G5, G6, G8), un seul mâle adulte a été présent du début à la fin de l'étude. Dans les groupes 4 et 7, les mâles présents en 2006 ont été remplacés par un nouveau mâle.

Ainsi, au cours de l'étude, le nombre et la répartition des individus adultes toujours présents ont été de 1 femelle et 1 mâle dans 50% des cas (G1, G5, G6 et G8), de 2 femelles et 1 mâle dans 25 % des cas (G2 et G3) et de 2 femelles dans 25% des cas (G4 et G7).

## A- Les femelles adultes

Les groupes peuvent contenir 1 à 3 femelles adultes. En fonction de cet effectif, différentes situations sont observées (figure I.3).

### 1- Les groupes contenant 1 femelle adulte

Deux des 8 groupes (G1 et G6) n'ont contenu qu'une seule femelle adulte, respectivement F11 et F61.

### 2- Les groupes contenant 2 femelles adultes

Seul le groupe 3 contenant 2 femelles adultes (F31, F32) n'a jamais été modifié.

Le groupe 5 a été modifié après la mort de l'une des 2 femelles adultes (F51).

Le groupe 8 contenant une seule femelle adulte (F81) a été modifié lorsqu'une deuxième femelle (F82) a atteint la maturité sexuelle.

Aucun phénomène de dispersion n'est survenu dans cette situation.

### 3- Les groupes contenant 3 femelles adultes

Trois groupes (G2, G4 et G7) ont contenu 3 femelles adultes (au moins pendant une période limitée). Dans une telle situation, la composition du groupe a été modifiée selon 3 processus différents : i) une femelle est morte (groupe 4 : F41) ; ii) une femelle a dispersé (groupe 2 en 2006 : F22 et groupe 7 en 2007 : F71) ; iii) chacune des 3 femelles adultes a quitté le groupe provisoirement et à plusieurs reprises tout au long de l'année (groupe 2 en 2007 et 2008 : F21, F23 et F24).



Figure I.3 : Variations du nombre de femelles au sein des groupes

## B- Les mâles adultes

Selon les groupes et la période de l'année considérés, le nombre de mâles adultes au sein d'un groupe varie de 1 à 4.

### 1- Les groupes contenant 1 mâle adulte

Seul le groupe 6 n'a contenu qu'un seul mâle adulte (M61).

## **2- Les groupes contenant plusieurs mâles adultes**

Le nombre de mâles adultes au sein du groupe dépend de la période de l'année considérée. Hors des périodes de reproduction, un groupe peut contenir plusieurs mâles sans que sa composition ne soit modifiée. Par contre, pendant ces périodes, des changements transitoires ou définitifs ramènent fréquemment l'effectif à un seul mâle (G1 en 2008 ; G2 en 2006 ; G3 en 2007 ; G4 en 2007 et 2008 ; G7 en 2006 et 2007). Dans 4 cas seulement, plusieurs mâles adultes sont restés constamment au sein du même groupe (G1 en 2007, G4, G5 et G8 en 2008).

## **3- Remplacement du mâle résidant**

Dans 2 des 8 groupes considérés (G4 et G7), le mâle résidant présent au début de l'étude, (respectivement M41 et M71) a été remplacé par un nouveau mâle (respectivement M23 et Mb).

# **II/ Flux d'individus**

Les flux d'individus comprennent les événements transitoires - à caractère provisoire - et les phénomènes de dispersion - à caractère définitif -.

## **A- Événements transitoires**

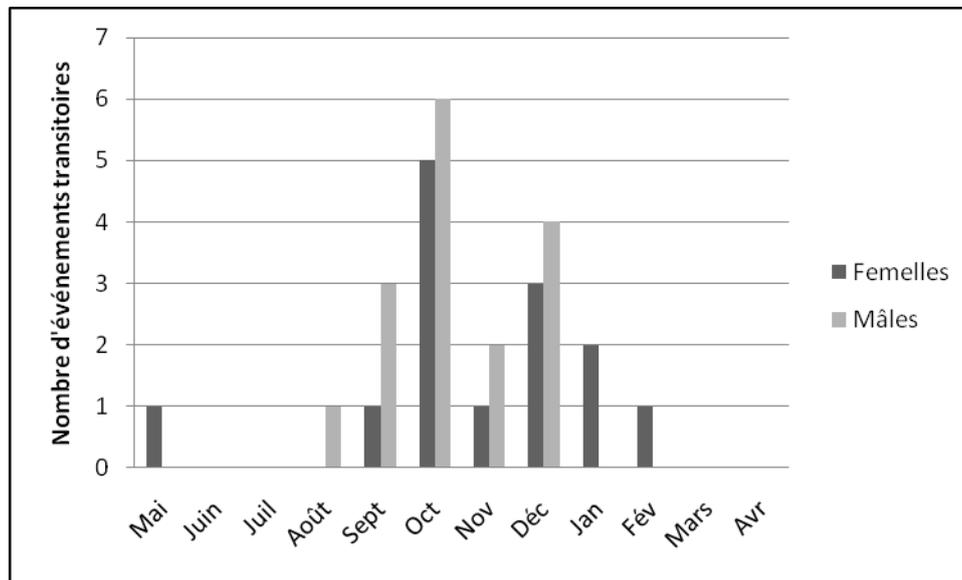
Au total, 30 événements de ce type ont été recensés (figure I.1 et I.2). Ils font référence à des individus qui quittent provisoirement leur groupe d'origine (*i.e.*, de quelques heures à quelques semaines) pour le réintégrer par la suite. Ces événements ont concerné 15 individus dont 7 femelles (14 événements) et 8 mâles (16 événements). Tous ces individus étaient des adultes, à une exception près (f73).

### **1- Caractéristiques temporelles**

#### **1.1- Périodes**

Chez les femelles, parmi 14 événements recensés, 12 se sont produits juste avant (*i.e.*, septembre, octobre) ou pendant la période de reproduction soit 86%. Les 2 autres événements ont concerné 2 femelles du groupe 2 (F21 et F23) lorsque ce groupe contenait 3 femelles adultes.

Chez les mâles, parmi 16 événements recensés, 15 ont eu lieu juste avant ou pendant la période de reproduction (soit 94%).



**Figure II.1 :** Nombre d'événements transitoires au cours de chaque mois chez les femelles et les mâles

### 1.2- Fréquences

Chez les femelles, le nombre d'événements a varié de 1 à 3. Ils se sont répétés parfois plusieurs fois au cours d'une même saison de reproduction (G4 en 2006) et se sont produits toute l'année dans le seul groupe contenant 3 femelles adultes (G2).

Chez les mâles, la fréquence de ces événements a varié de 1 à 4. Ils se sont répétés parfois au cours d'une même saison de reproduction mais jamais d'une année sur l'autre.

## 2- Facteurs déclenchants potentiels

### 2.1- Composition du groupe au moment du départ

La composition du groupe d'origine est connue pour tous les individus qui ont quitté leur groupe transitoirement.

Concernant les femelles, la femelle juvénile f73 a quitté le groupe 7 lorsqu'il contenait 3 femelles adultes. Au sein du groupe 2, chacune des 3 femelles a quitté son groupe lorsqu'il contenait 2 femelles adultes en plus d'elle-même. Enfin, au sein des groupes 4 et 8, chacune des femelles a quitté son groupe lorsqu'elle cohabitait avec une deuxième femelle adulte.

Concernant les mâles, ils ont tous quitté leur groupe lorsqu'il contenait au moins un autre mâle adulte à une exception près, celle du mâle M51 en 2006.

### 2.2- Relations sociales lors de la période précédant le départ

Sur 14 événements transitoires, 6 se sont produits au sein des groupes observés régulièrement. Pour les femelles adultes, aucune agression antérieure aux départs n'a été observée. Par contre, la seule femelle juvénile (f73) a été violemment agressée par la femelle dominante (F74) avant de quitter son groupe pendant 48 heures pour le réintégrer ensuite.

Chez les mâles, sur 17 événements transitoires, 8 ont eu lieu au sein des groupes observés régulièrement. Aucun des mâles n'a été agressé avant de quitter son groupe.

### 2.3- Relations de parenté au sein du groupe d'origine

Concernant les femelles, les liens de parenté n'ont pu être déterminés précisément que pour la femelle F82. En 2008, les 2 mâles sexuellement matures du groupe lui seraient directement apparentés : M81 serait son père et M83 son frère (tableau III.2).

Au sein du groupe 4, nous n'avons pu établir les relations de parenté entre le mâle résidant M41 et chacune des 2 femelles F42 et F43. Par contre, le mâle immigrant M23 ne leur est pas apparenté. Parmi les 8 mâles qui ont quitté leur groupe transitoirement, 4 (M12, M33, M52 et M72) étaient directement apparentés à la seule ou aux 2 femelles reproductrices du groupe (tableau III.1 et III.2). Des analyses supplémentaires sont nécessaires pour déterminer les relations de parenté des autres individus avec les congénères de sexe opposé du même groupe.

### **3- Devenir des individus après leur départ**

Nous ne disposons que de peu d'informations sur les individus après leur départ car seul un individu par groupe est équipé d'un collier émetteur.

Les 2 femelles adultes du groupe 4 (F42 et F43) ont chacune été observées en contact avec un mâle adulte d'un autre groupe sur la parcelle 1, lors de la période de reproduction, en 2006 (F42 avec M33 ; F43 avec M33 puis M73).

Pour les 7 mâles dont la destination est connue, 6 d'entre eux ont gagné la parcelle 1 et 1 seul la parcelle 4. Sur la parcelle 1, 4 mâles (M12, M31, M33 et M72) ont été observés en contact avec des groupes étrangers et 2 autres (M41 et M52) étaient gravement blessés lorsqu'ils ont réintégré leur groupe d'origine, probablement à la suite d'agressions avec d'autres groupes.

### **4- Issues des événements transitoires**

Aucune des femelles adultes qui a quitté son groupe transitoirement n'a dispersé par la suite. Par contre, la femelle juvénile du groupe 7 (f73), violemment agressée par la femelle dominante (F74), a quitté définitivement son groupe après l'avoir réintégré provisoirement.

Pour 6 mâles, nous disposons d'informations relatives à leurs dispersions ultérieures : 4 (M33, M41, M72 et M73) ont dispersé soit lors de la même saison de reproduction soit lors de la suivante (figure I.1 et I.2). Les 2 autres (M31 et M51) n'ont pas dispersé après avoir quitté leur groupe transitoirement mais, contrairement aux 4 précédents, ils étaient chacun le seul mâle adulte de leur groupe lors de la saison de reproduction suivante.

## **B- Dispersions**

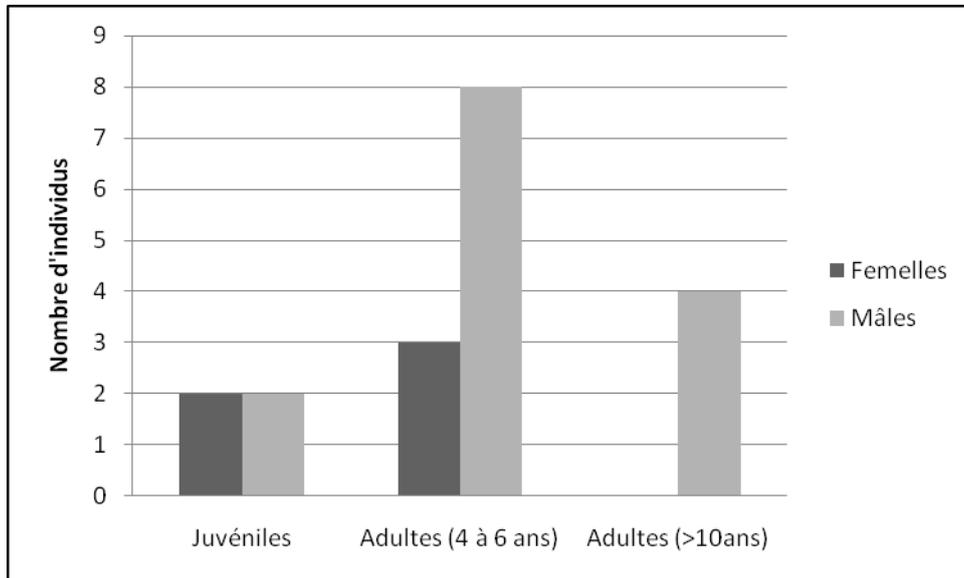
La dispersion commence par la décision de quitter un lieu (*i.e.*, émigration), suivie d'une phase dite de mouvement qui se termine par l'installation dans un nouveau lieu (Shields, 1987).

### **1- Emigrations**

De mars 2006 à octobre 2008, 19 individus (14 mâles et 5 femelles) ont émigré définitivement de leur groupe d'origine. Quinze provenaient des 8 groupes recensés en 2005. Les 4 autres n'avaient jamais été observés auparavant.

Parmi les 5 femelles, il y avait 2 juvéniles et 3 adultes ayant entre 4 et 6 ans.

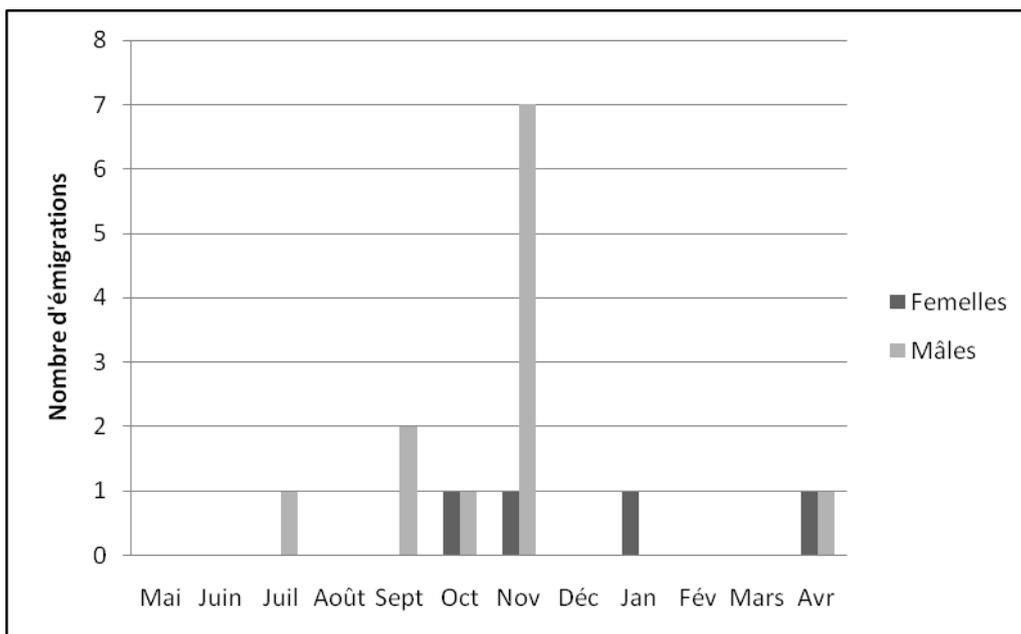
Parmi les 14 mâles, il y avait 2 juvéniles et 12 adultes dont 8 entre 4 et 6 ans et 4 de 10 ans (approximativement) (figure II.2).



**Figure II.2 :** Nombre d'individus femelles et mâles qui ont dispersé en fonction des différentes classes d'âge

### 1.1- Périodes d'émigration

Les dates auxquelles les individus ont émigré sont connues pour 16 d'entre eux. Parmi les 4 femelles, 2 ont quitté leur groupe lors des quelques mois précédant le mois de décembre, pic de la période de reproduction. Parmi les 12 mâles, 10 ont quitté leur groupe entre les mois de septembre et de novembre.



**Figure II.3 :** Nombre d'émigrations au cours de chaque mois chez les femelles et les mâles

### 1.2- Facteurs déclenchants potentiels

#### Composition du groupe au moment de l'émigration

La composition du groupe d'origine est connue pour 4 des 5 femelles qui ont émigré. Toutes ces femelles, qu'elles soient adultes ou juvéniles, ont quitté leur groupe lorsqu'il contenait au moins 2 femelles adultes (en plus d'elles mêmes).

Pour chacun des mâles concernés, le groupe contenait au moins un mâle adulte en plus du mâle émigrant. Deux des mâles ont dispersé après qu'un nouveau mâle a immigré dans le groupe ou a été présent en périphérie du groupe.

### Relations sociales lors de la période précédant l'émigration

Avant de quitter leur groupe, les femelles f73 et F71 ont été victimes d'agressions ciblées de la part de l'une des 2 femelles résidentes du groupe (chapitre 4). Il est probable qu'il en ait été de même concernant f75 puisqu'elle a été blessée à plusieurs reprises au cours de la période précédant son départ. Nous ne disposons d'aucune information relative à la relation qu'entretenait F22 avec les autres femelles du groupe 2, puisque son groupe n'a pas fait l'objet d'observations comportementales régulières.

D'après les observations comportementales (chapitre 4), aucun mâle n'a été victime d'agressions ciblées avant de quitter son groupe.

### Relations de parenté au sein du groupe d'origine

D'après les analyses génétiques, lorsque F71 et f75 ont quitté leur groupe, les seuls mâles sexuellement matures du groupe (M71 et M72) leur étaient directement apparentés (tableau III.2). A ce stade, nos données sont insuffisantes pour conclure à un tel résultat concernant F22 et f73.

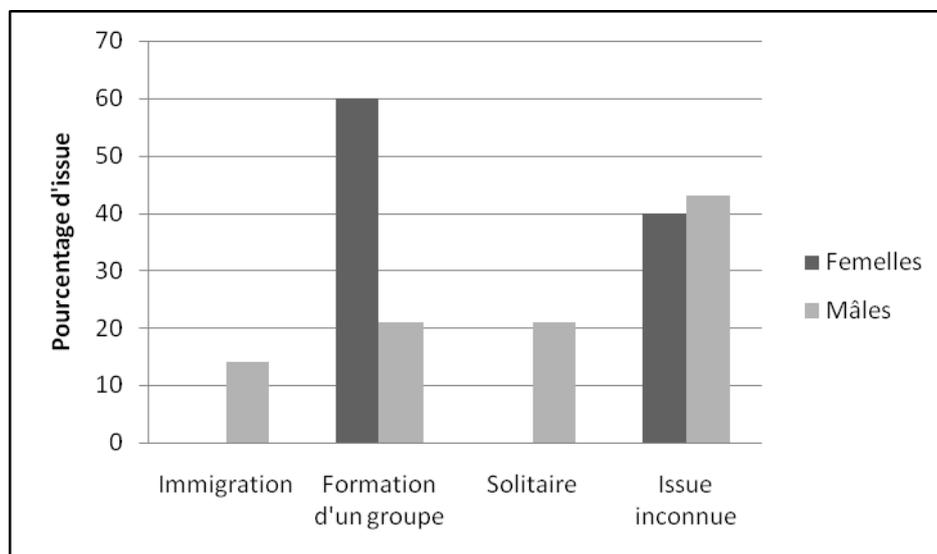
Les analyses génétiques ont révélé que 7 des 11 mâles qui ont dispersé étaient directement apparentés à la seule ou à l'une des femelles résidentes du groupe (tableau III.1 et III.2). Nos données sont insuffisantes pour conclure à un tel résultat concernant les autres mâles.

## 2- Les issues des dispersions

Lors de cette étude, 3 issues différentes ont été observées :

- former un nouveau groupe ;
- intégrer un groupe existant (*i.e.*, immigration) ;
- rester solitaire sur une parcelle.

Des différences sont observées entre femelles et mâles quant à la proportion de ces 3 issues.



**Figure II.4 :** Issue des dispersions des femelles et des mâles

### 2.1- Les femelles

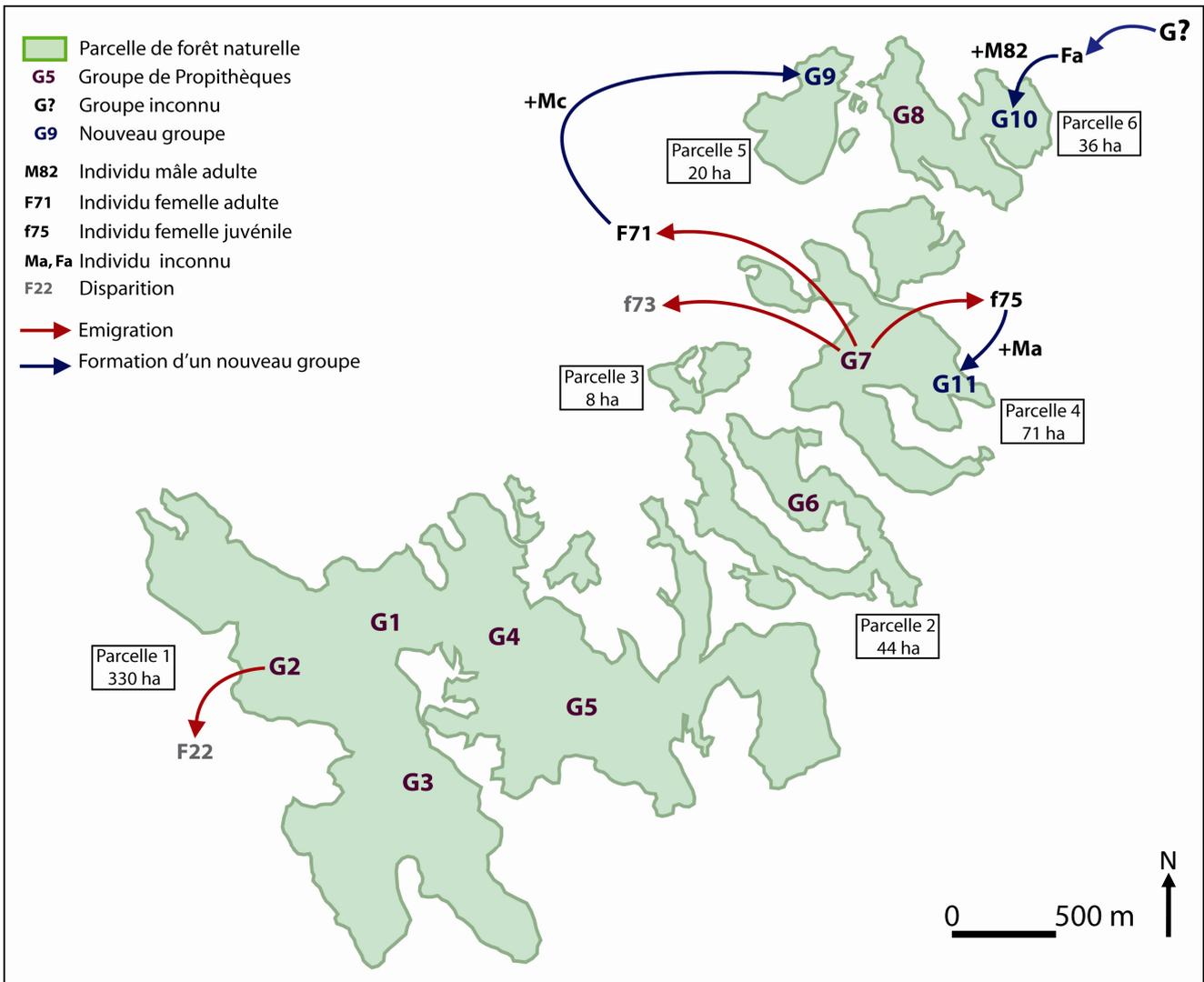
Concernant les femelles, la seule issue observée est la formation d'un nouveau groupe (figure II.5).

**1<sup>er</sup> cas :** la femelle adulte du groupe 7 (F71) quitte son groupe et forme le groupe 9 avec un mâle inconnu (Mc). Ces 2 individus établissent leur territoire sur une partie de la parcelle 5, initialement territoire du groupe 8. Après la formation de ce groupe, F71 met bas.

**2<sup>ème</sup> cas** : Une femelle inconnue (Fa) est observée avec un mâle adulte (M82) originaire du groupe 8. Ces 2 individus forment le groupe 10 sur une partie de la parcelle 6. Lors de sa découverte, ce groupe comporte aussi une femelle juvénile (fb).

**3<sup>ème</sup> cas** : la femelle juvénile du groupe 7 (f75), quitte son groupe avec un mâle adulte inconnu (Ma) transitoirement intégré dans ce même groupe. Ces 2 individus sont retrouvés sur la parcelle 4 où ils forment le groupe 11.

Deux femelles ont quitté leur groupe d'origine et n'ont jamais été réobservées par la suite.



**Figure II.5** : Dispersion des femelles de mars 2006 à Octobre 2008

## 2.2- Les mâles

Concernant les mâles, les 3 issues citées sont observées. Trois mâles ont formé un nouveau groupe, 2 ont intégré un groupe existant et 3 sont restés solitaires sur une parcelle (figure II.6).

**1<sup>ère</sup> issue : formation d'un nouveau groupe** (3 cas) : i) le mâle adulte du groupe 8 (M82) forme le groupe 10 avec une femelle inconnue (Fa) ; ii) le mâle inconnu (Mc) forme le groupe 9 avec la femelle adulte originaire du groupe 7 (F71) sur une partie de la parcelle 5 ; iii) le mâle inconnu (Ma) intègre transitoirement le groupe 7 puis le quitte avec une femelle juvénile (f75) pour former le groupe 11 sur une partie de la parcelle 4.

**2<sup>ème</sup> issue : intégration d'un groupe existant** (2 cas) : i) le mâle adulte du groupe 2 (M23) quitte son groupe et intègre le groupe 4 ; ii) un mâle inconnu (Mb) intègre le groupe 7. Chacun de ces groupes contenait 2 femelles adultes.

**3<sup>ème</sup> issue : individus solitaires** (3 cas) : i) le mâle adulte du groupe 4 (M41) est passé de la parcelle 1 à la parcelle 4 ; ii) le mâle adulte du groupe 7 (M72) est resté solitaire sur la parcelle 1, où il a cependant visité successivement les groupes 1, 2 et 4 ; iii) l'autre mâle adulte du groupe 7 (M73) est également resté solitaire sur la parcelle 1 où il a visité les groupes 1, 2, 4 et 5. Il a été observé pendant 2 jours consécutifs avec une femelle adulte du groupe 4 (F43) qui a par la suite réintégré son groupe.

Six mâles ont quitté leur groupe et n'ont jamais été réobservés par la suite.

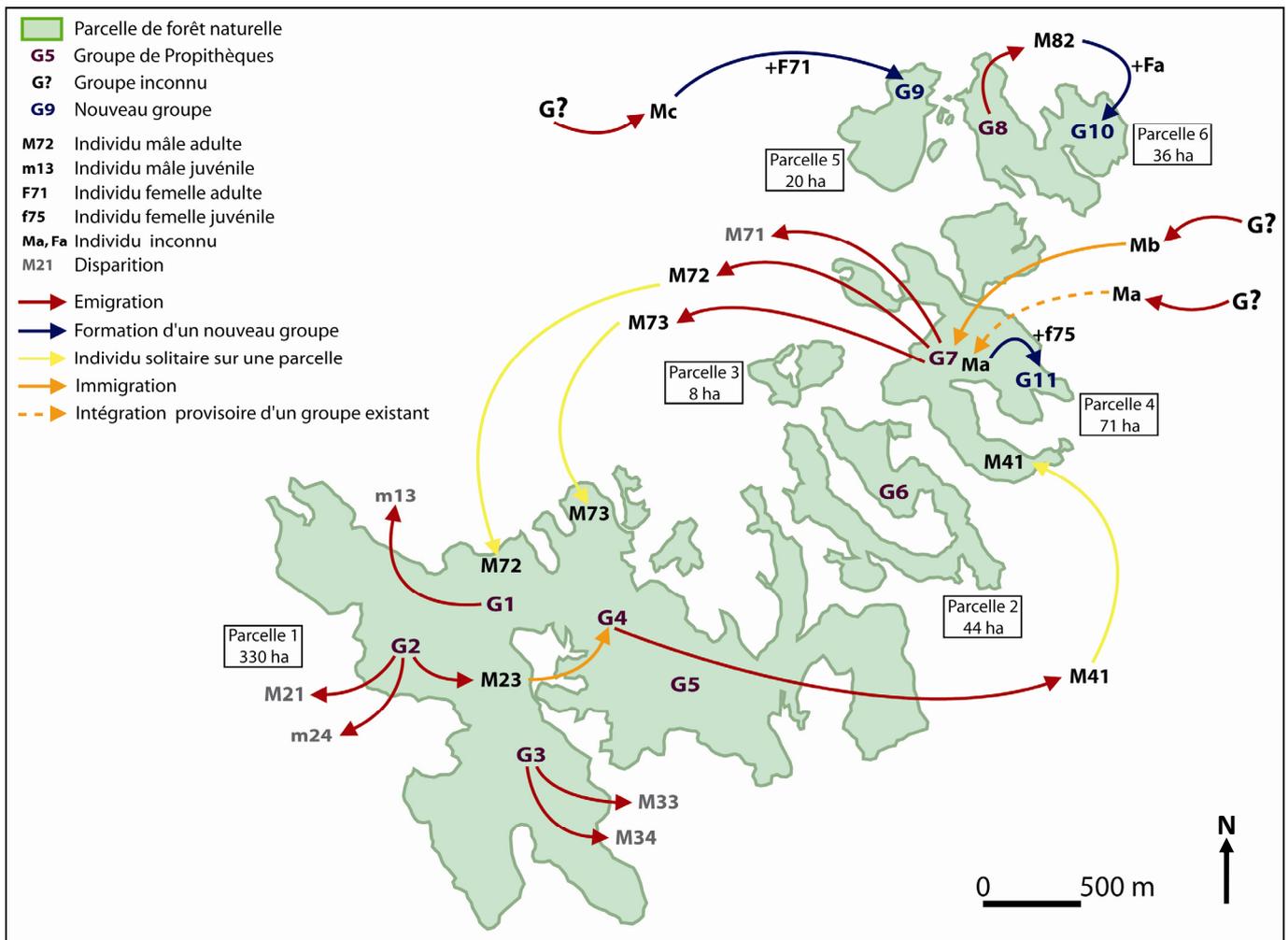


Figure II.6 : Dispersion des mâles de mars 2006 à Octobre 2008

### III/ Les stratégies de reproduction

#### A- Les femelles reproductrices

En fonction du nombre de naissances de l'année suivante, nous avons déterminé le nombre et l'identité des femelles reproductrices au sein de chaque groupe de 2004 à 2007. Selon le groupe et l'année considérés, leur nombre varie de 0 à 2.

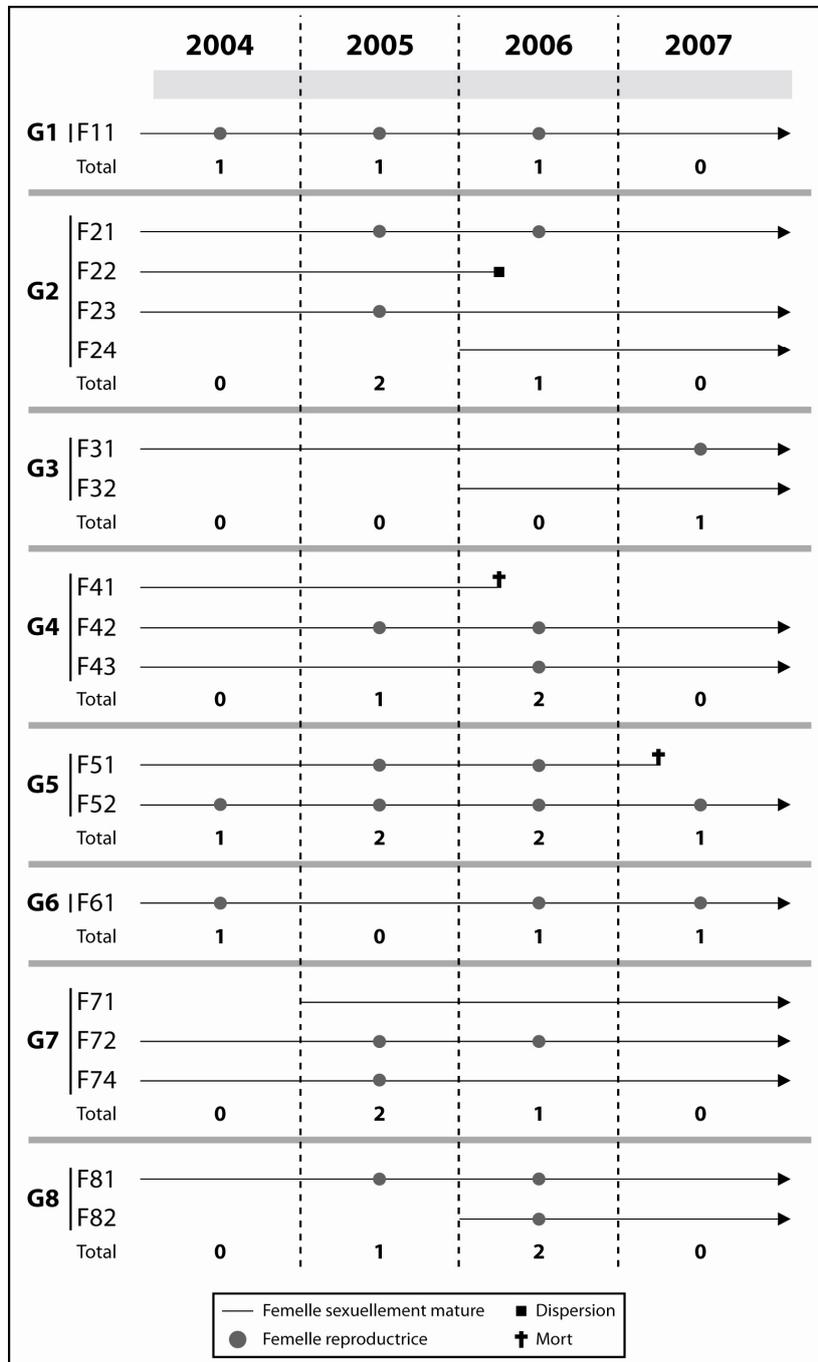


Figure III.1 : Nombre de femelles reproductrices au sein de chaque groupe de 2004 à 2007

## B- Les mâles reproducteurs : déterminations de paternité

Pour connaître le nombre et l'identité des mâles reproducteurs, des déterminations de paternité ont été réalisées pour 30 individus. L'identité de la mère est connue pour 13 d'entre eux. Elle est présumée pour 17 autres. Pour chacun de ces individus, nous avons testé tous les mâles suffisamment âgés pour être de potentiels géniteurs, et ce, quels que soient leur groupe et leur parcelle d'origine.

### 1- Les individus dont la mère est connue

La mère est connue pour tous les individus nés au cours de la période d'étude. Il en est de même pour le mâle m12, né en 2003 et observé juste après sa naissance (Jean-Richard Rakotonirina, comm. pers).

		Individus	Mâles testés comme pères potentiels																	
			M11	M21	M22	M23	M31	M33	M41	M51	M61	Ma	M71	M72	M73	Mb	M81	M82	Mc	
Mères connues	F11	m12	M <sub>R</sub>																	
		f12	M <sub>R</sub>																	
		m13	M <sub>R</sub>																	
	F21	m25			M <sub>R</sub>															
		m26			M <sub>R</sub>															
	F42	f45									M <sub>R</sub>									
	F43	f44									M <sub>R</sub>									
	F52	m54									M <sub>R</sub>									
	F61	f62										M <sub>R</sub>								
	F74	f76											M <sub>R</sub>							
	F72	m74											M <sub>R</sub>							
	F81	f83																	M <sub>R</sub>	
		f84																	M <sub>R</sub>	

**Tableau III.1 :** Détermination de paternité selon le principe d'exclusion pour les 13 individus dont les mères sont connues

Les cases grises correspondent aux mâles trop jeunes pour être des pères potentiels.

Les cases vertes correspondent aux pères potentiels.

Le symbole **M<sub>R</sub>** indique le mâle résidant du groupe lors de la conception de l'individu concerné.

**Dans 77 % des cas (10 sur 13), le mâle résidant du groupe est un père potentiel.** Dans 4 de ces 10 cas, il est le seul mâle non exclu.

**Dans 23 % des cas (3 sur 13), le mâle résidant du groupe a été exclu comme père potentiel.** Une telle situation ne s'est produite que dans les groupes contenant 2 femelles reproductrices.

Un de ces cas concerne le mâle m74 dont le seul mâle non exclu comme père potentiel est M72, le deuxième mâle adulte du groupe 7. La mère de m74 (F72) est probablement la fille de F74 et du mâle résidant M71 (tableau I.3).

Les 2 autres cas concernent f44 et f45 dont les mères respectives sont F43 et F42. Concernant f45, tous les mâles testés comme pères potentiels ont été exclus. Concernant f44, 7 des 17 mâles testés sont des pères potentiels. Nous n'avons pu conclure quant aux relations de parenté entre les 2 femelles adultes du groupe 4 (F42 et F43) et le mâle résidant (M41).

## 2- Les individus dont la mère est présumée

Au sein d'un groupe, si une seule femelle adulte est présente, nous avons présumé qu'elle est la mère de tous les individus juvéniles ou jeunes adultes du groupe. Au sein des groupes 3, 5, 7 et 8, la deuxième femelle adulte est trop jeune pour avoir engendré les autres individus du groupe : seule la femelle la plus âgée est une mère potentielle. Enfin, au sein des groupes 2, 4 et 7, les seules données dont nous disposons à l'heure actuelle ne nous ont pas permis de conclure quant aux relations de parenté des différents individus.

		Individus	Mâles testés comme pères potentiels																	
			M11	M21	M22	M23	M31	M33	M41	M51	M61	Ma	M71	M72	M73	Mb	M81	M82	Mc	
Mères présumées	F23	F21		M <sub>R</sub>																
		M23		M <sub>R</sub>																
	F31	M33					M <sub>R</sub>													
		M34					M <sub>R</sub>													
		m32					M <sub>R</sub>													
	F41	F42																		
	F52	F51								M <sub>R</sub>										
		m52								M <sub>R</sub>										
		m53								M <sub>R</sub>										
	F74	M72																		
		F71																		
		F72																		
		f75																		
	F81	M82																		
		F82																		
		m83																		
	Fa	fb																		M <sub>R</sub>

**Tableau III.2 :** Détermination de paternité selon le principe d'exclusion pour les individus dont les mères sont présumées

**Dans 65 % des cas (11 sur 17), le mâle résidant du groupe est un père potentiel.** Dans 7 de ces 11 cas, il est le seul mâle non exclu.

**Dans 35 % des cas (6 sur 17), le mâle résidant du groupe a été exclu comme père potentiel.** Concernant la femelle fb, le seul mâle non exclu est le mâle Mc. Concernant les 5 autres individus (F23, M23, F42, M72 et M82), tous les mâles testés comme père potentiel ont été exclus.

## C- Les systèmes de reproduction

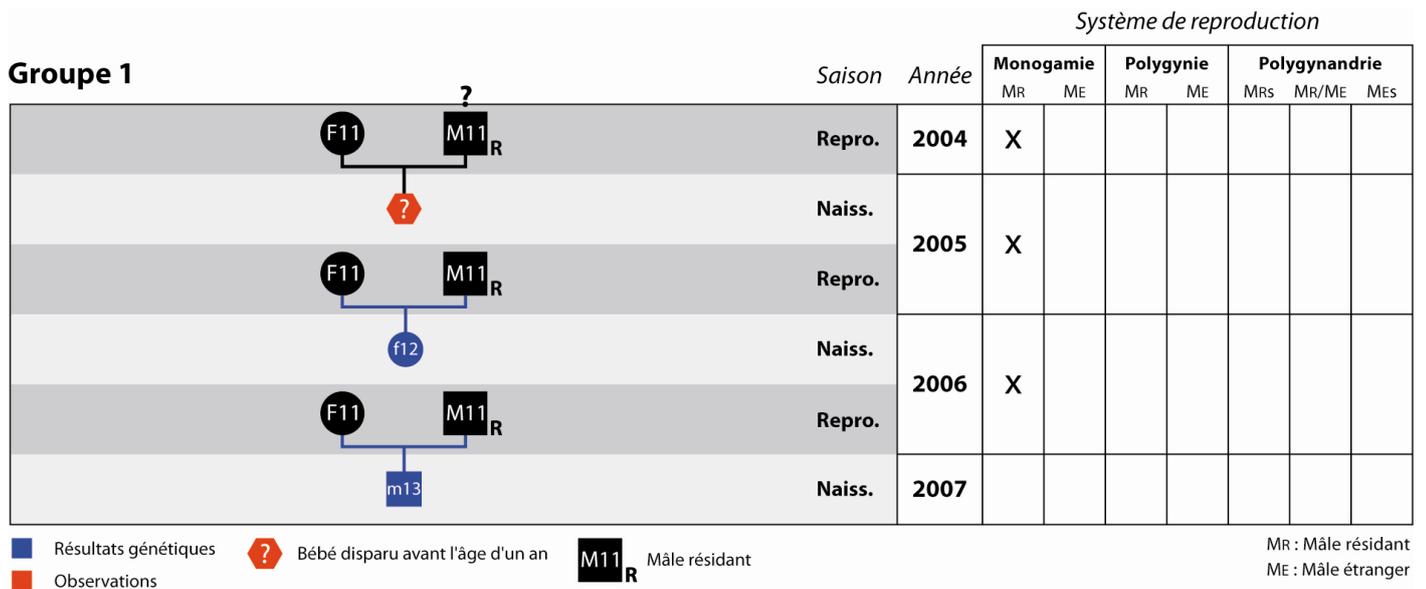
Pour caractériser le système de reproduction de chacun des groupes, nous ne nous sommes basés que sur sa composante génétique, à savoir les nouveau-nés. Les naissances survenues lors d'une année donnée nous ont permis de déterminer le système reproducteur de l'année précédente.

Le nombre de femelles reproductrices au sein de chaque groupe est connu de 2004 à 2007 (figure III.1). Les déterminations de paternité nous ont permis de connaître le ou les père(s) potentiel(s) des individus dont la mère est connue. Elles ont été réalisées sur tous les bébés nés entre 2005 et 2007 qui ont survécu jusqu'à l'âge d'un an.

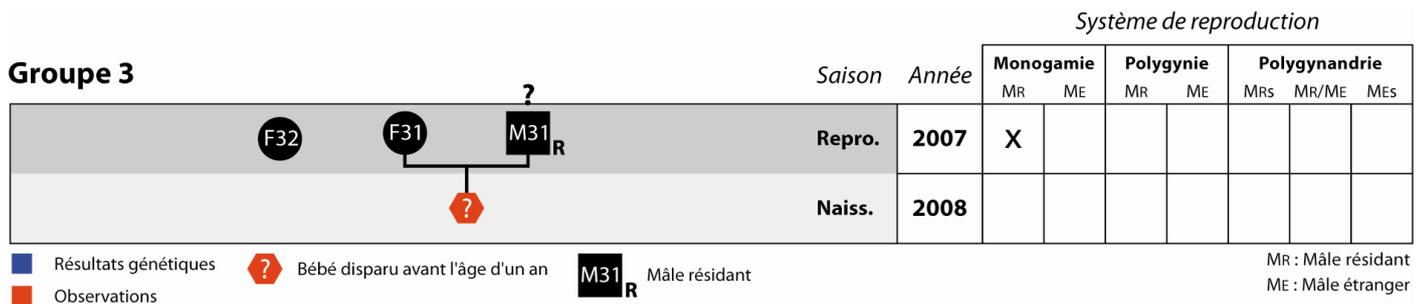
A partir des résultats génétiques et des données comportementales concernant les flux d'individus, nous avons caractérisé le système de reproduction des 8 groupes présents au sein de la station de 2004 à 2007.

### 1- Système de monogamie

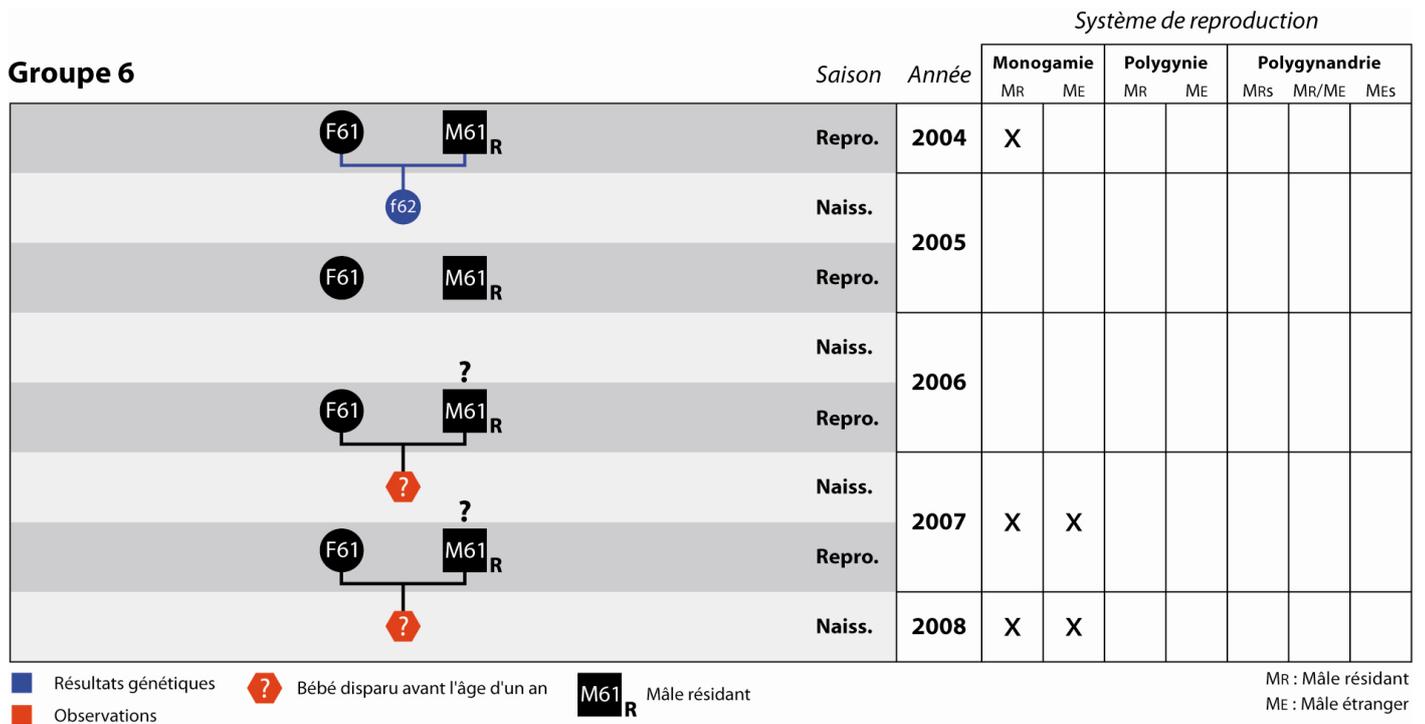
Durant toute la période d'étude, les groupes 1, 3 et 6 sont caractérisés par un système de monogamie intragroupe (figure III.2, III.3 et III.4). Il en est de même pour le groupe 2 en 2006 (figure III.6), le groupe 5 en 2004 et 2007 (figure III.7), et le groupe 8 en 2005 (figure III.8). Ce résultat n'est réellement confirmé que lorsque des prélèvements ont pu être réalisés sur les bébés engendrés. Cependant, vu la composition de chacun de ces groupes, il peut être fortement présumé dans les autres cas. Ce type de système semble aussi caractériser le groupe 4 en 2005 (figure III.9) et le groupe 7 en 2006 (figure III.5). En revanche dans ces 2 derniers cas, nous n'avons pu déterminer si le mâle reproducteur faisait partie ou non du groupe.



**Figure III.2 : Système de reproduction du groupe 1**



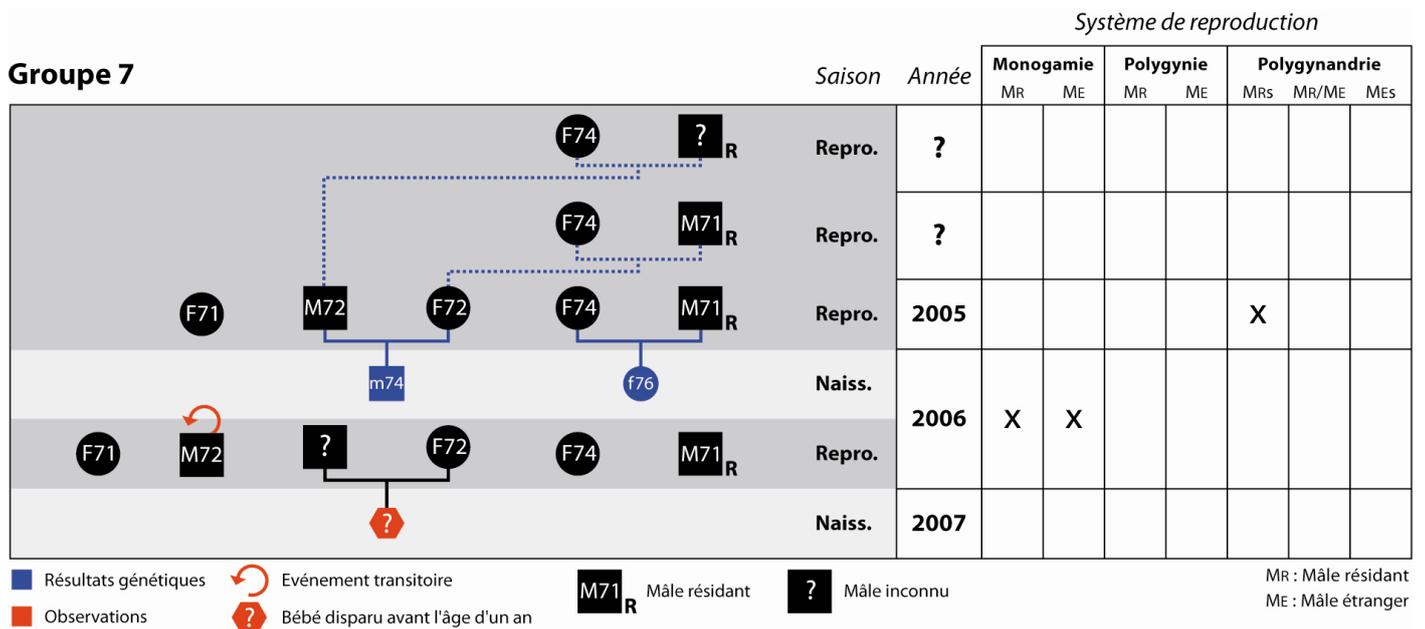
**Figure III.3 : Système de reproduction du groupe 3**



**Figure III.4 : Système de reproduction du groupe 6**

## 2- Système de polygynandrie

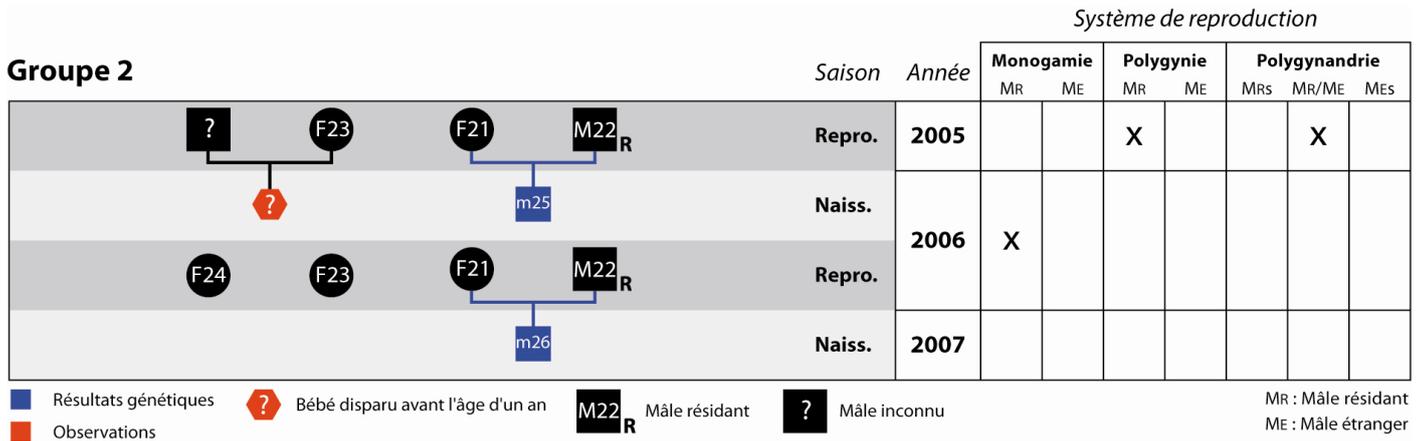
Seul le groupe 7 est caractérisé par un système de polygynandrie intragroupe en 2005.



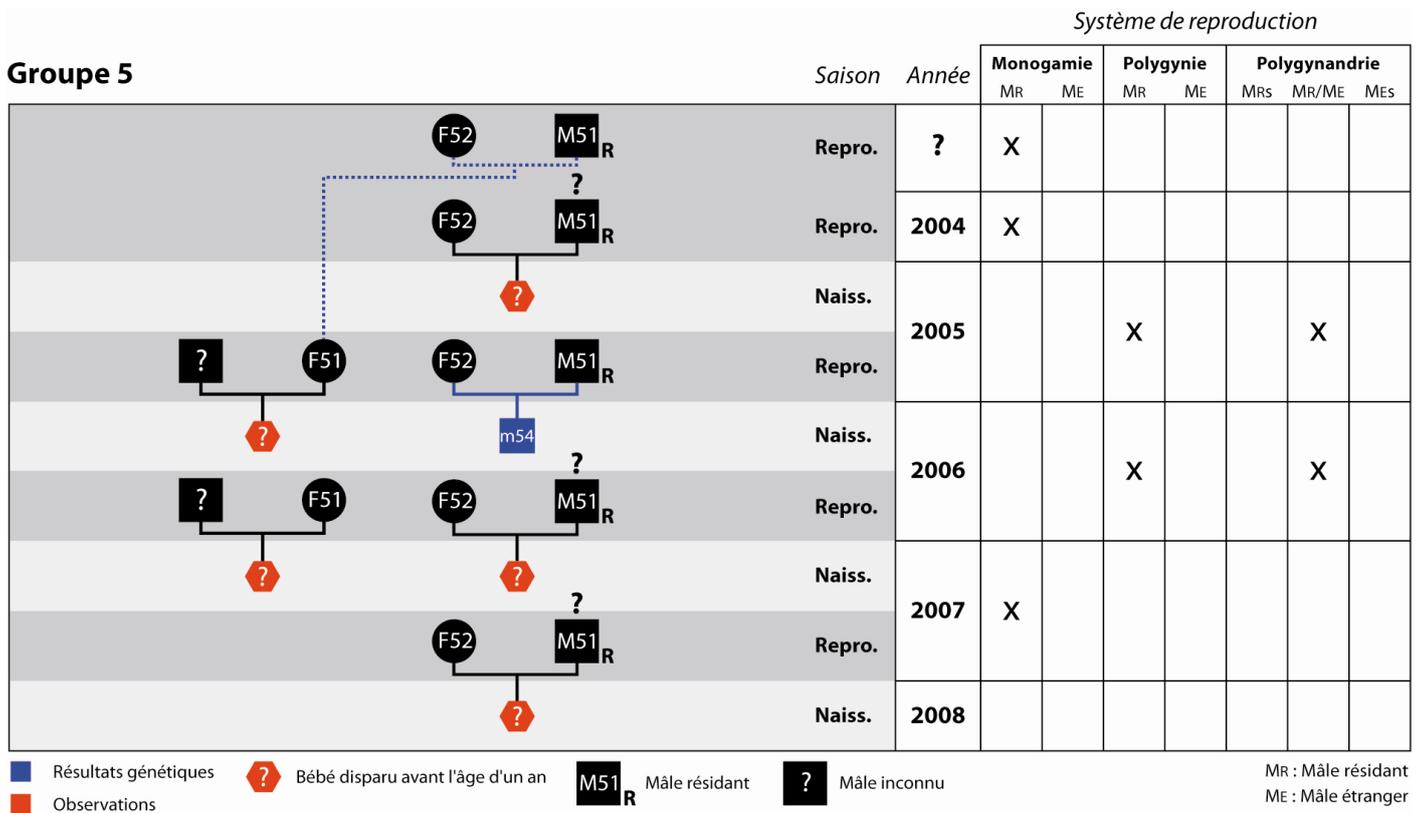
**Figure III.5 : Système de reproduction du groupe 7**

## 3- Système de polygynandrie ou de polygynie

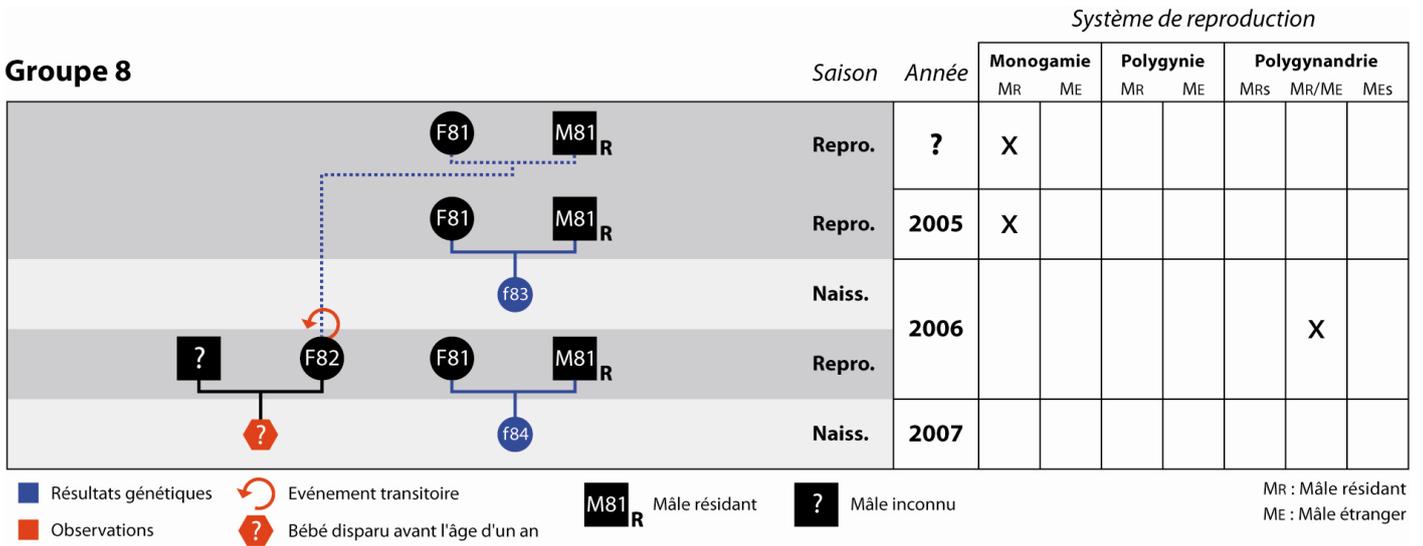
Dans 4 cas, le système reproducteur du groupe est soit la polygynandrie, incluant un mâle du groupe et un mâle étranger soit la polygynie avec le mâle résidant comme seul reproducteur (G2 en 2005 : figure III.6 ; G5 en 2005 et 2006 : figure III.7 ; G8 en 2006 : figure III.8). Concernant le groupe 8 en 2006, la polygynandrie incluant un mâle du groupe et un mâle étranger semble être l'hypothèse la plus probable. En effet, F82 aurait quitté son groupe transitoirement au moment de la saison de reproduction, événement lors duquel elle aurait pu s'accoupler avec un mâle étranger.



**Figure III.6 : Système de reproduction du groupe 2**

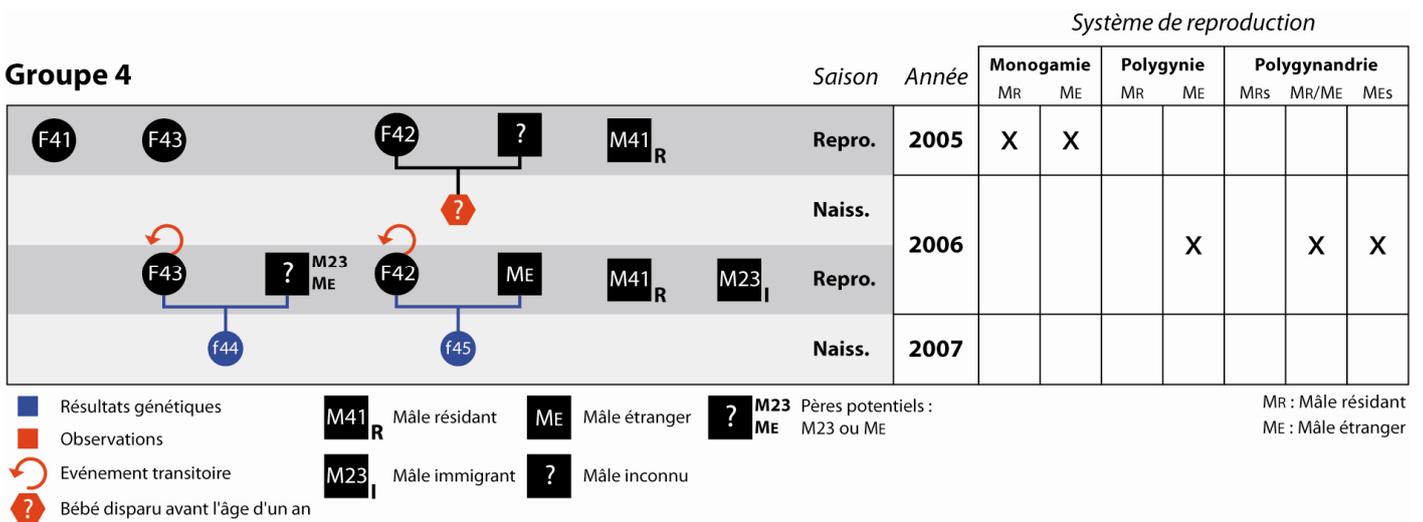


**Figure III.7 : Système de reproduction du groupe 5**



**Figure III.8 : Système de reproduction du groupe 8**

Enfin, concernant le groupe 4 en 2006, le système de reproduction est soit la polygynandrie, incluant un mâle du groupe et un mâle étranger, soit la polygynandrie incluant 2 mâles étrangers, soit la polygynie avec un mâle étranger comme seul reproducteur.



**Figure III.9 : Système de reproduction du groupe 4**

# Discussion

---

Les propithèques de Milne-Edwards qui font l'objet d'un suivi dans le Parc National de Ranomafana depuis 1986 ont été décrits comme entièrement dépendants de la forêt naturelle (Wright, 1987, 1995 ; Pochron *et al.*, 2004). Deghan (2003) a observé qu'un groupe, qui vivait dans un fragment de forêt à proximité du Parc, ne parcourait au sol que des distances inférieures à 30 m pour atteindre des poches de forêt satellites. Cette aversion à traverser des zones dégradées au sol a également été signalée chez une autre espèce inféodée à la forêt humide : *Propithecus diadema* (Powzyk, 1997 ; Irwin, 2006). A l'inverse, le propithèque de Perrier (*Propithecus perrieri*), inféodé à un habitat de forêt sèche, traverse régulièrement des zones dégradées au sol sur des distances pouvant atteindre plusieurs centaines de mètres (Mayor et Lehman, 1999). Ces observations montrent que les propithèques de forêt sèche sont plus aptes à passer d'un fragment à un autre que les propithèques de forêt humide. D'après Irwin (2006), la forêt sèche a toujours facilité les déplacements au sol car elle constitue un habitat plus ouvert que la forêt humide.

A lalatsara, et contrairement aux individus observés par Deghan (2003) en forêt humide, les propithèques de Milne-Edwards traversent des zones dégradées au sol sur plusieurs dizaines voire centaines de mètres, prouvant ainsi les capacités d'adaptation de l'espèce. Sans cette aptitude, le devenir de la communauté aurait pu être compromis à très court terme. Chaque parcelle aurait en effet constitué un système clos. Les déplacements au sol sont probablement facilités par l'absence de risques liés à la prédation (chapitre 1). Le fossa (*Cryptoprocta ferox*), principal prédateur de cette espèce dans d'autres localités (Wright, 1995, 1998 ; Karpanty et Wright 2007), n'a jamais été observé à lalatsara.

Dans le présent chapitre, nous avons cherché d'une part à préciser le fonctionnement de la communauté en décrivant la dynamique des groupes et d'autre part à caractériser le ou les systèmes de reproduction de l'ensemble des groupes. Pour évaluer les éventuels effets de la fragmentation forestière sur les flux d'individus et les stratégies de reproduction, nous avons comparé nos résultats avec ceux obtenus dans le Parc National de Ranomafana (Wright, 1995 ; Pochron *et al.*, 2004 ; Morelli *et al.*, 2009).

## I/ Dynamique des groupes

### A- Les femelles adultes

#### ▪ *Groupes contenant 1 ou 2 femelles adultes*

##### **Modifications d'effectif définitives**

Nous n'avons observé aucun phénomène de dispersion dans les groupes contenant 1 ou 2 femelles adultes. Seuls des événements indépendants des contraintes sociales (*e.g.*, mortalité ou passage à l'âge adulte) ont modifié l'effectif de ces groupes.

Dans le Parc National de Ranomafana, la seule femelle résidente du groupe peut être remplacée par une femelle immigrante (Morelli *et al.*, 2009).

##### **Persistance du groupe**

A lalatsara, la disparition d'une seule des 2 femelles des groupes 4 et 5 n'a pas compromis l'existence de ces groupes.

A Ranomafana, Wright (1995) a observé que la disparition de la seule femelle adulte d'un groupe entraîne la séparation des autres individus.

### **Liens de parenté des 2 femelles d'un même groupe**

A Ranomafana, 2 femelles non directement apparentées ne sont jamais restées plus de 10 mois dans le même groupe (Morelli *et al.*, 2009). Lorsque 2 femelles résident au sein d'un même groupe à long terme, elles seraient liées par une relation mère-fille (Wright, 1995).

A Ialatsara, cette hypothèse est vérifiée pour les groupes 1 et 6, où f12 et f62 sont respectivement les filles de F11 et F61. D'après les âges déterminés lors des captures, cette hypothèse semble également s'appliquer aux autres groupes. Elle est d'ailleurs confirmée par les analyses génétiques pour 4 groupes supplémentaires (G2, G5, G7 et G8) (tableau III.2). Une telle organisation de groupe (femelles apparentées avec des mâles nés ou non dans le groupe) a été décrite chez une autre espèce de propitèques (*Propithecus verreauxi*) par Richard *et al.* (1993).

Cette situation est probablement la plus fréquente, mais n'est peut-être pas la seule. En effet, dans le groupe 4, les 2 femelles adultes (F42 et F43) pourraient être les filles de la femelle F41, retrouvée morte en septembre 2006. Elles seraient dans ce cas liées par une relation sœur-sœur. A ce jour, les seules données génétiques dont nous disposons ne nous ont pas permis de valider cette hypothèse.

### **Modifications d'effectif transitoires**

Lorsque les groupes 4 et 8 comprenaient 2 femelles adultes, des événements transitoires se sont produits modifiant momentanément la composition du groupe (figure I.1 et I.2).

Le premier cas concerne les femelles F42 et F43 du groupe 4. Pendant la période de reproduction de 2006 et malgré la présence du mâle résidant M41 et du mâle immigrant M23 nouvellement intégré, les 2 femelles (F42 et F43) ont quitté leur groupe transitoirement à 2 reprises. Pendant ces absences, elles ont été observées associées à un mâle adulte étranger. Aucun accouplement n'a été observé mais chacune de ces femelles a mis bas en 2007. Si les analyses génétiques ne nous ont pas permis de déterminer l'identité du géniteur, le mâle résidant a été exclu dans les 2 cas (tableau III.1). Il est possible que les accouplements de chacune des femelles avec un autre mâle révèlent que M41 est leur père. A ce stade, nos données sont insuffisantes pour conclure. Concernant F43, le mâle immigrant M23 et les 2 mâles (M33 et M73) avec lesquels elle a été en contact lorsqu'elle a quitté son groupe transitoirement, sont des pères potentiels de son bébé f44. Concernant F42, tous les mâles testés ont été exclus comme pères potentiels de f45.

Le deuxième cas concerne la femelle F82 du groupe 8 qui a probablement quitté transitoirement son groupe en février 2006. Au cours de ce mois, même si l'absence transitoire de F82 n'a pas été directement observée, elle peut être fortement supposée. En effet, le mâle adulte résidant du groupe 8 (M81) a été gravement blessé (œil droit crevé, nombreuses plaies) à la suite d'une probable agression. Or la femelle F82 a mis bas en août 2007 et compte tenu d'une période de gestation de 6 mois (Wright, 1995), elle se serait accouplée au mois de février. On peut de ce fait supposer que M81 a été violemment agressé suite à sa probable intervention pour empêcher cet accouplement. Les analyses génétiques ont révélé que cette femelle est vraisemblablement la fille de M81 (tableau III.1 : seul père potentiel), et pour éviter de se reproduire avec lui, elle aurait quitté son groupe de façon transitoire. Cette hypothèse ne peut dans ce cas être vérifiée, F82 ayant perdu son jeune avant que des prélèvements aient pu être réalisés. En octobre 2008, F82 a à nouveau quitté son groupe transitoirement.

Ainsi, dans la situation où l'une ou les 2 femelles d'un groupe sont les filles du mâle résidant, elle(s) quitterai(en)t leur groupe transitoirement pendant la période de reproduction pour s'accoupler avec un mâle extérieur au groupe d'origine. Ces événements transitoires permettraient ainsi des accouplements avec des mâles non directement apparentés. Ils se répéteraient d'une année sur l'autre si le mâle résidant reste au sein du groupe. Cependant, comme cela sera développé par la suite, cette situation ne paraît pas durable. Elle serait suivie du remplacement du mâle résidant par un mâle non directement apparenté aux 2 femelles. Il est donc probable que ces brèves expéditions hors du groupe, en plus de répondre à d'éventuelles possibilités d'accouplement, permettent aux femelles d'inciter les mâles étrangers à immigrer au sein de leur groupe. La communication olfactive est en effet bien développée chez cette espèce

(Pochron *et al.*, 2005a, b) et les femelles pourraient ainsi fournir aux mâles certaines informations relatives à leur nombre et à leur état reproductif.

- *A lalatsara, tant que l'effectif des femelles n'a pas dépassé 2 au sein d'un groupe, il n'a été modifié que par des phénomènes indépendants des contraintes sociales.*
- *La persistance d'un groupe dépendrait de la présence d'une femelle au moins.*
- *Si un groupe contient 2 femelles, elles seraient liées par une relation mère-fille ou sœur-sœur.*
- *Si une femelle adulte est la fille du mâle résidant, elle quitterait son groupe de façon transitoire pour s'accoupler à l'extérieur du groupe et/ou pour inciter l'immigration de mâles étrangers.*

▪ **Groupes contenant 3 femelles adultes**

**Modifications d'effectif définitives**

Si un groupe contient 3 femelles adultes, sa composition est instable et se modifie par réduction du nombre de femelles, comme le montre l'évolution des groupes 2, 4 et 7 (figure II.1 et II.2). Lorsque le nombre de femelles ne diminue pas pour cause de mortalité, des événements d'émigration se produisent (groupes 2 en 2006 et 7 en 2007).

A Ranomafana, les femelles ne dispersent que si le groupe contient déjà 2 femelles adultes (Wright, 1995 ; Morelli *et al.*, 2009). Ce fait est confirmé à lalatsara où la dispersion a concerné les femelles juvéniles lorsque le groupe comprenait déjà 2 femelles adultes (cas de f73 et f75 du groupe 7).

D'après les déterminations d'âge, il semble que ce soit systématiquement la première fille de la femelle dominante qui obtienne le statut de deuxième femelle adulte résidante au sein du groupe, alors que les suivantes dispersent.

**Modifications d'effectif transitoires**

Dans le groupe 2, le nombre de femelles adultes est à nouveau passé à 3 en novembre 2006. Pourtant, aucune dispersion définitive n'a eu lieu. Cependant, des événements transitoires concernant chaque femelle se sont produits à plusieurs reprises et à différentes saisons. Certains de ces événements survenant au cours de la période de reproduction leur ont peut-être permis de s'accoupler à l'extérieur du groupe. Cependant, d'autres ont eu lieu hors des périodes de reproduction et sont peut-être révélateurs d'essais de dispersion qui ont échoué. Ce type de comportement n'a jamais été mentionné à Ranomafana. Il est possible qu'à lalatsara la fragmentation forestière soit la cause de ces échecs. En effet, à lalatsara la seule issue observée concernant les dispersions des femelles a été la formation d'un nouveau groupe. Or, comme cela a été évoqué précédemment, une parcelle ne peut accueillir qu'un nombre limité d'individus en fonction de la quantité et de la qualité des ressources alimentaires. Ce nombre dépend de la surface minimale satisfaisant les besoins d'un individu. Dans des conditions de limitation spatiale, les possibilités d'issues favorables, à savoir les possibilités de rencontre d'un mâle et l'établissement d'un nouveau domaine vital, sont restreintes.

- *Lorsqu'un groupe contient 3 femelles adultes, sa composition n'est pas stable et est modifiée soit définitivement (mort ou émigration) soit transitoirement.*
- *Les possibilités d'issue favorable d'une dispersion seraient réduites dans un système fragmenté.*

- **Mécanismes de dispersion**

### **Conditions des émigrations**

Les épisodes d'émigration n'ont concerné que les femelles des groupes contenant déjà 2 femelles adultes résidentes. A Ranomafana, la plupart des femelles dispersent avant d'atteindre leur maturité sexuelle (Pochron *et al.*, 2004). A Ialatsara, sur les 5 femelles concernées, 2 étaient juvéniles (f73 et f75) et 3 étaient adultes (F22, F71 et Fa). Ici encore, la fragmentation forestière, en réduisant les possibilités de rencontre d'un mâle, est peut-être la cause de ces dispersions plus tardives.

Les conditions des émigrations sont connues pour 3 femelles (F71, f73, et f75). D'après les données comportementales dont nous disposons, il semble que ces 3 femelles aient été exclues par l'une ou l'autre des femelles résidentes (chapitre 4). La femelle juvénile f73 a quitté le groupe 7 lorsqu'il comprenait 9 individus dont 6 femelles (3 adultes, 2 juvéniles et 1 bébé). Elle semble avoir été exclue car son départ coïncide avec une série d'agressions violentes de la part de la femelle dominante. La femelle F71 a également été victime d'agressions répétées de la part de la deuxième femelle adulte du groupe. Enfin, bien qu'aucune relation agonistique particulière n'ait été observée entre la femelle f75 et l'une ou l'autre des femelles résidentes, elle a été blessée à plusieurs reprises probablement à la suite d'agressions. De tels phénomènes n'ont été observés que dans ce groupe. Compte-tenu du nombre d'individus et de femelles qu'il comportait, la compétition alimentaire est probablement en cause. A Ranomafana, Wright (1995) décrit aussi des cas d'exclusion dans les groupes comprenant 3 femelles adultes.

Pour 2 des 5 femelles qui ont émigré, les analyses génétiques ont révélé le lien direct de parenté entre chacune d'elle et les mâles sexuellement matures du groupe. Même si des analyses complémentaires sont nécessaires pour conclure à un tel résultat concernant les 3 autres, les accouplements entre individus directement apparentés semblent dans une certaine mesure être évités par le biais des dispersions.

### **Issues des dispersions**

L'issue des dispersions est connue pour 3 femelles (figure II.5).

La femelle f75 a dispersé avec le mâle Ma récemment intégré au groupe 7 pour former le groupe 11. La femelle F71 a formé le groupe 9 avec le mâle Mc, un mois au plus après avoir quitté son groupe d'origine. Ces 2 femelles ont quitté le groupe 7 en 2007 juste avant ou au début de la période de reproduction (figure I.1). La femelle F71 a mis bas en juin 2008.

Lors de sa découverte, le groupe 10 contenait une femelle juvénile en plus du couple d'adultes. En 2008, l'âge de cette jeune femelle a été évalué à 2 ans. La femelle Fa aurait donc mis bas en 2006, avant d'avoir formé le groupe 10 avec M82. Les analyses génétiques confirment cette hypothèse puisque le seul mâle non exclu comme père potentiel de Fb serait Mc (figure I.2). Fa et Mc se seraient donc accouplés, probablement lorsqu'ils étaient tous 2 solitaires, avant de former chacun un groupe avec un autre individu. Le fait que certaines femelles ne se reproduisent qu'après avoir quitté leur groupe natal suggère qu'en plus de la compétition alimentaire, la compétition sexuelle serait impliquée dans les processus de dispersion.

A Ialatsara, aucun événement d'immigration n'a été observé. Ce phénomène existe cependant à Ranomafana (Morelli *et al.*, 2009) où il n'a concerné que les groupes ne contenant qu'une seule femelle résidente. Dans tous les cas recensés, l'immigration de la nouvelle femelle a été associée à l'émigration de la femelle résidente. La femelle immigrante est ensuite devenue la femelle reproductrice du groupe. Il semble que la femelle immigrante ait systématiquement commis un infanticide lorsque la femelle résidente du groupe intégré avait récemment mis bas, provoquant ainsi son départ immédiat (Morelli *et al.*, 2009).

Le fait que nous n'ayons pas observé d'immigration de la part des femelles peut être dû à la durée de notre étude ou aux contraintes écologiques inhérentes à la fragmentation forestière. A ce stade, seul un suivi à long terme nous permettrait de conclure.

- *Toutes les femelles ne dispersent pas : certaines peuvent rester dans leur groupe natal et s'y reproduire. Les autres ne se reproduisent qu'après avoir dispersé.*
- *Les dispersions seraient le résultat d'exclusions dues à la compétition alimentaire et sexuelle.*

**Concernant les femelles, l'ensemble de ces résultats suggère que le groupe est instable lorsqu'il contient 1 (Morelli et al., 2009) ou 3 femelles adultes. Seules 2 femelles adultes semblent pouvoir résider à long terme au sein d'un même groupe si elles sont liées par une relation mère-fille ou sœur-sœur. A Ialatsara, cette configuration serait la plus courante : elle caractériserait à l'heure actuelle 6 groupes sur les 8 considérés.**

## **B- Les mâles adultes**

### **▪ Les modifications d'effectif au cours de l'année**

Le nombre de mâles adultes au sein d'un groupe n'est pas stable au cours de l'année. Hors des périodes de reproduction, un groupe peut comprendre jusqu'à 4 mâles lorsque des mâles juvéniles atteignent l'âge adulte au mois de juin. En général, ce n'est que lors des périodes de reproduction que cet effectif diminue soit provisoirement, par suite d'événements transitoires, soit définitivement, par émigration. Quinze des 16 événements transitoires répertoriés ont eu lieu juste avant ou pendant la saison de reproduction (septembre à janvier) et 10 des 12 émigrations se sont produites de septembre à novembre avant le pic de la saison de reproduction. Tous ces événements semblent donc être motivés par la reproduction et, d'après les observations comportementales, ne sont jamais précédés d'agression (chapitre 4). Si l'attraction sexuelle stimule probablement les dispersions, les ressources d'ordre trophique sont aussi les plus abondantes lors de la saison de reproduction. Les mâles ont probablement intérêt à quitter leur groupe lorsque la disponibilité des ressources est la plus importante, pour compenser les dépenses énergétiques accrues liées à leurs déplacements dans un environnement inconnu (Waser et Jones, 1983 ; Pusey et Parcker, 1987 ; Isbell et al., 1993 ; Isbell et van Vuren, 1996).

- *Un groupe peut contenir plusieurs mâles, mais cette composition n'est pas stable à long terme.*
- *La motivation principale des événements transitoires et des émigrations définitives semble être la reproduction.*

### **▪ Groupes contenant un seul mâle adulte lors d'une période de reproduction**

Dans cette situation, aucun événement transitoire ou émigration ne s'est produit à une exception près, celle du seul mâle adulte du groupe 5 en 2006 qui a quitté son groupe transitoirement au mois de décembre (figure I.2). Ce comportement s'expliquerait par le départ transitoire des 2 femelles adultes du groupe 4 (F42 et F43) à la même époque. Les 2 groupes étant voisins, il est possible que ce mâle ait perçu l'état reproductif des 2 femelles et ait quitté son groupe pour tenter de s'accoupler avec elles. Cependant, d'après les analyses génétiques, ce mâle ne peut être le père ni de f45 ni de f44 (Tableau III.1).

- *Lorsqu'un groupe contient un seul mâle adulte, aucun phénomène de dispersion définitive ne se produit.*
- *Lorsque l'opportunité d'un accouplement se présente à l'extérieur du groupe, des événements transitoires peuvent survenir.*

- **Groupes contenant plusieurs mâles adultes lors d'une période de reproduction**

#### **Les mâles qui restent au sein du groupe**

Aucun événement transitoire ou définitif n'a été observé pour les 6 mâles M34 (2006), M12 (2007), M42, M43, M53 et M83 (2008 : Jean-Richard Rakotonirina, comm. pers.). D'après les déterminations d'âge, ces mâles n'avaient que 4 ou 5 ans et certains d'entre eux n'étaient peut-être pas sexuellement matures.

Cependant, un de ces jeunes mâles adultes (M43) s'est accouplé avec une femelle adulte (F43) de son groupe natal (Jean-Richard Rakotonirina, comm. pers.). D'après Morelli *et al.* (2009), il n'y a pas d'accouplement entre individus directement apparentés au sein du Parc National de Ranomafana. De ce fait, un individu né dans le groupe peut y rester et s'y reproduire, seulement si un individu de sexe opposé et non directement apparenté est aussi présent. A l'inverse, si seuls des adultes directement apparentés sont présents, l'individu dispersera avant de se reproduire. A Ranomafana, Pochron *et al.* (2004) signale qu'environ la moitié des jeunes mâles restent ainsi dans leur groupe natal. La configuration de groupe permettant à un mâle de cohabiter avec une femelle non directement apparentée peut survenir à la suite d'une immigration ou si le groupe a évolué de telle façon que 2 individus de sexe opposé nés dans le groupe soient issus de parents différents. A Ialatsara, aucune immigration de femelle n'a été observée. Par contre, la deuxième situation n'est pas exclue mais à ce stade les analyses génétiques ne nous ont pas permis de conclure quant au degré de parenté entre F43 et M43. Quoi qu'il en soit, si un jeune mâle a une opportunité d'accouplement avec une femelle adulte du groupe, il peut rester dans son groupe natal et s'y reproduire. Ces résultats soulèvent de nombreuses questions concernant en particulier la compétition entre les mâles pour l'accès aux femelles au sein d'un même groupe (*i.e.*, sélection intra-sexuelle) et le choix du mâle reproducteur par les femelles (*i.e.*, sélection inter-sexuelle).

#### **Les mâles qui quittent le groupe**

Dix mâles ont émigré avant le mois de décembre, pic de la période de reproduction (4 en 2006, 4 en 2007 et 2 en 2008) (figure I.1 et I.2). Au moins 4 mâles ont quitté leur groupe transitoirement lors de la même saison de reproduction ou lors de celle précédant leur émigration.

- *Un groupe peut contenir plusieurs mâles adultes pendant une période de reproduction.*
- *Un jeune mâle peut s'accoupler au sein de son groupe natal.*
- *Des émigrations peuvent se produire dans un groupe contenant plusieurs mâles adultes juste avant le pic de la période de reproduction.*
- *Les émigrations semblent être précédées d'événements transitoires.*

- **Les événements transitoires**

#### **Incidences à court terme**

Les événements transitoires peuvent avoir des incidences à court terme : ils répondraient à d'éventuelles possibilités d'accouplement. Pour certains mâles, des visites d'autres groupes ont été observées. Pour d'autres, ces contacts peuvent être supposés au vu des blessures de l'individu après réintégration de son groupe d'origine. Ces incidences à court terme peuvent concerner tous les mâles adultes même lorsqu'ils ont le statut de mâle résidant (*e.g.*, M31 et M51 en 2006).

#### **Incidences à long terme**

Les événements transitoires ont généralement des incidences à long terme. A deux occasions seulement, un mâle adulte ayant quitté transitoirement son groupe n'a pas dispersé par la suite (cas de M31 et M51 en 2006). Dans tous les autres cas, lorsqu'un mâle adulte a quitté transitoirement son groupe pendant une saison de reproduction, il a dispersé soit lors de cette même saison, soit lors de la suivante.

Chez certaines espèces de Primates (*e.g.*, babouins, vervets), les mâles obtiendraient des informations sur la composition des groupes voisins lors de rencontres intergroupes. Les transferts seraient de ce fait plus fréquents entre groupes voisins (Packer, 1979 ; Cheney, 1983). Chez *Propithecus edwardsi*, même lorsque les domaines vitaux de 2 groupes se jouxtent, leur zone de chevauchement est réduite (chapitre 1, figure 1.2). Les rencontres intergroupes sont de ce fait très occasionnelles (Hemingway, 1995) et lorsqu'elles se produisent, elles sont en général immédiatement suivies d'une retraite mutuelle (Wright, 1995 ; Erhart et Overdorff, 2008). Par ailleurs, les vocalisations du répertoire de cette espèce ont une faible portée (quelques centaines de mètres). Les individus ne connaissent donc que les groupes dont les domaines vitaux sont voisins. S'ils restent au sein de leur groupe, les mâles ne peuvent avoir qu'une connaissance limitée de leur environnement. Par contre, s'ils tentent de brèves expéditions, ils peuvent se familiariser avec un environnement inconnu avant une dispersion définitive. Ils obtiendraient ainsi des informations relatives à la localisation des ressources, au comportement des prédateurs, et à l'intensité des relations agonistiques auxquelles ils seront confrontés lors d'un futur essai d'immigration (Isbell *et al.*, 1993). La communication olfactive est bien développée chez cette espèce (Pochron *et al.*, 2005a, b). Les individus adultes marquent l'écorce de certains arbres, les femelles au moyen de leurs glandes génitales et d'urine et les mâles au moyen de ces mêmes glandes, d'urine et d'une glande pectorale après avoir ou non retiré un fragment d'écorce avec leurs incisives supérieures. Ces marquages sont beaucoup plus fréquents pendant la période de reproduction (obs. pers.). Pendant les événements transitoires et les épisodes de dispersion, ils fourniraient des informations susceptibles d'orienter les déplacements (en particulier le nombre et l'état reproductif des femelles).

- *Les événements transitoires permettraient de répondre à d'éventuelles possibilités d'accouplement.*
- *Les événements transitoires permettraient d'explorer l'environnement en vue d'une dispersion ultérieure.*

#### ▪ **Les dispersions**

Greenwood et Harvey (1982) ont distingué 2 types de dispersion : les dispersions natales, lorsqu'un individu quitte son groupe natal pour rejoindre un premier lieu de reproduction, et les dispersions de reproduction qui incluent toutes les dispersions ultérieures.

##### **Dispersions natales**

A Ialatsara, 57 % des dispersions (8 sur 14) ont concerné des jeunes mâles adultes. Pour 6 d'entre eux, le groupe d'origine est connu. D'après les analyses génétiques, 5 de ces 6 mâles (M23, M33, M34, M72, M82) sont les fils de la plus âgée des femelles résidentes de leur groupe d'origine (tableau III.2). A l'heure actuelle, nous n'avons pu conclure avec précision quant au lien de parenté de ces mâles et de la deuxième femelle adulte de leur groupe d'origine. Néanmoins, dans chacun des cas, il semble probable qu'ils soient frère et sœur ou demi-frère et demi-sœur. Si cette dernière hypothèse est confirmée, ces 5 mâles seraient directement apparentés à chacune des femelles résidentes de leur groupe d'origine.

Certains de ces jeunes mâles adultes avaient au moins 6 ans. A Ranomafana, Wright (1995) a observé que la plupart des jeunes mâles quittent leur groupe à l'âge de 5 ou 6 ans bien que certains puissent retarder leur dispersion jusqu'à l'âge de 7 ou 8 ans (Morelli *et al.*, 2009). Selon plusieurs auteurs, le moment de la dispersion dépendrait d'une part des opportunités d'accouplement hors du groupe et d'autre part des bénéfices, en terme de valeur adaptative, qu'assurerait la résidence au sein du groupe et/ou de la disponibilité des ressources qui inciterait l'individu à rester au sein de son groupe (Woolfenden et Fitzpatrick, 1984 ; Goldizen et Terborgh, 1989 ; Koenig *et al.*, 1992 ; Olupot et Waser, 2001 ; Kokko et Ekman, 2002 ; Solomon, 2003). Certains auteurs ont en effet suggéré que les mâles retarderaient leur

émigration jusqu'à atteindre une taille et un poids suffisants pour minimiser les risques inhérents au processus de dispersion (Holekamp, 1986 ; Smale *et al.*, 1997 ; Nunes *et al.*, 1998). A Madagascar, l'environnement est connu pour être particulièrement imprévisible (Dewar et Richard, 2007) et les ressources peuvent être rares durant l'hiver austral (Wright, 1999). Dans notre site d'étude, la fragmentation forestière peut encore aggraver cette pénurie alimentaire. Par ailleurs, les propitèques ont une longue espérance de vie et ce, d'autant plus qu'à Ialatsara le seul prédateur connu de l'espèce est absent. Les jeunes mâles peuvent donc préférer retarder le moment de leur dispersion pour attendre une opportunité d'accouplement au sein de leur groupe natal, ou dans un groupe voisin, afin de limiter les risques liés à une dispersion dans un environnement non familial (Morelli *et al.*, 2009). Ici encore, la communication olfactive pourrait être utilisée pour détecter la présence d'éventuels partenaires sexuels aux alentours du groupe soit par de brèves expéditions soit par l'examen de marquages situés aux limites du domaine vital. Si l'effectif des groupes était plus important, les possibilités d'accouplement dans le groupe natal seraient elles aussi accrues et les individus ne seraient plus contraints d'entreprendre des dispersions risquées. D'après Wright (1995), la compétition alimentaire entre les femelles expliquerait pourquoi l'effectif des groupes est si restreint (Wright, 1995).

- *Tous les jeunes mâles ne dispersent pas de leur groupe natal.*
- *La plupart des dispersions natales ont concerné des mâles directement apparentés à l'une des femelles résidentes du groupe et hypothétiquement à la seconde.*

### **Dispensions de reproduction**

Si les jeunes mâles adultes quittent généralement leur groupe entre 4 et 6 ans, il semble qu'ils puissent disperser encore par la suite (cas d'au moins 4 mâles à Ialatsara âgés approximativement de 10 ans). Ainsi, s'il n'a pas d'opportunité d'accouplement au sein de son groupe natal, un jeune mâle disperserait pour rejoindre un premier lieu de reproduction (dispersion natale). Puis, dans certains cas, il pourrait disperser à nouveau pour changer de lieu de reproduction (dispersion de reproduction) comme cela a été décrit par Wright (1995) et Morelli *et al.* (2009) à Ranomafana.

A Ialatsara, les groupes contiennent toujours au moins 1 mâle adulte mais cette présence ne semble pas nécessaire pour que le groupe perdure. En effet, dans 2 groupes (G4 et G7) le mâle adulte résidant présent au début de l'étude a été remplacé sans que les autres individus ne se séparent.

Dans le groupe 7, le mâle résidant M71 est très probablement le père de la deuxième femelle adulte du groupe (F72) (tableau III.2). Dans le groupe 4, une telle relation n'est pas exclue concernant M41 et F43 mais des analyses génétiques complémentaires sont nécessaires pour conclure.

Chez *Propithecus verreauxi*, Richard *et al.* (1993) ont proposé que le mâle résidant d'un groupe serait exclu par les femelles si l'une d'entre elles est sa fille et qu'elle a atteint l'âge de se reproduire. Chez *Propithecus edwardsi*, l'émigration du mâle résidant ne résulterait pas d'une exclusion active de la part des femelles (chapitre 4). Néanmoins, elle semble être liée au passage à l'âge adulte de sa première fille. Quoi qu'il en soit, l'émigration du mâle résidant, couplée à l'intégration d'un nouveau mâle, permettrait aux femelles de s'accoupler au sein même de leur groupe avec un mâle non directement apparenté. L'émigration du mâle résidant ne surviendrait pas forcément dès que sa fille devient adulte. D'après nos observations, celle-ci, lorsqu'elle devient sexuellement mature, commencerait par se reproduire hors de son groupe. Ce n'est qu'ensuite que le mâle résidant serait remplacé par un nouveau mâle. Les dispersions de reproduction des mâles dépendraient d'une part du nombre de femelles résidentes et d'autre part de leur degré d'apparentement avec le mâle résidant. Un mâle adulte résidant ne quitterait pas un groupe ne comprenant qu'une seule femelle adulte, ou 2 femelles adultes qui ne lui sont pas directement apparentées. D'après ces résultats, il semble qu'au sein du groupe 8, la dispersion du mâle résidant M81

soit imminente. En effet, les analyses génétiques ont révélé qu'il est très probablement le père de la deuxième femelle du groupe (F82), sexuellement mature depuis novembre 2006.

- *Un mâle peut disperser plusieurs fois au cours de sa vie.*
- *La persistance d'un groupe ne dépend pas d'un mâle particulier.*
- *Le remplacement des mâles se produirait quand le mâle résidant est le père de l'une des 2 femelles adultes résidentes.*

### **Issues des dispersions**

Lorsqu'un mâle disperse, 3 issues sont possibles : il peut former un nouveau groupe, immigrer dans un groupe existant, ou rester solitaire sur une parcelle. L'association de 2 mâles solitaires n'a jamais été observée durant notre étude, comme cela est parfois le cas chez *Propithecus verreauxi verreauxi* (Richard *et al.*, 1993).

#### *Formation d'un nouveau groupe*

La formation d'un nouveau groupe peut s'opérer de 2 façons ; i) 2 individus solitaires se rencontrent ; ii) un mâle intègre transitoirement un groupe existant et le quitte avec une des femelles du groupe.

Le groupe 9 résulte de la rencontre de F71 et Mc alors qu'ils étaient tous deux solitaires.

Il semble qu'il en soit de même concernant M82 et Fa qui ont formé le groupe 10.

Le mâle Ma, après avoir intégré transitoirement le groupe 7, l'a quitté avec la femelle juvénile f75 pour former le groupe 11. Ce dernier résultat relève peut-être d'une stratégie de reproduction. En effet, l'intégration transitoire de Ma dans le groupe 7 a précédé de quelques jours l'arrivée d'un deuxième mâle (Mb). En quittant le groupe avec une femelle juvénile, Ma aurait ainsi assuré son succès reproducteur dans un avenir proche en évitant toute compétition sexuelle avec Mb au sein du groupe 7.

#### *Immigration*

L'immigration d'un mâle a toujours été liée à l'émigration du mâle résidant. Les 2 mâles peuvent cohabiter un certain temps au sein du groupe ou se succéder. Ainsi, M41 a quitté le groupe 4, 18 mois après l'intégration de M23. Le mâle M71 a quant à lui quitté le groupe 7 après l'arrivée de Mb en périphérie du groupe, les 2 mâles n'ayant jamais cohabité au sein même du groupe.

Ce sont peut-être les femelles qui provoquent l'immigration d'un mâle, dans le cas où au moins l'une d'entre elles est la fille du mâle résidant. Les 2 femelles pourraient, dans cette nouvelle configuration, se reproduire au sein de leur groupe sans avoir à le quitter transitoirement pour s'accoupler avec un mâle non apparenté.

A Ranomafana, lorsqu'un mâle immigré dans un groupe contenant un nouveau-né, il commet systématiquement un infanticide (Morelli *et al.*, 2009). Ce comportement provoquerait chez la femelle une nouvelle période d'œstrus lors de la saison de reproduction suivante (Wright, 1995 ; van Schaik et Kappeler, 1997). Le mâle pourrait ainsi assurer son succès reproducteur plus rapidement puisque lorsqu'un bébé survit, l'intervalle jusqu'à la naissance suivante est en général long (souvent 2 ans). Un tel phénomène n'a jamais été observé dans notre site d'étude, mais aucun des 2 groupes dans lesquels les mâles ont immigré, ne comptait de nouveau-né.

Par rapport à la formation d'un nouveau groupe, l'intégration d'un mâle dans un groupe déjà existant lui permettrait d'assurer son succès reproducteur de façon optimale. En effet, s'il forme un nouveau groupe, il ne pourra se reproduire qu'avec une seule femelle et devra émigrer, lorsque son premier descendant femelle atteindra la maturité sexuelle. Par contre, un mâle n'intègre un groupe que s'il contient 2 femelles dont au moins l'une d'entre elles est la fille du mâle résidant. Le nouveau mâle peut alors se reproduire

avec chacune des 2 femelles et ceci durant plusieurs années, la situation ne pouvant être *a priori* déstabilisée que par la mort d'une des 2 femelles. Cette hypothèse doit cependant être nuancée puisque certains jeunes mâles peuvent aussi se reproduire au sein de leur groupe natal.

#### *Rester solitaire sur une parcelle*

Certains mâles sont restés solitaires sur une parcelle. Cela a été le cas de M41 sur la parcelle 4 et de M72 et M73, sur la parcelle 1. Ces 2 derniers individus ont été observés en contact avec d'autres groupes à plusieurs reprises en 2007 et 2008. A Ranomafana, Wright (1995) a observé des mâles solitaires qui, à terme, ont intégré un groupe. A Ialatsara, nous ne pouvons déterminer, à l'heure actuelle, si cette situation est provisoire dans l'attente de l'une des 2 issues précédentes ou si elle constitue une stratégie de reproduction.

Certaines caractéristiques inhérentes à l'espèce (*i.e.*, stricte saisonnalité des périodes de réceptivité ; faible taux de reproduction des femelles ; surface importante des domaines vitaux) réduisent les possibilités d'accouplement pour un mâle. Dans le Parc National de Ranomafana, il semble que le mâle résidant soit le géniteur sinon de la totalité du moins de la majorité des jeunes du groupe (Morelli *et al.*, 2009). Acquérir le statut de mâle résidant au sein d'un groupe serait donc la meilleure stratégie pour assurer son succès reproducteur de façon optimale. Cependant, même à Ranomafana, il semble difficile pour un jeune mâle d'accéder à un tel statut puisque les couples reproducteurs peuvent rester stables pendant 6 à 10 ans et que le taux de mortalité est faible (Wright, 1995). Ces contraintes ont d'autant plus d'impact dans un habitat fragmenté. En effet, comme cela a été précédemment proposé pour les femelles, les possibilités d'issues favorables d'une dispersion (*i.e.*, formation d'un nouveau groupe ou immigration) sont aussi restreintes pour les mâles du fait de la limitation spatiale. Le statut de résidant au sein d'un groupe est donc d'autant plus difficile à acquérir. Dans ces conditions, les opportunités d'accouplement peuvent être plus nombreuses pour les mâles « satellites » qui visitent plusieurs groupes. En terme de succès reproducteur, le fait de rester solitaire sur une parcelle et de répondre aux éventuelles opportunités d'accouplement au sein de différents groupes pourrait constituer une stratégie alternative à la résidence au sein d'un groupe.

D'après les analyses génétiques, cette situation n'est pas la plus courante. Il semble néanmoins qu'elle ait concerné le mâle Mc qui, avant de former le groupe 9 avec F71, se serait accouplé avec la femelle Fa. Ce mâle est en effet le seul père potentiel de Fb (tableau III.2). Par ailleurs, le mâle M73 est un des pères potentiels de la jeune femelle f44, fille de F43. Enfin, tous les mâles testés ne peuvent être le père de f45, fille de F42. Dans ce dernier cas, un mâle solitaire inconnu peut s'être accouplé avec F42. Même si des analyses génétiques supplémentaires doivent être réalisées, il semble que certains mâles solitaires puissent se reproduire avec des femelles qui sont elles-mêmes solitaires ou qui quittent leur groupe transitoirement.

- *Lorsqu'un mâle disperse, il peut former un nouveau groupe, immigrer dans un groupe existant, ou rester solitaire sur une parcelle.*
- *Par rapport à la formation d'un nouveau groupe, l'intégration dans un groupe existant permettrait à un mâle d'assurer son succès reproducteur de façon optimale.*
- *Dans un environnement fragmenté, un mâle satellite peut se reproduire avec une femelle solitaire ou une femelle qui a quitté son groupe transitoirement.*

A Ranomafana, quel que soit le sexe considéré, 3 facteurs principaux influenceraient les événements de dispersion (Morelli *et al.*, 2009) : i) l'absence d'individu de sexe opposé, sexuellement mature et non apparenté ; ii) l'accès limité au partenaire sexuel du fait d'une sex-ratio défavorable ; iii) l'expulsion, parfois accompagnée d'un infanticide, par un individu immigrant.

A lalatsara, si ces 3 facteurs contribuent probablement à déterminer le « pattern » de dispersions observé, les contraintes imposées par la fragmentation forestière le complique, comme l'illustrent les stratégies de reproduction particulières mises en place par chacun des 2 sexes.

## II/ Les stratégies de reproduction

A Ranomafana, les analyses génétiques (Morelli *et al.*, 2009) ont révélé que :

- 1) le mâle résidant est le géniteur, sinon de la totalité, du moins de la grande majorité des individus immatures du groupe ;
- 2) les accouplements entre individus directement apparentés (*i.e.*, parent/enfant, grand-parent/petit-enfant, frère/sœur, demi-frère/demi-sœur) ne se produisent pas.
- 3) un individu ne se reproduit pas au sein de son groupe natal tant que son parent de sexe opposé est présent.
- 4) les femelles ne s'accouplent pas avec des mâles étrangers à leur groupe.

Si certains de nos résultats sont en accord avec ceux du Parc National de Ranomafana, des différences majeures sont observées.

Au sein de chaque groupe, le mâle résidant est un père potentiel pour la majorité des individus dont les mères sont connues (77%) et pour la majorité des individus dont les mères sont présumées (65%). Concernant ces derniers individus, les résultats sont probablement sous-estimés. En effet, pour les individus les plus âgés, tous les mâles testés ont été exclus. Au moment de la naissance de chacun d'eux, leur père respectif était peut-être le mâle résidant du groupe. Il est possible que lors de notre étude, certains de ces mâles aient disparu (mort ou émigration).

➤ *Comme à Ranomafana, le mâle résidant est un père potentiel de la majorité des individus immatures du groupe.*

A lalatsara, il semble que des accouplements entre individus directement apparentés puissent se produire. En effet, m74 est le fils de F72. Son seul père potentiel est le deuxième mâle adulte du groupe 7 (M72) (tableau I.2). Or M72 et F72 seraient tous 2 les enfants de F74 (tableau I.3). Ils seraient donc liés par une relation demi-frère/demi-sœur. La fragmentation forestière est probablement à l'origine d'une telle situation. En effet, lors de la conception de m74 en 2005, le groupe 7 était isolé sur la parcelle 4. La femelle F72 n'a donc eu le choix qu'entre 2 partenaires sexuels : son père M71 et son demi-frère M72. La survenue de tels accouplements peut expliquer le taux de consanguinité élevé au sein de la communauté.

Certaines femelles se sont reproduites au sein de leur groupe natal alors que leur père était encore présent (F72 en 2005 et 2006 ; F51 en 2005 et 2006 ; F82 en 2006). Concernant ces 2 dernières femelles, leur père respectif était le seul mâle résidant du groupe. Nous n'avons pu déterminer l'identité de leur partenaire sexuel respectif car aucun prélèvement n'a pu être réalisé sur les différents bébés. Néanmoins, 2 situations sont possibles : chacune de ces femelles s'est accouplée soit avec un mâle étranger, soit avec son propre père. Dans le cas de F82, les observations comportementales (*i.e.*, événements transitoires pendant la saison de reproduction) suggèrent qu'elle s'est accouplée ou du moins qu'elle a cherché à s'accoupler avec un mâle étranger.

Dans d'autres cas, les analyses génétiques ont clairement révélé que les femelles peuvent s'accoupler avec des mâles étrangers. Ainsi, concernant f45, fille de F42, tous les mâles testés comme pères potentiels ont été exclus (tableau I.3). Concernant f44, fille de F43, 7 des 17 mâles testés sont des pères potentiels (tableau I.3). Parmi eux, figurent le mâle immigrant récemment intégré dans le groupe 4 (M23) et 2 des mâles avec lesquels elle a été en contact lorsqu'elle a quitté son groupe transitoirement : M33 et M73. A ce stade, les résultats génétiques sont insuffisants pour conclure quant à la relation de parenté entre chacune des 2 femelles F42 et F43 et le mâle résidant M41. Néanmoins, le fait qu'aucune d'elle ne se soit reproduite avec lui suggère qu'il est leur père.

- *Des accouplements entre individus directement apparentés peuvent survenir.*
- *Une femelle peut se reproduire au sein de son groupe natal lorsque son père est encore présent.*
- *Les femelles peuvent s'accoupler avec des mâles étrangers à leur groupe.*

Des analyses complémentaires sont nécessaires pour affiner ces résultats. Néanmoins, il semble clair que les stratégies de reproduction des femelles et des mâles diffèrent d'un site à l'autre. La fragmentation forestière par la limitation spatiale qu'elle implique est probablement à l'origine de ces différences.

A Ranomafana, les accouplements entre individus directement apparentés ne se produisent pas. Les individus peuvent donc rester au sein de leur groupe et s'y reproduire si un individu de sexe opposé, sexuellement mature et non directement apparenté, est présent. Dans le cas contraire, ils devront disperser. La résidence au sein d'un groupe avec au moins un partenaire sexuel non apparenté constitue, pour chacun des 2 sexes, la meilleure stratégie pour assurer un succès reproducteur optimal. Nos résultats génétiques ont mis en évidence le même résultat à lalatsara. Une telle situation peut résulter de la formation d'un nouveau groupe, de l'immigration d'un nouvel individu au sein d'un groupe, ou d'une évolution particulière de la composition du groupe. Cependant, la fragmentation forestière limite le nombre de partenaires sexuels potentiels ainsi que la surface disponible pour l'établissement d'un nouveau domaine vital. De telles conditions peuvent restreindre les probabilités de cohabiter au sein d'un même groupe avec un individu non directement apparenté et expliquer ainsi la survenue d'accouplements entre individus directement apparentés. Face à de telles contraintes, les individus semblent avoir développé certaines stratégies de reproduction qui permettraient d'éviter une trop forte consanguinité. Ainsi, en quittant transitoirement leur groupe, les femelles peuvent s'accoupler avec des mâles étrangers et inciter l'immigration d'un nouveau mâle au sein de leur groupe. Les mâles quant à eux, s'ils restent solitaires ou qu'ils quittent transitoirement leur groupe, peuvent être des partenaires potentiels pour les femelles qui s'accouplent à l'extérieur de leur groupe. D'après les résultats génétiques, cette dernière stratégie est moins efficace que la résidence au sein d'un groupe. Il semble en effet que le choix d'une femelle se porte systématiquement sur le mâle résidant de son groupe dans la mesure où il ne lui est pas directement apparenté.

- *A lalatsara comme à Ranomafana, la meilleure stratégie pour assurer son succès reproducteur de façon optimale est de cohabiter au sein d'un groupe avec un individu de sexe opposé et non directement apparenté.*
- *Dans un habitat fragmenté, il semble que les individus développent des stratégies de reproduction particulières qui permettent de limiter le taux de consanguinité.*

L'ensemble de ces résultats explique la forte variabilité du système de reproduction selon le groupe et la saison de reproduction considérés. Les mâles reproducteurs peuvent faire partie du groupe ou non. Le système de reproduction semble dépendre de l'organisation sociale du groupe et des liens de parenté

des différents individus. Ainsi, lorsqu'une femelle et un mâle forment un groupe, le système de reproduction est de type monogame jusqu'à ce que le premier descendant femelle du couple reproducteur atteigne la maturité sexuelle. Le système reproducteur deviendrait alors de type polygynandre incluant le mâle résidant du groupe et un mâle étranger. Le système peut ensuite devenir polygyne si le mâle résidant est remplacé par un mâle immigrant. D'autres systèmes sont encore possibles si la composition en femelles est modifiée et dans la mesure où les accouplements entre individus directement apparentés peuvent survenir. A ce stade, les suivis démographique et génétique doivent continuer pour compléter ces premiers résultats.

# Conclusion

---

Contrairement au « pattern » général qui caractérise la plupart des mammifères (Greenwood, 1980) dont d'autres espèces de lémuriens (Kappeler *et al.*, 2002 ; Richard *et al.*, 2002 ; Radespiel *et al.*, 2003 ; Overdorff et Parga, 2007), les femelles et les mâles dispersent chez *Propithecus edwardsi*. En général, lorsqu'un tel « pattern » définit une espèce, les mâles parcourent de plus longues distances que les femelles (Lehmann et Perrin, 2003 ; Handley et Perrin, 2007), mais cela ne semble pas être le cas chez *Propithecus edwardsi* (Morelli *et al.*, 2009). Le fait que les dispersions ne concernent qu'un seul des 2 sexes ou que les mâles dispersent plus loin que les femelles permettrait d'éviter les accouplements entre individus apparentés (Moore et Ali, 1984). Cependant, l'éloignement spatial ne constitue pas le seul moyen d'éviter la consanguinité (Moore, 1992), la capacité à reconnaître des individus directement apparentés peut avoir le même effet (Koenig *et al.*, 1992). Chez *Propithecus edwardsi*, Morelli *et al.* (2009) ont suggéré que les individus utiliseraient des indices olfactifs pour éviter d'intégrer des groupes constitués d'individus potentiellement apparentés. A ce stade, des recherches concernant les mécanismes de reconnaissance sociale chez *Propithecus edwardsi* sont primordiales pour améliorer notre compréhension des stratégies de reproduction et en amont des processus de dispersion.

A Ialatsara, l'absence du fossa (*Cryptoprocta ferox*), seul prédateur connu de *Propithecus edwardsi*, a sans doute des implications sur l'évolution de la communauté d'une part en réduisant le taux de mortalité (chapitre 1), d'autre part en permettant des déplacements au sol fréquents. En effet, et malgré la faible connectivité spatiale, l'organisation des groupes et les mécanismes de dispersion à Ialatsara sont dans leur ensemble comparables à ceux du Parc National de Ranomafana (Wright, 1995 ; Pochron *et al.*, 2004 ; Morelli *et al.*, 2009). Cependant, quelques différences demeurent entre les 2 sites. Certaines d'entre elles sont peut-être imputables à la courte durée de notre étude comparativement à celles menées à Ranomafana, alors que d'autres résultent probablement de la fragmentation forestière. Seul un suivi à plus long terme nous permettrait de conclure. Si la discontinuité de l'habitat ne constitue pas une contrainte majeure, il semble que la perte d'habitat ait des conséquences dramatiques sur la dynamique des groupes. La limitation spatiale réduit en effet les possibilités d'issue favorable des dispersions du fait du nombre restreint de partenaires sexuels et des potentialités d'accueil limitées. Ainsi, concernant les femelles, il semble qu'à Ialatsara les dispersions ne soient pas systématiques dans les groupes contenant 3 femelles et qu'elles soient plus tardives qu'à Ranomafana. Ces résultats expliqueraient les différences d'effectif au sein des groupes entre les 2 sites et notamment le nombre de femelles adultes plus élevé à Ialatsara (chapitre 1). Par ailleurs, nous n'avons jamais observé d'immigration de la part des femelles. Concernant les mâles, certains restent solitaires après avoir quitté leur groupe d'origine. A ce stade, nous ne pouvons déterminer si une telle situation est provisoire ou définitive.

En résumé, il semble qu'à Ialatsara, les flux d'individus aient des incidences différentes selon le sexe. Concernant les femelles, les événements transitoires leur permettraient de s'accoupler avec des mâles non directement apparentés et/ou d'inciter les immigrations de mâles étrangers. Chez les mâles, ces événements répondraient à d'éventuelles opportunités d'accouplement et leur permettraient d'explorer leur environnement en vue d'une dispersion ultérieure.

Concernant les femelles, dominantes chez cette espèce, les dispersions permettraient de limiter la compétition d'ordre alimentaire et sexuel. Concernant les mâles, elles permettraient de réduire la compétition sexuelle. Quoi qu'il en soit et pour chacun des 2 sexes, les dispersions auraient pour motivation essentielle la reproduction.

Même si les résultats génétiques doivent être complétés, les premières analyses ont mis en évidence des différences majeures entre les 2 sites.

Contrairement à Ranomafana, il semble qu'à Ialatsara les accouplements entre individus directement apparentés puissent survenir. La limitation spatiale, en réduisant les possibilités d'accouplement entre individus non apparentés, pourrait expliquer les moindres exigences concernant le degré d'apparentement du partenaire sexuel. Le taux de consanguinité élevé au sein de la communauté (chapitre 1) résulterait de la survenue de tels accouplements.

Dans chacun des 2 sites, la résidence au sein d'un groupe avec un individu de sexe opposé et non directement apparenté est, pour les mâles comme pour les femelles, la meilleure stratégie pour assurer un succès reproducteur optimal. Cependant, face aux contraintes imposées par la fragmentation forestière, la survenue d'une telle situation peut être fortement compromise. A Ialatsara, les individus semblent avoir développé certaines stratégies de reproduction qui leur permettraient d'assurer leur succès reproducteur tout en limitant la consanguinité. Ainsi, en quittant transitoirement leur groupe, les femelles peuvent s'accoupler avec des mâles étrangers et inciter l'immigration d'un nouveau mâle au sein de leur groupe. Les mâles quant à eux, s'ils restent solitaires ou qu'ils quittent transitoirement leur groupe, peuvent être des partenaires potentiels pour les femelles qui s'accouplent à l'extérieur de leur groupe.

La forte variabilité du système de reproduction résulte de ces différentes stratégies. Le système de reproduction dépend de l'organisation sociale du groupe et des relations de parenté des différents individus, les mâles reproducteurs pouvant faire partie ou non du groupe.

Enfin, au sein d'un groupe, il semble que seule l'association de 2 femelles adultes liées par une relation mère-fille ou sœur-sœur puisse perdurer à long terme. Une telle association semble être recherchée (chapitre 4) et caractérise la plupart des groupes présents dans la station. Ces 2 femelles ont un statut particulier au sein du groupe (chapitre 3) et semblent pouvoir contrôler sa composition (chapitre 3 et 4).

## Références

---

- Albert S.C. and Altmann J. (1995). Balancing costs and opportunities : dispersal in male baboons. *The American Naturalist* 145(2): 279-306
- Baker A.J., Dietz J.M., and Kleiman D. G. (1993). Behavioural evidence for monopolization of paternity in multimale groups of golden lion tamarins. *Animal Behaviour* 46: 1159-1161
- Bailey C.A., Lei R., Brenneman R.A., and Louis E.L. (2008). Characterization of 21 microsatellite marker loci in the Milne-Edwards' Sifaka (*Propithecus edwardsi*). *Conservation Genetics*
- Borries C. (2000). Male dispersal and mating season influxes in hanuman langurs living in multi-male groups. In *Primate Males*, pp 146-158. Kappeler P.M. Ed. Cambridge University Press, Cambridge
- Brockman D.K. and Whitten P.L. (1996) Reproduction in free-ranging *Propithecus verreauxi*: estrus and the relationship between multiple partner matings and fertilizations. *American Journal of Physical Anthropology* 100: 57-69
- Brockman D.K., Whitten P.L., Richard A.F. and Schneider A. (1998). Reproduction in free-ranging male *Propithecus verreauxi*: The hormonal correlates of mating and aggression. *American Journal of Physical Anthropology* 105(2): 137-151
- Brockman D.K. (1999). Reproductive behavior of female *Propithecus verreauxi* at Beza Mahafaly, Madagascar. *International Journal of Primatology* 20: 375-398
- Brockman D.K. and Whitten P.L. (1999). Group transfer and male competition in *Propithecus verreauxi*: Insights into factors mediating male infanticide in a seasonally breeding primate. *American Journal of Physical Anthropology* (Suppl 28): 98
- Budnitz N. and Dainis K. (1975). *Lemur catta*: Ecology and behavior. In *Lemur Biology*, pp 219-235. Tattersall I. and Sussman R. W. Eds. New York Plenum Press, New York
- Cagneux P., Woodruff D.S. and Boesch C. (1997). Furtive mating by female chimpanzees. *Nature* 387: 327-328
- Cant M.A. and Reeve H.K. (2002) Female control of the distribution of paternity in cooperative breeders. *The American Naturalist* 160: 602-611
- Cheney D.L. (1983). Proximate and Ultimate factors related to the distribution of male migration. In *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*, pp 241-249. Hinde R.A. Ed. Oxford Press, Blackwell
- Chepko-Sade B.D. and Halpin T.Z. (1987). Mammalian dispersal patterns: the effects of social structure on population genetics. University of Chicago Press, Chicago
- Clutton-Brock T.H. and Harvey P.H. (1976). Evolutionary rules and primate societies. In *Growing Points in Ethology*, pp 195-237. Bateson P.G. and Hinde R.A. Eds. Cambridge University Press, Cambridge
- Clutton-Brock T.H., Harvey P.H. and Rudder B. (1977) Sexual dimorphism, sociometric sex ratio and body weight in primates. *Nature* 269: 797-800
- Clutton-Brock T.H. (1989a). Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 236: 339-372
- Clutton-Brock T.H. (1989b). Female transfer and inbreeding avoidance in social mammals. *Nature* 337: 70-72
- Clutton-Brock T.H. (1998). Reproductive skew, concessions and limited control. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 288-292
- Coltman D.W., Bancroft D.R., Robertson A., Smith J.A., Clutton-Brock T.H. and Pemberton J.M. (1999). Male reproductive success in a promiscuous mammal: behavioral estimates compared with genetic paternity. *Molecular Ecology* 8: 1199-1209

- Cords M. (2000). The number of males in guenon groups. In *Primate Males*, pp 84-96. Kappeler P.M. Ed. Cambridge University Press, Cambridge
- Cords M. (2002). Friendship among adult female blue monkeys (*Cercopithecus mitis*). *Behaviour* 139(2-3): 291-314
- Dammhahn M. and Kappeler P.M. (2005). Social system of *Microcebus berthae*, the world's smallest primate. *International Journal of Primatology* 26(2): 407-435
- Deghan A. (2003). The behavior of extinction : Predicting the incidence and local extinction of lemurs in fragmented habitats of southeastern Madagascar. Doctoral dissertation. University of Chicago, Chicago IL
- Dewar R.E. and Richard A.F. (2007). Evolution in the hypervariable environment of Madagascar. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. USA 104: 13723-13727
- Digby L. (1999). Sexual behavior and extragroup copulations in a wild population of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatologica* 70: 136-145
- Eberle M. and Kappeler P.M. (2004). Selected polyandry: female choice and inter-sexual conflict in a small nocturnal solitary primate (*Microcebus murinus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57: 91-100
- Eng A.L., Funk S.M., van Horn R.C., Scribner K.T., Bruford M.W., Libants S., Szykman M., Smale L., Holekamp K.E. (2002). Reproductive skew among males in a female-dominated mammalian society. *Behavioral Ecology* 13: 193-200
- Erhart E.M. and Overdorff D.J. (2008). Rates of agonism by diurnal lemuroids: implications for female social relationships. *International Journal of Primatology* 29(5): 1227-1247
- Fedigan L.M., Fedigan L., Gouzoules S., Gouzoules H. and Koyama N. (1986). Lifetime reproductive success in female Japanese macaques. *Folia Primatologica* 47(2-3): 143-157
- Fedigan L.M. and Jack K.M. (2004). The demographic and reproductive context of male replacements in *Cebus capucinus*. *Behaviour* 141(6): 755-775
- Gachot-Neveu H. and Menard N. (2004). Gene flow: dispersal patterns and social organization. In *Macaque Societies: a model for the study of social organization*, pp 117-131. Thierry B., Singh M. and Kaumanns W. Eds. Cambridge University Press, New York
- Gaines M.S. and McLenaghan J.R. (1980). Dispersal in small mammals. *Annual review of ecology and systematic* 11: 163-196
- Goldizen A.W. and Terborgh J. (1989). Demography and dispersal patterns of a tamarin population: Possible causes of delayed breeding. *The American Naturalist* 134(2): 208-224
- Greenwood P.J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behavior* 28: 1140-1162
- Greenwood P.J. and Harvey P.H. (1982). The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 1-21
- Handley L.J.L. and Perrin N. (2007). Advances in our understanding of mammalian sex-biased dispersal. *Molecular Ecology* 16(8): 1559-1578
- Harvey P.H., Kavanagh M. and Clutton-Brock T.H. (1978) Sexual dimorphism in primate teeth. *Journal of Zoology* 186: 475-485
- Hemingway C.A. (1995). Feeding and reproductive strategies of the Milne-Edwards' sifaka, *Propithecus diadema edwardsi*. Doctoral dissertation, Duke University, Durham NC
- Henzi S.P. and Lawes M. (1988). Strategic responses of male samango monkeys (*Cercopithecus mitis*) to a decline in the number of receptive females. *International Journal of Primatology* 9: 479-495

- Heymann E.W. (2000). The number of males in callitrichine groups and its implications for callitrichine social evolution. In *Primate Males*, pp 64-71. Kappeler P.M. Ed. Cambridge University Press, Cambridge
- Holekamp K.E. (1986). Proximal causes of natal dispersal in Belding's ground squirrels (*Spermophilus belding*). Doctoral dissertation. University of California, Berkeley
- Holekamp K.E. and Sherman P.W. (1989). Why male ground squirrels disperse. *American Scientist* 77: 232-239
- Howard W.E. (1960). Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *American Midland Naturalist* 63: 152-161
- Irwin M.T. (2006). Ecologically Enigmatic Lemurs : The Sifaka of the Eastern Forests (*Propithecus candidus*, *P. diadema*, *P. edwardsi*, *P. perrieri*, and *P. tattersalli*). In *Lemurs*, pp 305-326. New York Springer
- Irwin M.T. (2007). Living in forest fragments reduces group cohesion in diademed sifakas (*Propithecus diadema*) in eastern Madagascar by reducing food patch size. *American Journal of Primatology* 69(4): 434-447
- Isbell L.A., Cheney D.L. and Seyfarth R.M (1993). Are immigrant vervet monkeys, *Cercopithecus aethiops*, at greater risk of mortality than residents? *Animal Behaviour* 45(4): 729-734
- Isbell L.A. and van Vuren D. (1996). Differential costs of locational and social dispersal and their consequences for female group-living primates. *Behaviour* 133: 1-36
- Johnstone R.A. (2000). Models of reproductive skew: a review and synthesis. *Ethology* 106: 5-26
- Jolly A. (1966) Lemur behavior. University of Chicago Press, Chicago
- Kappeler P.M. (1993). Female dominance in Primates and other mammals. In *Perspectives in ethology, vol 10. Behaviour and evolution*, pp 143-158. Bateson P.P.G., Klopfer P.H. and Thompson N.S. Eds. Plenum, New York
- Kappeler P.M. (2000) Causes and consequences of unusual sex ratios among lemurs. In *Primate males: causes and consequences of variation in group composition*, pp 55-63. Kappeler P.M. Ed. Cambridge University Press, Cambridge
- Kappeler P.M. and van Schaik C.P. (2002). Evolution of Primate Social Systems. *International Journal of Primatology* 23(4): 707-739
- Kappeler P.M., Wimmer B., Zinner D. and Tautz D. (2002). The hidden matrilineal structure of a solitary lemur: Implications for primate social evolution. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 269(1502): 1755-1763
- Kappeler P.M. and Schäffler L. (2007). The lemur syndrome unresolved: extreme male reproductive skew in sifakas (*Propithecus verreauxi*), a sexually monomorphic primate with female dominance. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62: 1007-1015
- Karpanty S.M. and Wright P.C. (2007). Predation on lemur in the rainforest of Madagascar by multiple predator species: observations and experiments. In *Primate anti-predator strategies*, pp 77-99. Gursky S.L. and Nekaris K.A.I. Eds. New York Springer
- Koenig W.D., Pitelka F.A., Carmen W.J., Mumme R.L. and Stanback M.T. (1992). The evolution of delayed dispersal in cooperative breeders. *The Quarterly Review of Biology* 67: 111-150
- Kokko H. and Ekman J. (2002). Delayed dispersal as a route to breeding: territorial inheritance, safe havens, and ecological constraints. *The American Naturalist* 160: 468-484
- Kutsukake N., Nunn C.L. (2006) Comparative tests of reproductive skew in male primates: the roles of demographic factors and incomplete control. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60: 695-706
- Launhardt K., Borries C., Hardt C., Epplen J. and Winkler P. (2001). Paternity analysis of alternative reproductive routes among the langurs (*Semnopithecus entellus*) of Ramnagar. *Animal Behaviour* 61: 53-64

- Lawler R.R., Richard A.F. and Riley M.A. (2003). Genetic population structure of the white sifaka (*Propithecus verreauxi verreauxi*) at Beza Mahafaly Special Reserve, southwest Madagascar (1992-2001). *Molecular Ecology* 12: 2307-2317
- Lehmann L. and Perrin N. (2003). Inbreeding avoidance through kin recognition: Choosy females boost male dispersal. *The American Naturalist* 162(5): 638-652
- Lewis R.J. (2004). Sources of variation in male-female relationships: Power, conflict, and cooperation. Doctoral dissertation, Duke University, Durham NC
- Lewis R.J. (2008). Social Influences on Group Membership in *Propithecus verreauxi verreauxi*. *International Journal of Primatology* 29: 1249-1270
- Lidicker W.Z. and Patton J.L. (1987). Patterns of dispersal and genetic structure in population of small rodents. In *Mammalian dispersal patterns: the effects of social structure on population genetics*, pp 144-161. Chepko-Sade B.D. and Halpin Z.T. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Manson J.H. (1993). Sons of low-ranking female rhesus macaques can attain high dominance rank in their natal groups. *Primates* 34(3): 285-288
- Martin R.D., Dixon A.F. and Wickins E.J. (1992). Paternity in Primates: Genetic Tests and Theories. Karger Press, New York
- Mayor M. and Lehman S.M. (1999). Conservation of Perrier's sifaka (*Propithecus diadema perrieri*) in Analamera Special Reserve, Madagascar. *Lemur News* 4: 21-23
- Mech L.D. (1987). Age, season, distance direction and social aspects of wolf dispersal of Minnesota pack. In *Mammalian dispersal patterns: the effects of social structure on population genetics*, pp 55-74. Chepko-Sade B.D. and Halpin Z.T. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Melnik L.D. and Pearl M.C. (1987). Cercopithecines in multimale groups: genetic diversity and population structure. In *Primates Societies*, pp 121-134. Smuts B.B., Cheney D.L., Seyfarth R.M., Wrangham R.W. and Struhsaker T.T. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Meyers D.M. (1993). Conservation status of the golden-crowned sifaka, *Propithecus tattersalli*. *Lemur News* 1(1): 6-8
- Moore J. (1984). Female transfer in primates. *International Journal of Primatology* 5: 537-589
- Moore J. and Ali R. (1984). Are dispersal and inbreeding avoidance related? *Animal Behavior* 32: 94-112
- Moore J. (1992). Dispersal, nepotism and primate social behavior. *International Journal of Primatology* 13: 361-378
- Moore J. (1993). Inbreeding and outbreeding in primates : what's wrong with "the dispersing sex" ? In *The natural history of inbreeding and outbreeding : theoretical and empirical perspectives*, pp 392-426. Thornhill N.W. Ed. University of Chicago Press, Chicago IL
- Morelli T.L., King S.J., Pochron S.T. and Wright P.C. (2009). The rules of disengagement: takeovers, infanticide, and dispersal in a rainforest lemur, *Propithecus edwardsi*. *Behaviour* 146(4-5): 499-523
- Morin P.A., Moore J.J., Chakraborty R., Jin L. Goodall J. and Woodruff D.S. (1994). Kin selection, social structure, gene flow, and the evolution of chimpanzees. *Science* 265: 1193-1201
- Nunes S., Ha C.T., Garrett P.J., Mueke E., Smale L. and Holekamp K.E. (1998). Body fat and time of year interact to mediate dispersal behavior in ground squirrels. *Animal Behaviour* 55: 605-614
- Nunn C.L. (1999a) The number of males in primate social groups: a comparative test of the socioecological model. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46: 1-13
- Nunn C.L. (1999b). The evolution of exaggerated sexual swellings in primates and the graded signal hypothesis. *Animal Behaviour* 58: 229-246

- Olupot W. and Waser P.M. (2001). Correlates of intergroup transfer in male grey-cheeked mangabeys. *International Journal of Primatology* 22(2): 169-187
- Ostner J. and Kappeler P.M. (2004) Male life history and the unusual adult sex ratios of redfronted lemur (*Eulemur fulvus rufus*) groups. *Animal Behaviour* 67: 249-259
- Overdorff D.J. (1996). Ecological correlates to social structure in two lemur species in Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology* 100(4): 487-506
- Overdorff D. and Parga J. (2007). The new era of primate socioecology: ecology and intersexual conflict. In *Primates in perspective*, pp 466-482. Campbell C.J., Fuentes A., MacKinnon K.C., Panger M. and Bearder S.K. Eds. Oxford University Press, New York
- Packer C. (1979). Inter-troop transfer and inbreeding avoidance in *Papio anubis*. *Animal Behaviour* 27: 1-36
- Paul A., Kuester J., Timme A. and Arnemann J. (1993). The association between rank, mating effort, and reproductive success in male Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Primates* 34: 491- 502
- Paul A. and Kuester J. (1996). Differential reproduction in male and female Barbary macaques. In *Evolution and Ecology of macaque societies*, pp 293-317. Lindburg J.E. Ed. Cambridge University Press, New York
- Pereira M.E. and Leigh S.R. (2003). Modes of primate development. In *Primate life histories and socioecology*, pp 149-176. Kappeler P.M. and Pereira M.E. Eds. Chicago University Press, Chicago
- Pochron S.T. and Wright P.C. (2003). Variability in adult group compositions of a prosimian primate. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54: 285-293
- Pochron S.T., Tucker W.T. and Wright P.C. (2004). Demography, life history, and social structure in *Propithecus diadema edwardsi* from 1986-2000 in Ranomafana National Park, Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology* 125: 61-72
- Pochron S.T., Morelli T.L., Scirbona J. and Wright P.C. (2005a). Sex differences in scent marking in *Propithecus edwardsi* of Ranomafana National Park, Madagascar. *American Journal of Primatology* 66: 97-110
- Pochron S.T., Morelli T.L., Terranova P., Scirbona J., Cohen J., Kunapareddy G., Rakotonirina G., Ratsimbazafy R., Rakotosoa R. and Wright P. C. (2005b). Patterns of male scent-marking in *Propithecus edwardsi* of Ranomafana National Park, Madagascar. *American Journal of Primatology* 65: 103-115
- Pope T.R. (1990). The reproductive consequences of male cooperation in the red howler monkey: paternity exclusion in multi-male and single-male troops using genetic markers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27: 439-446
- Powzyk J. (1997). The socio-ecology of two sympatric indrids, *Propithecus diadema diadema* and *Indri Indri*: a comparison of feeding strategies and their possible repercussion on species-specific behaviors. Doctoral dissertation. Duke University, Durham NC
- Pusey A.E. (1980). Inbreeding avoidance in chimpanzees. *Animal Behavior* 28: 543-582
- Pusey A.E. (1987). Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. *Trends in Ecology and Evolution* 2(10): 295-299
- Pusey A.E. and Packer C. (1987). Dispersal and philopatry. In *Primate Societies*, pp 250-266. Smuts B.B, Cheney D.L., Seyfarth R.M., Wrangham R.W. and Struhsaker T.T. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Pusey A.E., Oehlert G.W., Williams J.M. and Goodall J. (2005). Influence of ecological and social factors on body mass of wild chimpanzees. *International Journal of Primatology* 26(1): 3-31
- Radespiel U., Sarikaya Z., Zimmermann E. and Bruford M.W. (2001). Sociogenetic structure in a free-living nocturnal primate population: Sex-specific differences in the grey mouse lemur (*Microcebus murinus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50(6): 493-502

- Radespiel U., Lutermann H., Schmelting B., Bruford M.W. and Zimmermann E. (2003). Patterns and dynamics of sex-biased dispersal in a nocturnal primate, the grey mouse lemur, *Microcebus murinus*. *Animal Behaviour* 65(4): 709-719
- Reeve H.K., Emlen S.T. and Keller L. (1998) Reproductive sharing in animal societies: reproductive incentives or incomplete control by dominant breeders? *Behavioral Ecology* 9:267-278
- Richard A.F. (1985). Social boundaries in a Malagasy prosimian, the sifaka (*Propithecus verreauxi*). *International Journal of Primatology* 6: 553-568
- Richard A.F. (1987). Malagasy prosimians: female dominance. In *Primate societies*, pp 25-33. Smuts B.B., Cheney D.L., Seyfarth R.M., Wrangham R.W. and Struhsaker T.T. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Richard A.F. and Nicoll M.E. (1987). Female social dominance and basal metabolism in a Malagasy primate, *Propithecus verreauxi*. *American Journal of Primatology* 12: 309-314
- Richard A.F. and Rakotomanga P. (1989). Demography and social organization of *Propithecus verreauxi*. *American Journal of Physical Anthropology* 78(2): 289
- Richard A.F. (1992) Aggressive competition between males, female-controlled polygyny and sexual monomorphism in a Malagasy primate, *Propithecus verreauxi*. *Journal of Human Evolution* 22: 395-406
- Richard A.F., Rakotomanga P. and Schwartz M. (1993). Dispersal by *Propithecus verreauxi* at Beza Mahafaly, Madagascar : 1984-1991. *American Journal of Primatology* 30: 1-20
- Richard A.F., Dewar R.E., Schwartz M. and Ratsirarson J. (2002). Life in the slow lane? Demography and life histories of male and female sifaka (*Propithecus verreauxi verreauxi*). *Journal of Zoology* 256(4): 421-436
- Rood J.P. (1987). Dispersal and intergroup transfer in the dwarf mongoose. In *Mammalian dispersal patterns: the effects of social structure on population genetics*, pp 85-103. Chepko-Sade B.D. and Halpin Z.T. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Setchell J.M. (2003). The evolution of alternative reproductive morphs in male primates. In *Sexual selection and reproductive competition in primates: new perspectives and directions*, pp 413-436. Jones C.B. Ed. American Society of Primatologists, Norman OK
- Shields W.M. (1987). Dispersal and mating systems: Investigating their causal connections. In *Mammalian dispersal patterns: the effects of social structure on population genetics*, pp 3-26. Chepko-Sade B.D. and Halpin Z.T. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Shields W.M. (1988). Sex and adaptation. In *The evolution of sex: an examination of current ideas*, pp 253-269. Michod R.E. and Levin B.R. Eds. Sunderland, Massachusetts, Sinauer
- Smale L., Nunes S. and Holekamp K.E. (1997). Sexually dimorphic dispersal in mammals: patterns, causes, and consequences. *Advances in the Study of Behavior* 26: 181-250
- Solomon N.G. (2003). A reexamination of factors influencing philopatry in rodents. *Journal of Mammalogy* 84: 1182-1197
- Soltis J. (2004). Mating systems. In *Macaque Societies: a model for the study of social organization*, pp 135-151. Thierry B., Singh M. and Kaumanns W. Eds. Cambridge University Press, New York
- Sommer V. and Reichard U. (2000). Rethinking monogamy: The gibbon case. In *Primate Males*, pp 159-168. Kappeler P.M. Ed. University of Cambridge Press, Cambridge
- Steenbeek R., Sterck E.H.M., de Vries H. and van Hooff J.A.R.A.M. (2000). Costs and benefits of the one-male, age-graded and all-male phases in wild Thomas's langur groups. In *Primate Males*, pp 130-145. Kappeler P.M. Ed. University of Cambridge Press, Cambridge
- Strand M., Proela T., Liskay R. and Petes Z. (1994). Destabilization of tracts of simple repetitive DNA in yeast by mutations affecting DNA mismatch repair. *Nature* 365: 274-276

- Strier K.B. (1994). Myth of the typical primate. *American Journal of Physical Anthropology* 37: 233-271
- Strier K.B. and Ziegler T.E. (2000). Lack of pubertal influences on female dispersal in muriqui monkeys, *Brachyteles arachnoides*. *Animal Behaviour* 59(4): 849-860
- Struhsaker T.T. (2000). Variation in adult sex ratios of red colobus monkey social groups: Implications for interspecific comparisons. In *Primate Males*, pp 108–119. Kappeler P.M. Ed. University of Cambridge Press, Cambridge
- Takahata Y., Huffman M.A., Suzuki S., Koyama N. and Yamagiwa J. (1999). Why dominants do not consistently attain high mating and reproductive success: A review of longitudinal Japanese macaque studies. *Primates* 40(1): 143-158
- Tautz D. and Schlötterer C. (1994). Simple sequences. *Current Opinion in Genetics and Development* 4 :832-837
- van Noordwijk M.A. and van Schaik C.P. (2000). Reproductive patterns in eutherian mammals: Adaptations against infanticide? In *Infanticide by Males and Its Implications*, pp 322–360. van Schaik, C.P. and Janson C.H. Eds. Cambridge University Press, Cambridge
- van Schaik C.P. and Hörstermann M. (1994). Predation risk and the number of adult males in a primate group: a comparative test. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 35: 261-272
- van Schaik C.P. and Kappeler P.M. (1997). Infanticide risk and the evolution of male-female association in primates. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 264(1388): 1687-1694
- van Schaik C.P., van Noordwijk M.A. and Nunn C.L. (1999). Sex and social evolution in primates. In *Comparative Primate Socio-ecology*, pp 204-240. Lee P.C. Ed. Cambridge University Press, Cambridge
- Vehrencamp S.L. (1983). A model for the evolution of despotic versus egalitarian societies. *Animal Behaviour* 31: 667-682
- Vick L.G. and Pereira M.E. (1989) Episodic targeting aggression and the histories of lemur social groups. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 25: 3-12
- Waser P. and Jones W.T. (1983). Natal philopatry among solitary mammals. *Quarterly Review of Biology* 58: 355-390
- Waser P.M. (1988). Resources, philopatry and social interactions among mammals. In *The ecology of social behavior*, pp 109-130. Slobokchikoff C.N. Eds. New York Academic Press, New York
- Wimmer B., Kappeler P.M. (2002). The effects of sexual selection and life history on the genetic structure of redfronted lemur (*Eulemur fulvus rufus*) groups. *Animal Behaviour* 64(4): 557-568
- Wood J.W., Smouse P.E. and Long J.C. (1985). Sex-specific dispersal patterns in two human populations of highland New Guinea. *The American Naturalist* 125: 747-768
- Woolfenden G. and Fitzpatrick J. (1984). The Florida Scrub Jay : demography of a cooperative breeding bird. Princeton University Press, Princeton NJ
- Wright P.C. (1987). Diet and ranging patterns in *Propithecus diadema edwardsi*. *American Journal of Physical Anthropology* 72: 271
- Wright P.C. (1995). Demography and life history of free-ranging *Propithecus diadema edwardsi* in Ranomafana National Park, Madagascar. *International Journal of Primatology* 16: 835-854
- Wright P.C. (1998). Impact of predation risk on the behaviour of *Propithecus diadema edwardsi* in the rain forest of Madagascar. *Behaviour* 135: 483-512
- Wright P.C. (1999). Lemur traits and Madagascar ecology: Coping with an island environment. *Yearbook of Physical Anthropology* 42: 31-72

Zinner D.P., Schwibbe M.H. and Kaumanns W. (1994). Cycle synchrony and probability of conception in female hamadryas baboons, *Papio hamadryas*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 35: 175-184

Zinner D.P. and Deschner T. (2000). Sexual swellings in female Hamadryas baboons after male take-overs: "deceptive" swellings as a possible female counter-strategy against infanticide. *American Journal of Primatology* 52: 157-168

## **Chapitre 3**

---

*Structure sociale au sein du groupe : caractérisation des relations de dominance et des liens d'affinité*



# Introduction

---

Le système social repose sur 3 composantes distinctes bien qu'interdépendantes : l'organisation sociale, le système de reproduction et la structure sociale (Struhsaker, 1969 ; Rowell, 1979, 1993). Dans les chapitres 1 et 2, nous avons précisé l'organisation sociale et le système de reproduction des différents groupes de propitèques de la station forestière de Jalatsara. Le présent chapitre concerne la troisième composante du système social : la structure sociale. Elle fait référence aux « patterns » d'interactions sociales et aux relations interindividuelles qui en résultent (Kappeler et van Schaik, 2002). Analyser la structure sociale d'un groupe permet de préciser le fonctionnement de cette unité sociale.

## ***Les relations sociales interindividuelles***

Au sein du groupe, les relations entre les individus reflètent les stratégies comportementales sélectionnées au cours de l'évolution pour optimiser leurs valeurs adaptatives (van Schaik, 1989). Les interactions interindividuelles permettent de caractériser les relations sociales au sein d'une dyade. Les caractéristiques de l'ensemble des relations dyadiques peuvent ensuite être utilisées pour déterminer la structure sociale du groupe (Hinde, 1976). Les relations sociales interindividuelles dépendent du sexe des individus et peuvent différer par leur nature, leur fréquence et l'intensité des interactions affiliatives et agonistiques (de Waal, 1986, 1989). Selon plusieurs auteurs les relations inter-femelles seraient largement influencées par la compétition alimentaire (Sterck *et al.*, 1997 ; Koenig, 2002). Une telle compétition peut se manifester au sein d'un même groupe ou entre groupes différents et dépend principalement de la distribution des ressources (van Schaik, 1989). Ainsi, lorsque cette distribution est hétérogène, les femelles seraient organisées selon une hiérarchie de dominance claire et formeraient des coalitions pour défendre l'accès aux ressources (Wrangham, 1980). A l'inverse, les relations de dominance seraient moins marquées lorsque les ressources sont distribuées de façon homogène. Concernant les mâles, les relations interindividuelles au sein même du groupe et entre les groupes sont très variables selon l'espèce considérée (Kappeler, 1999a) et seraient principalement influencées par la distribution des femelles. Comme la fertilisation d'une femelle ne peut être partagée par plusieurs mâles, leurs relations sont en général basées sur une forte compétition, une intolérance et une hiérarchie de dominance claire (Cowlshaw et Dunbar, 1991 ; van Hooff et van Schaik, 1994 ; van Hooff, 2000). De ce fait, les interactions agonistiques sont communes chez les mâles, alors que les comportements affiliatifs sont surtout observés dans les groupes ne contenant que des mâles (van Hooff et van Schaik, 1992 ; Plavcan et van Schaik, 1992). Enfin, les relations mâle-femelle sont principalement influencées par la sélection sexuelle (Smuts, 1987a ; Smuts et Smuts, 1993 ; van Schaik, 1996). Chez les Primates, les relations intersexuelles sont très variables parmi les espèces et au sein même d'une espèce. Elles sont entre autres influencées par la durée de résidence d'un mâle au sein du groupe, son rang de dominance, sa probabilité de paternité, le risque d'infanticide et le degré de dimorphisme sexuel (Takahata, 1982 ; van Noordwijk et van Schaik, 1988 ; Hamilton et Bulger, 1992 ; Manson, 1994 ; Sicotte, 1994 ; Weingrill, 2000).

Les espèces de lémuriniens qui vivent en groupes sociaux présentent des caractéristiques qui les différencient des autres Primates (*i.e.*, peu de femelles par groupe, sex ratio équilibrée, dispersions des 2 sexes, reproduction saisonnière, absence ou quasi absence de différence de taille entre mâles et femelles, liens affiliatifs forts entre un mâle et une femelle, dominance et/ou priorité alimentaire des femelles) (Kappeler et Ganzhorn, 1993 ; Kappeler, 1997, 1999 ; Jolly, 1998). Certaines de ces particularités peuvent avoir des implications majeures sur la structure sociale du groupe, notamment la dominance des femelles et le type de relation existant au sein d'un couple ou entre 2 individus de même sexe.

### **La dominance des femelles**

La dominance des femelles est définie comme la capacité des femelles à susciter régulièrement des comportements de soumission de la part des mâles au cours d'interactions agonistiques dyadiques (Kappeler, 1990 ; Pereira *et al.*, 1990 ; Radespiel et Zimmerman, 2001). Cette caractéristique est rare chez les mammifères et notamment chez les Primates (Ralls, 1976 ; Jolly, 1984 ; Smuts, 1987b ; Pereira *et al.*, 1990). Elle est cependant commune chez les Primates strepsirrhiniens malgaches et a longtemps été considérée comme une constante de leur structure sociale. Ainsi, les femelles sont dominantes chez le lémur catta (*Lemur catta*) (Jolly, 1966), le propithèque de Verreaux (*Propithecus verreauxi verreauxi*) (Richard, 1978), l'indri (*Indri indri*) (Pollock, 1979), le lémurien à fourche orientale (*Phaner furcifer*) (Charles-Dominique et Petter, 1980), le petit microcèbe (*Microcebus murinus*) (Perret, 1982), le vari noir et blanc (*Varecia variegata*) (Kaufman, 1991), le lémur noir (*Eulemur macaco macaco*) (Fornasieri *et al.*, 1993), le propithèque de Tattersall (*Propithecus tattersalli*) (Meyers, 1993), le petit hapalémur (*Hapalemur griseus griseus*) (Grassi, 2001), et le lémur noir aux yeux bleu turquoise (*Eulemur macaco flavifrons*) (Digby et Kahlenberg, 2002). Néanmoins, la dominance des femelles ne caractérise pas toutes les espèces de lémuriens. Par exemple, elle n'existe pas ni chez le lémur couronné (*Eulemur coronatus*) (Pereira *et al.*, 1990), ni chez plusieurs sous-espèces de lémur brun (*Eulemur fulvus sanfordi* : Freed, 1996 ; *Eulemur fulvus rufus* : Overdorff, 1998 ; *Eulemur fulvus fulvus* : Rasmussen, 1999) ni chez le lémur à collier blanc (*Eulemur albocollaris* : Johnson, 2002). La dominance des femelles peut présenter différentes formes allant d'une simple priorité alimentaire à une dominance avérée dans tous les contextes comportementaux (Radespiel et Zimmerman, 2001). Selon les cas, les pressions de sélection sont variables. En effet, certains paramètres peuvent différer au niveau individuel (*e.g.*, choix du partenaire sexuel) ou à l'échelle du groupe social (*e.g.*, formation, composition, déplacement) (Pereira et Kappeler, 1997 ; Pereira *et al.*, 1999). Quelle que soit sa forme, la signification de la dominance des femelles chez les lémuriens fait encore aujourd'hui débat (Radespiel et Zimmerman, 2001). Ni le passé évolutif, ni les contraintes énergétiques ne permettent de l'expliquer de façon satisfaisante. Certaines espèces proches génétiquement ne partagent pas cette caractéristique. Ainsi, chez *Eulemur macaco*, les femelles sont dominantes (Fornasieri *et al.*, 1993 ; Digby et Kahlenberg, 2002) alors que la structure sociale chez *Eulemur fulvus* semble reposer sur un mâle central (Freed, 1996 ; Overdorff, 1998 ; Rasmussen, 1999 ; Johnson, 2002). Les conditions écologiques, et notamment la disponibilité des ressources alimentaires, ne suffisent pas non plus à expliquer l'émergence de la dominance des femelles. Certaines espèces occupent en effet les régions semi-arides du sud de Madagascar (*Lemur catta*, *Propithecus verreauxi*) caractérisées par des changements drastiques quant à la disponibilité des ressources, alors que d'autres (*Eulemur macaco*, *Propithecus edwardsi*, *Indri indri*) occupent le centre et le nord de l'île où les variations saisonnières concernant les ressources sont moins marquées. Certains auteurs ont suggéré que la dominance des femelles serait déterminée par d'importantes contraintes énergétiques liées à la reproduction (Jolly, 1984 ; Young *et al.*, 1990 ; Wright, 1999). En milieu naturel, l'énergie disponible dépend directement des fluctuations saisonnières des ressources alimentaires qui peuvent être insuffisantes pour satisfaire les besoins de l'organisme lors du développement de l'embryon et du nouveau-né. Cette hypothèse a cependant été contestée par plusieurs auteurs. Ainsi, Kappeler (1996) a montré, chez des femelles maintenues en captivité, que les contraintes énergétiques ne sont pas moindres chez les espèces qui ne présentent pas de dominance des femelles. Tilden et Oftedal (1997) et von Engelhardt *et al.* (2000) n'ont d'ailleurs mis en évidence aucun argument quant à la nécessité d'un investissement énergétique plus important durant la reproduction chez les lémuriens : le taux de croissance de l'embryon n'est pas supérieur à celui des autres espèces de Primates strepsirrhiniens et le lait n'est ni plus riche ni plus abondant. Finalement, Sauther (1992) n'a observé aucune différence intersexuelle concernant le « budget activité » et la durée de fourragement chez *Lemur catta*. Ainsi, bien que la structure sociale de nombreuses espèces de Primates strepsirrhiniens repose sur la dominance des femelles, aucune explication satisfaisante, quant aux causes et conséquences qu'elle

implique, n'a été proposée à ce jour. Quoi qu'il en soit, cette caractéristique reste une composante fondamentale du système social des espèces concernées qui influe inévitablement sur les relations interindividuelles.

Au sein du genre *Propithecus*, les groupes sociaux sont structurés selon une hiérarchie de dominance relativement stable (Meyers, 1993 ; Hemingway, 1995) mais les « patterns » de dominance varient d'un groupe à l'autre. Les relations de dominance sont difficiles à caractériser du fait du faible taux d'agression et de la variabilité de la composition des groupes (Overdorff et Erhart, 2005). Cependant, même si dans certaines circonstances, l'évidence est moins claire que chez d'autres espèces (e.g., *Lemur catta*), la structure du groupe reposerait sur la dominance des femelles (Pochron *et al.*, 2003).

### **Le « pouvoir » des femelles : notions de dominance et d'influence**

Pour caractériser la dominance des femelles, la plupart des auteurs ne se basent que sur les relations agonistiques interindividuelles. Cependant, le concept de dominance tel qu'il est couramment défini est problématique. Et plutôt que de parler de dominance seule, Lewis (2002) propose le terme de « pouvoir des femelles ». Ce concept fait référence à une relation dyadique asymétrique basée sur 2 notions distinctes : la dominance et l'influence. La dominance implique l'utilisation de la force alors que l'influence ne dépend pas des comportements agonistiques (Lewis, 2002). Dans la présente étude, nous avons cherché à mettre en évidence ces 2 aspects en déterminant d'une part les relations de dominance à partir des comportements agonistiques et en précisant d'autre part l'influence particulière de la femelle dominante sur les autres membres du groupe.

### **Les liens affiliatifs interindividuels**

En plus des relations de dominance, la structure sociale est fortement influencée par les liens affiliatifs interindividuels. Plusieurs espèces de lémuriens sont caractérisées par des liens de couple privilégiés au sein de groupes multimâles-multifemelles (Kappeler et Ganzhorn, 1993 ; van Schaik et Kappeler, 1993 ; Kappeler 1997, 1999b). De tels liens se retrouvent aussi chez certains Primates haplorhiniens comme les babouins (Smuts, 1985) et les macaques (Manson, 1994). Concernant ces espèces, il semblerait que chacun des 2 sexes aurait intérêt à entretenir une telle relation du fait des avantages donc chacun bénéficierait. Ainsi, le mâle protégerait la femelle d'éventuelles agressions initiées par d'autres membres du groupe, participerait aux soins des jeunes (Wright, 1984 ; Smuts, 1985) et détecterait les prédateurs (Dunbar 1988) permettant ainsi à la femelle d'optimiser sa prise alimentaire. En contrepartie, la femelle engagerait la majorité des toilettes (Smuts, 1985 ; Kappeler, 1993 ; Noë et Hammerstein, 1994 ; Palombit *et al.*, 1997 ; Koenig, 1998). L'hypothèse des avantages réciproques peut aussi expliquer l'établissement d'une relation de couple privilégiée chez les lémuriens. Néanmoins, van Schaik et Kappeler (1993) ont proposé une autre hypothèse pour certaines espèces du genre *Eulemur* et *Varecia* : le mâle pourrait protéger la femelle et son jeune d'éventuelles tentatives d'infanticide de la part de mâles étrangers. Cette hypothèse n'a pourtant de sens que si le mâle est certain de sa propre paternité, autrement dit, si la relation privilégiée entre le mâle et la femelle est associée à un système de reproduction monogame. Or si la grande majorité des Primates monogames développe des liens sociaux privilégiés au sein de leur couple, l'inverse ne se vérifie pas forcément (Overdorff, 1998).

### **La cohésion sociale chez les propithèques**

Au sein du genre *Propithecus*, la variabilité de la composition des groupes a été mise en évidence dès les premières études menées par Petter *et al.* (1977). Cependant, d'après ces mêmes auteurs, la structure ancestrale des groupes de propithèques était basée sur un système monogame, les groupes contenant un couple d'adultes et 2 ou 3 jeunes d'âges différents. Dans une telle configuration, le mâle et la femelle devaient effectivement entretenir des liens sociaux privilégiés. Selon Petter *et al.* (1977), les groupes de taille plus importante résulteraient de l'agrégation de plusieurs familles probablement en réponse aux

perturbations de l'habitat. Quoi qu'il en soit, toutes les études menées depuis ont confirmé la diversité de l'organisation sociale au sein du genre *Propithecus* (Richard, 1978 ; Wright, 1995 ; Powzyk, 1997 ; Irwin, 2006). Comme cela a été décrit dans le chapitre 2, il semble que la structure ancestrale du groupe de propithèques décrite par Petter *et al.* (1977) se retrouve systématiquement lors des quelques années succédant à la formation d'un nouveau groupe. Un nouveau groupe naît en effet de la rencontre d'une femelle et d'un mâle qui vont se reproduire et engendrer plusieurs jeunes avant que sa composition ne soit modifiée par des phénomènes de dispersion (chapitre 2). Ainsi, tant que le groupe ne contient qu'un couple d'adultes, la cohésion du groupe est probablement basée sur des liens affiliatifs forts entre le mâle et la femelle. De cette hypothèse découle la question suivante : une telle relation perdure-t-elle lorsque la composition du groupe est modifiée ? Il semble que non selon Meyers (1993) et Hemingway (1995) qui ont observé que les « patterns » d'association entre individus divergent d'un groupe à l'autre et restent de ce fait difficiles à catégoriser. A ce stade, des données supplémentaires sont nécessaires pour améliorer notre compréhension du fonctionnement des groupes de propithèques. La présente étude s'inscrit dans cette perspective.

Toute mesure de conservation nécessite une connaissance précise du système social de l'espèce étudiée. Après avoir précisé l'organisation sociale (chapitre 1) et les stratégies sur lesquelles semble reposer le système de reproduction (chapitre 2) chez *Propithecus edwardsi* dans la station forestière de Jalatsara, le présent chapitre est destiné à caractériser la structure sociale de 4 des 8 groupes sociaux de la communauté, à partir d'observations comportementales.

**Le premier objectif** est d'évaluer les « patterns » de dominance au sein de nos 4 groupes sociaux en nous basant en premier lieu sur les relations agonistiques interindividuelles. Cette première analyse a été complétée par l'appréciation de différents paramètres (priorité alimentaire, initiations des progressions et toilettages) afin d'évaluer l'influence de la femelle dominante sur les autres individus du groupe, et de mettre en évidence son statut particulier.

**Le deuxième objectif** consiste à caractériser les liens d'affinité sur lesquels reposerait la cohésion sociale, en nous basant sur l'étude des contacts et des proximités interindividuels.

# Méthodes

Les observations comportementales ont concerné 4 des 8 groupes recensés en 2005 (G4, G5, G7, G8). Les autres groupes ont été exclus de l'analyse pour différentes raisons : i) visites régulières des touristes (G1 et G2) ; ii) effectif trop faible (G6) ; iii) terrain fortement accidenté (G3).

Ces observations ont été réalisées durant 2 périodes (Période 1 : septembre 2006-juin 2007 ; Période 2 : octobre 2007-octobre 2008). Entre ces 2 périodes, la composition de 2 des groupes (G5 et G7) a été modifiée. Pour cette raison, l'analyse comportementale a été effectuée indépendamment pour chacune des 2 périodes. Les individus âgés de moins de 2 ans en septembre 2006 ont été exclus de l'analyse. Il en est de même concernant les individus qui ont dispersé précocement lors de la première période (f73, M73 et M82), les données les concernant étant insuffisantes. Le tableau 1 présente l'identité des individus pris en compte dans l'analyse comportementale au sein de chacun des 4 groupes durant les 2 périodes :

<b>Groupe 4</b>	<b>P1</b>	F42	F43	M41	M23	m42	m43					
	<b>P2</b>	F42	F43	M41	M23	m42	m43	f44	f45			
<b>Groupe 5</b>	<b>P1</b>	F51	F52	M51	m52	m53	m54					
	<b>P2</b>		F52	M51	m52	m53	m54					
<b>Groupe 7</b>	<b>P1</b>	F71	F72	F74	f73	f75	f76	M71	M72	M73	m74	
	<b>P2</b>		F72	F74			f76				m74	Mb
<b>Groupe 8</b>	<b>P1</b>	F81	F82	f83	M81	M82	m83					
	<b>P2</b>	F81	F82	f83	M81		m83	f84				

**Tableau 1** : Identité des individus pris en compte dans l'analyse comportementale (case grise)

P1 : période 1 / P2 : période 2

Dans certains cas, l'analyse n'a concerné que les adultes, élément qui sera mentionné pour chacun des paramètres concernés.

Les observations ont été réalisées 5 jours par semaine à raison de 6 heures quotidiennes excepté lorsque les contraintes imposées par la réalité du terrain (*i.e.*, conditions climatiques et panne de matériel) nous en empêchaient. Au total, 1537 heures d'observation ont été effectuées.

Deux méthodes d'observation ont été utilisées : l'échantillonnage par individu ou « focal sampling » et l'échantillonnage par comportement ou « all-occurrence » (Altmann, 1974).

Concernant la méthode du « focal sampling », un individu est observé pendant 30 minutes au cours desquelles son activité est relevée à chaque minute ainsi que les proximités ( $0 < \leq 2m$ ), les contacts et les toilettes qu'il partage avec les autres membres du groupe, en fréquence et en durée. Les individus sont observés selon un ordre aléatoire prédéfini (table de permutation de Cochran et Cox).

La méthode « all-occurrence » a été utilisée pour les comportements peu fréquents (*i.e.*, comportements agonistiques) et ceux concernant l'ensemble des individus (*i.e.*, progressions).

# I/ Patterns de dominance au sein des groupes sociaux

## A- Comportements agonistiques et rangs de dominance

### 1- Les agressions : analyse globale

Du fait du faible taux d'agressions chez cette espèce (Hemingway, 1995), toutes les agressions ont été recensées selon la méthode « all-occurrence » (Altmann, 1974). Seules les agressions concernant les adultes ont été prises en compte. Différents paramètres ont été analysés (initiation, contexte, direction et issue).

#### 1.1- Initiations

Pour comparer le nombre d'agressions initiées par les femelles et les mâles de façon globale, nous avons supposé que l'expression de comportements agressifs au sein de chacun des 2 sexes était homogène. Les événements agressifs ont été recensés au sein de chaque groupe en tenant compte de la composition en femelles et mâles adultes. De cette façon, le nombre d'agressions par femelle et par mâle a pu être déterminé.

#### 1.2- Contextes

Les agressions se produisent dans 3 types de contexte qui font chacun référence à 2 types de situations.

- Contexte fourragement

- Un individu mange et agresse un autre individu lorsqu'il s'approche ;
- Un individu agresse un autre individu et accède à la ressource.

- Contexte social

- Un individu agresse un autre individu au cours d'un toilettage ;
- Un individu, en contact avec un autre individu, en agresse un troisième lorsqu'il s'approche.

- Autres contextes

- Un individu au repos agresse un autre individu lorsqu'il s'approche ;
- Un individu en déplacement agresse un autre individu lorsqu'il s'approche.

#### 1.3- Direction

Pour chacun des 2 sexes, nous avons évalué la proportion d'agressions dirigées vers les femelles et vers les mâles. Pour ce faire, l'analyse a été réalisée indépendamment pour les femelles et pour les mâles et seules les périodes où les groupes contenaient au moins 2 individus de même sexe ont été prises en compte. Le nombre d'agressions initiées par chaque individu et dirigées vers chacun des 2 sexes a été rapporté au nombre de dyades possibles.

#### 1.4- Issues

Lors des interactions agressives, l'issue peut être favorable ou défavorable pour l'initiateur. Une issue favorable fait référence à l'émission d'un comportement de soumission de la part du récepteur qui se traduit par un évitement accompagné ou non d'autres types de comportements (vocalisation de soumission, émission d'urine). A l'inverse, une issue défavorable fait référence à l'émission d'un comportement de soumission de la part de l'initiateur.

Dans certains cas, les interactions agressives n'ont pas d'issue : ni l'initiateur, ni le récepteur ne modifient leur comportement. Ce type de situation n'a pas été pris en compte dans cette analyse.

## 2- Détermination du rang de dominance

Au sein de chaque groupe, le rang de dominance de chaque individu a été déterminé par l'intermédiaire d'un indice de dominance d'après la méthode proposée par Zumpe et Michael (1986).

Cet indice prend en compte la direction des interactions agressives et des comportements de soumission entre 2 individus parmi toutes les dyades existantes au sein du groupe. Dans la présente étude, les comportements de soumission font référence aux évitements (accompagnés ou non de vocalisation et/ou d'émission d'urine). Ces comportements peuvent être précédés ou non d'une agression.

L'indice de dominance se calcule selon 4 étapes :

- Pourcentage d'agressions émises

Pour chaque dyade, le nombre d'agressions émises par un individu vers l'autre est exprimé comme le pourcentage du nombre d'agressions totales survenues entre les 2 individus.

*Ex : Si la femelle A agresse 7 fois la femelle B et la femelle B agresse 3 fois la femelle A, le score de la femelle A est 70% et celui de la femelle B est 30%.*

- Pourcentage de comportements de soumission provoqués

Pour chaque dyade, le pourcentage de comportements de soumission provoqués est calculé de la même façon que le pourcentage d'agressions émises.

*Ex : Si la femelle A provoque 8 comportements de soumission de la femelle B et si la femelle B provoque 2 comportements de soumissions de la femelle A, le score de la femelle A est 80% et celui de la femelle B est 20%.*

- Pourcentage d'agressions émises et de comportements de soumission provoqués par dyade

Pour chaque dyade, la moyenne du pourcentage d'agressions émises et de comportements de soumission provoqués est calculée pour chaque individu.

*Ex : Le score de la femelle A est :  $(70\% + 80\%)/2 = 75\%$*

*Le score de la femelle B est :  $(30\% + 20\%)/2 = 25\%$*

Si pour une dyade donnée, aucune interaction agressive n'a été observée, seul le pourcentage de comportements de soumission provoqués est utilisé. De même, si aucun comportement de soumission n'a été observé, seul le pourcentage d'agressions émises est utilisé.

- Calcul de l'indice de dominance

Pour un individu donné, l'indice de dominance correspond à la moyenne du pourcentage d'agressions émises et de comportements de soumission provoqués avec chaque individu du groupe.

*Ex : Si le score de la femelle A est 75% avec la femelle B, 80% avec la femelle C et 100% avec la femelle D, son indice de dominance est de  $(75\% + 80\% + 100\%)/3 = 85\%$ .*

Pour une dyade donnée, si moins de 2 agressions ont été observées, nous avons considéré qu'il n'existait pas d'interactions agressives entre les 2 individus. Il en est de même concernant les comportements de soumission. Seuls les adultes ont été pris en compte dans l'analyse.

## B- Le statut de la femelle dominante

### 1- Priorité alimentaire

#### 1.1- Fréquence horaire des comportements agonistiques lors du fourragement

Au sein de chaque groupe et pour chaque période, tous les comportements agonistiques (agressions et évitements) qui ont eu lieu dans un contexte de fourragement ont été recensés, selon la méthode « all-occurrence ». Seuls les comportements agonistiques dont l'issue a été favorable (*i.e.*, évitement du récepteur) ont été pris en compte.

Pour un groupe et une période donnés, la fréquence horaire a été calculée en divisant le nombre de comportements agonistiques par le nombre d'heures d'observation. Pour obtenir la fréquence horaire par individu, la valeur obtenue a été divisée par le nombre d'individus présents au sein du groupe.

#### 1.2- Priorité alimentaire au sein de chaque groupe

Pour chaque individu, le nombre d'initiations et le nombre de réceptions ont été décomptés parmi toutes les interactions agonistiques dans lesquelles il a été engagé avec tous les autres individus du groupe. Ces proportions ont ensuite été comparées si au moins 6 interactions agonistiques avaient été enregistrées. Tous les individus adultes et juvéniles ont été pris en compte.

### 2- Initiations des progressions

#### 2.1- Analyse globale

Une progression est définie comme un mouvement centrifuge incluant au minimum 3 individus. Tous les individus qui suivent l'initiateur dans un délai de 10 minutes après son départ participent à la progression. Une progression est considérée comme réussie lorsque l'initiateur est suivi d'au moins la moitié du groupe :

Nombre d'individus/Groupe	Nombre d'individus déterminant une progression réussie
4	Initiateur + 2 = 3
5	Initiateur + 3 = 4
6	Initiateur + 3 = 4
7	Initiateur + 4 = 5
8	Initiateur + 4 = 5

**Tableau 2** : Critères d'une progression réussie

Dans chacun des 4 groupes et pour chacune des 2 périodes, toutes les progressions ont été décomptées selon la méthode « all-occurrence ». Pour chacune d'elles, l'initiateur était identifié ainsi que le nombre d'individus qui le suivaient. Cette analyse concerne l'ensemble des individus de chacun des groupes, les bébés étant pris en compte à partir du mois de janvier de chaque période lorsqu'ils se déplacent indépendamment de leur mère.

L'analyse globale portant sur l'ensemble des 4 groupes au cours des périodes 1 et 2 nous a permis de déterminer, dans un premier temps, si l'un des 2 sexes initiait majoritairement les progressions. Pour cela nous avons comparé les fréquences observées aux fréquences théoriques (*i.e.*, chaque individu initie le même nombre de progressions). Dans un deuxième temps, nous avons évalué le pourcentage de réussite des progressions selon le sexe de l'initiateur.

## 2.2- Initiations des progressions au sein d'un groupe

Au sein de chaque groupe, nous avons comparé le nombre de progressions initiées par chaque individu pour déterminer si l'un d'eux était majoritairement initiateur.

## 3- Toilettage

### 3.1- Analyse globale

Les toilettages sont de 2 types : unilatéral ou réciproque. Lors d'un toilettage unilatéral, un individu toilette l'autre qui reste inactif. Lorsque le toilettage est réciproque, les 2 individus se toilettent l'un l'autre après que l'un d'eux a initié le toilettage.

Tous les événements de toilettage ont été recensés pour chaque individu selon la méthode du « focal sampling » (Altmann, 1974). Globalement, pour évaluer l'existence d'éventuelles différences quant à l'expression du comportement de toilettage entre la femelle dominante et les autres membres du groupe, la fréquence horaire a été déterminée pour chaque individu de chacun des 4 groupes. Les fréquences horaires de toilettage des femelles dominantes ont ensuite été comparées à celles des autres individus. Le même type de comparaison a été réalisé concernant la durée de toilettage par heure.

### 3.2- Initiation des toilettages au sein de chaque groupe

Pour chaque individu, nous avons comparé le nombre d'initiations et le nombre de réceptions de tous les toilettages dans lesquels il a été engagé avec tous les autres individus du groupe. Tous les individus adultes et juvéniles ont été pris en compte dans l'analyse.

## II/ Caractérisation des liens d'affinité

Pour caractériser les liens d'affinité entre les individus d'un même groupe, toutes les proximités et les contacts ont été recensés. Les proximités font référence aux individus qui ne sont pas en contact et qui sont séparés par une distance maximale de 2 mètres.

Les proximités et les contacts ont été pris en compte lorsqu'ils concernaient 2 individus (dyadiques) ou plusieurs individus (polyadiques) selon la méthode du « focal sampling » (Altmann, 1974). Ainsi, pour un individu donné, toutes les proximités et tous les contacts qu'il a eus avec chacun de ses congénères ont été enregistrés en fréquence et en durée. Le partenaire « préféré » de chaque individu a ensuite été déterminé indépendamment pour les proximités et les contacts en fréquence et en durée par un test du  $\chi^2$ . Nous avons choisi un critère arbitraire pour traduire l'intensité du lien d'affinité selon le paramètre considéré (proximité ou contact) :

- proximité (fréquence) : critère 1
- proximité (durée) : critère 1
- contact (fréquence) : critère 3
- contact (durée) : critère 3

La somme de ces différents critères correspond au lien d'affinité entre 2 individus : elle peut varier de 0 à 8. Pour un groupe et pour une période donnée, ces liens d'affinité sont représentés par un sociogramme dans lequel l'épaisseur de chaque flèche est proportionnelle à l'intensité du lien. Pour simplifier la lecture, seul le lien d'affinité le plus fort est représenté.

Ces sociogrammes concernent d'une part les adultes résidants seuls et d'autre part l'ensemble du groupe social.

# Résultats

## I/ Patterns de dominance au sein des groupes sociaux

### A- Comportements agonistiques et rangs de dominance

#### 1- Les agressions : analyse globale

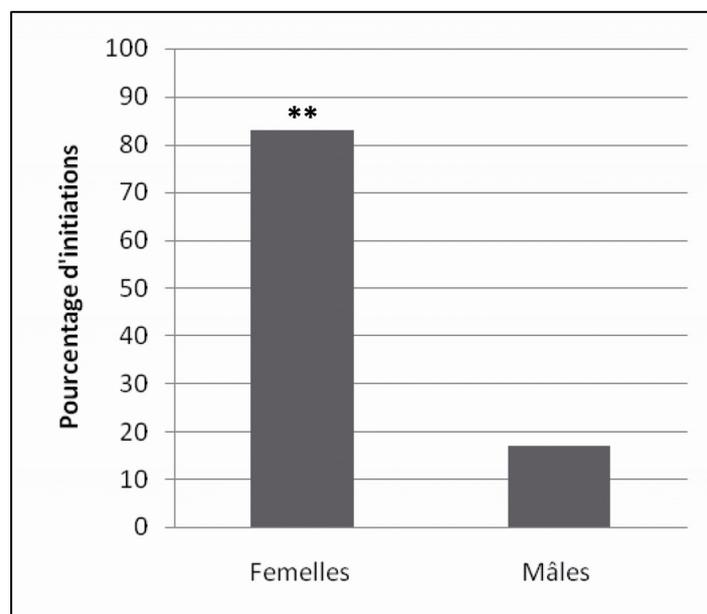
##### 1.1- Initiations

Au total 215 agressions concernant les adultes ont été observées sur l'ensemble des 4 groupes : 181 ont été initiées par les femelles et 34 par les mâles. Selon les périodes et les groupes considérés, le nombre de femelles et de mâles adultes diffèrent. Pour homogénéiser les résultats, le nombre d'agressions a été rapporté au nombre d'individus de chaque sexe.

Agressions initiées par les femelles		Agressions initiées par les mâles	
Total	Nb d'agressions/ Nb de femelles	Total	Nb d'agressions/ Nb de mâles
181	91	34	19

**Tableau I.1** : Initiation des agressions en fonction du sexe

Ainsi, si l'on considère un individu de chacun des 2 sexes par groupe et par période, 110 agressions ont été recensées dont 91 initiées par les femelles et 19 par les mâles : le nombre d'agressions initiées par les femelles est significativement supérieur au nombre d'agressions initiées par les mâles (Mann-Whitney :  $n_1=n_2=8$ ,  $U=2.57$ ,  $p<0.01$ )



**Figure I.1** : Initiations des agressions en fonction du sexe  
(\*\* : Mann-Whitney,  $U=2.57$ ,  $p<0.01$ )

## 1.2- Contextes

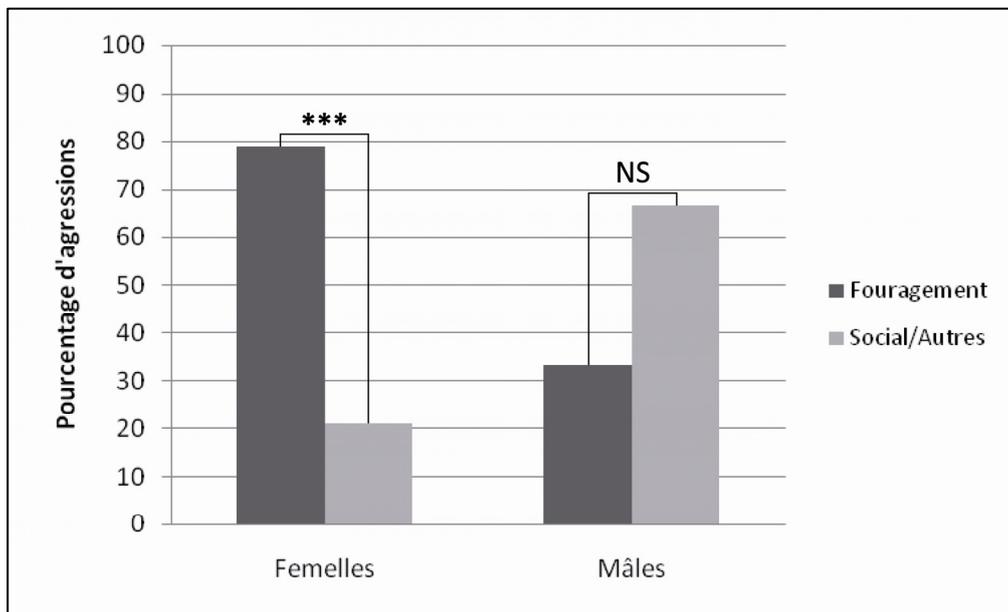
Les agressions se sont produites dans 3 contextes différents (fourragement, social ou « autres »).

	Femelles initiatrices			Mâles initiateurs		
	Contexte fourragement	Contexte social	Autres contextes	Contexte fourragement	Contexte social	Autres contextes
<b>TOTAL</b>	143	17	21	12	3	21

**Tableau I.2 :** Contextes des agressions en fonction du sexe

Chez les femelles, le nombre d'agressions diffère en fonction du contexte (Kruskal-Wallis :  $n_1=n_2=n_3=8$ ,  $KW=14.9$ ,  $p=0.0006$ ). Il est significativement supérieur dans un contexte de fourragement, comparé aux 2 autres contextes (Mann-Whitney :  $n_1=n_2=8$ ,  $U=9.5$ ,  $p=0.015$ ).

Chez les mâles, aucune différence n'est observée quant au nombre d'agressions dans chaque contexte (Kruskal-Wallis :  $n_1=n_2=n_3=8$ ,  $KW=2.4$ ,  $p=0.3$ ).



**Figure I.2 :** Pourcentage d'agressions en fonction du contexte chez les femelles et les mâles (\*: Mann-Whitney,  $U=9.5$ ,  $p<0.05$ )

## 1.3- Direction

Sur 174 agressions émises par les femelles, 42 ont été dirigées vers les femelles et 132 vers les mâles.

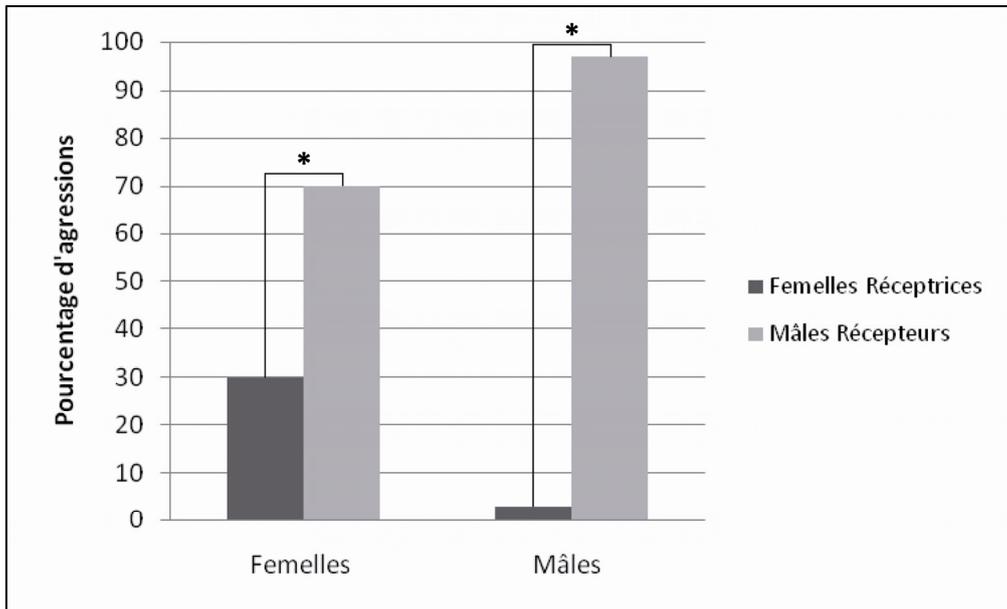
Sur 30 agressions émises par les mâles, 2 ont été dirigées vers les femelles et 28 vers les mâles.

Selon les périodes et les groupes considérés, le nombre de femelles et de mâles adultes diffèrent. Pour homogénéiser les résultats, le nombre d'agressions a été rapporté au nombre d'individus de chaque sexe (Nb d'Ag/Nb Ind ; Tableau I.3).

		Femelles réceptrices	Mâles récepteurs
<b>Femelles</b>	Total	42	132
	Nb d'Ag/Nb Ind	38	89
<b>Mâles</b>	Total	2	28
	Nb d'Ag/Nb Ind	1	28

**Tableau I.3 :** Direction des agressions émises par chacun des 2 sexes

Quel que soit le sexe de l'initiateur, le nombre d'agressions dirigées vers les mâles est significativement supérieur au nombre d'agressions dirigées vers les femelles (Wilcoxon : Femelles :  $n_1=n_2=15$ ,  $p=0.012$  ; Mâles :  $n_1=n_2=6$ ,  $p=0.043$ ).

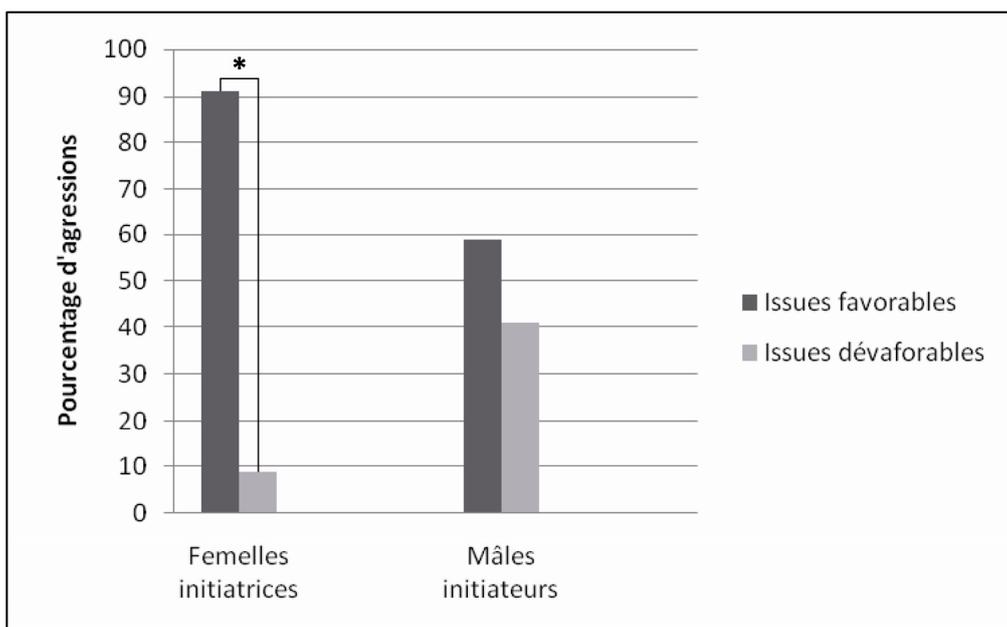


**Figure I.3 :** Direction des agressions émises par les femelles et par les mâles (\*: Wilcoxon,  $p<0.05$ )

#### 1.4- Issues

Sur 162 agressions émises par les femelles, 148 ont eu une issue favorable et 14 une issue défavorable : cette différence est significative (Wilcoxon :  $n_1=n_2=9$ ,  $p<0.028$ ).

Concernant les mâles, aucune différence significative n'est observée entre le nombre d'issues favorables (13) et d'issues défavorables (9) (Wilcoxon :  $n_1=n_2=7$ ,  $p=0.18$ ).



**Figure I.4 :** Issues des agressions émises par les femelles et par les mâles (\*: Wilcoxon,  $p<0.05$ )

### Synthèse : Les agressions

- Les agressions sont initiées majoritairement par les femelles.
- Chez les femelles, la majorité des agressions se produisent dans un contexte de fourragement, alors qu'aucune différence de ce type n'est observée chez les mâles.
- Quel que soit le sexe initiateur, les agressions sont principalement dirigées vers les mâles.
- Contrairement à celles des mâles, les issues des agressions émises par les femelles sont majoritairement favorables.

## 2- Détermination du rang de dominance

Un indice de dominance a été déterminé pour chaque individu adulte à partir du pourcentage d'agressions émises et de comportements de soumission provoqués avec chacun des autres individus du groupe. Les individus ont ensuite été classés selon leur rang de dominance.

### Groupe 4 :

La composition du groupe 4 n'a pas été modifiée au cours des 2 périodes d'observation. **La femelle dominante est la femelle F42 : elle conserve son statut durant les 2 périodes** (figure I.5).

Par contre, des modifications sont observées d'une période à l'autre concernant les autres individus. La femelle F43 passe du 3<sup>ème</sup> au 2<sup>ème</sup> rang et devient dominante sur les 2 mâles. Le mâle résidant M41 passe du 2<sup>ème</sup> au dernier rang lors de la seconde période à la fin de laquelle il dispersera.

Enfin, le mâle immigrant M23, intégré dans le groupe au début de la première période, passe du dernier au 3<sup>ème</sup> rang et devient dominant sur le mâle résidant M41.

G4-P1		F42	F43	M41	M23
% d'agressions émises	F42	---	8.4	14.3	0
et de comportements	F43	91.7	---	100	3.9
de soumission	M41	85.7	0	---	26.7
provoqués	M23	100	96.2	73.4	---
<b>Indice de dominance</b>		<b>92.5</b>	<b>34.9</b>	<b>62.6</b>	<b>10.2</b>

**Tableau I.4 :** Indices de dominance des individus adultes du groupe 4 lors de la période 1

G4-P2		F42	F43	M41	M23
% d'agressions émises	F42	---	13,1	0	0
et de comportements	F43	86.9	---	0	1.8
de soumission	M41	100	100	---	70
provoqués	M23	100	98.2	30	---
<b>Indice de dominance</b>		<b>95.6</b>	<b>70.4</b>	<b>10.0</b>	<b>23.9</b>

**Tableau I.5 :** Indices de dominance des individus adultes du groupe 4 lors de la période 2



**Figure 1.5 :** Rang de dominance des individus adultes du groupe 4 lors des périodes 1 et 2

**Groupe 5 :**

La femelle F52 est la femelle dominante du groupe 5 lors des périodes 1 et 2 (figure 1.6). Aucune interaction agonistique n'a été observée entre la femelle F51 et le mâle M51 lors de la première période. Leur rang de dominance n'a pu être déterminé que par rapport à la femelle F52.

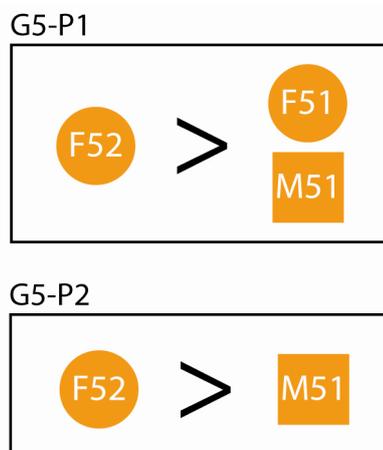
Lors de la deuxième période, les 2 individus restant après la mort de la femelle F51 conservent leur rang.

G5-P1		F51	F52	M51
% d'agressions émises et	F51	---	100	
de comportements de	F52	0	---	0
soumission provoqués	M51		100	---
<b>Indice de dominance</b>		<b>0</b>	<b>100</b>	<b>0</b>

**Tableau 1.6 :** Indices de dominance des individus adultes du groupe 5 lors de la période 1

G5-P2		F52	M51
% d'agressions émises et de	F52	---	0
comportements de soumission provoqués	M51	100	---
<b>Indice de dominance</b>		<b>100</b>	<b>0</b>

**Tableau 1.7 :** Indices de dominance des individus adultes du groupe 5 lors de la période 2



**Figure 1.6 :** Rang de dominance des individus adultes du groupe 5 lors des périodes 1 et 2

**Groupe 7 :**

La composition du groupe 7 a été fortement modifiée d'une période à l'autre. **La femelle F74 a conservé le statut de femelle dominante tout au long de l'étude** et la femelle F72 le 2<sup>ème</sup> rang (figure I.7). Par contre lors de la première période, la troisième femelle adulte F71 occupe le dernier rang, dominée par les femelles et les 2 mâles. A la fin de la première période, les 3 individus de plus bas rang (M71, M72 et F71) ont dispersé.

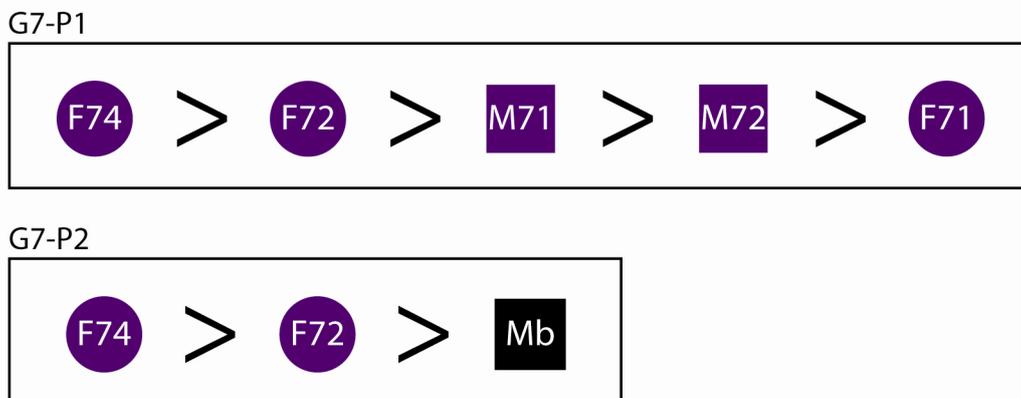
Lors de la deuxième période, le mâle immigrant (Mb) occupe le dernier rang.

G7-P1		F71	F72	F74	M71	M72
% d'agressions émises et de comportements de soumission provoqués	F71	---	100		100	50
	F72	0	---	100	0	0
	F74		0	---	0	0
	M71	0	100	100	---	50
	M72	50	100	100	50	---
<b>Indice de dominance</b>		<b>16.7</b>	<b>75.0</b>	<b>100.0</b>	<b>37.5</b>	<b>25.0</b>

**Tableau I.8 :** Indices de dominance des individus adultes du groupe 7 lors de la période 1

G7-P2		F72	F74	Mb
% d'agressions émises et de comportements de soumission provoqués	F72	---	66.6	5.9
	F74	33.4	---	0
	Mb	94.1	100	---
<b>Indice de dominance</b>		<b>63.8</b>	<b>83.3</b>	<b>3.0</b>

**Tableau I.9 :** Indices de dominance des individus adultes du groupe 7 lors de la période 2



**Figure I.7 :** Rang de dominance des individus adultes du groupe 7 lors des périodes 1 et 2

**Groupe 8 :**

La composition du groupe 8 n'a pas été modifiée au cours des 2 périodes d'observation. **La femelle dominante est la femelle F81. Elle conserve son statut durant les 2 périodes** (figure I.8). La femelle F82 passe du 3<sup>ème</sup> au 2<sup>ème</sup> rang et devient dominante sur le mâle M81 lors de la seconde période.

G8-P1		F81	F82	M81
% d'agressions émises et	F81	---	8.4	22.2
de comportements de	F82	91.7	---	83.4
soumission provoqués	M81	77.8	16.7	---
<b>Indice de dominance</b>		<b>84.8</b>	<b>12.6</b>	<b>52.8</b>

**Tableau I.10 :** Indices de dominance des individus adultes du groupe 8 lors de la période 1

G8-P2		F81	F82	M81
% d'agressions émises et	F81	---	0	13.9
de comportements de	F82	100	---	0
soumission provoqués	M81	86.2	100	---
<b>Indice de dominance</b>		<b>93.1</b>	<b>50.0</b>	<b>7.0</b>

**Tableau I.11 :** Indices de dominance des individus adultes du groupe 8 lors de la période 2



**Figure I.8 :** Rang de dominance des individus adultes du groupe 8 lors des périodes 1 et 2

**Synthèse : Le rang de dominance**

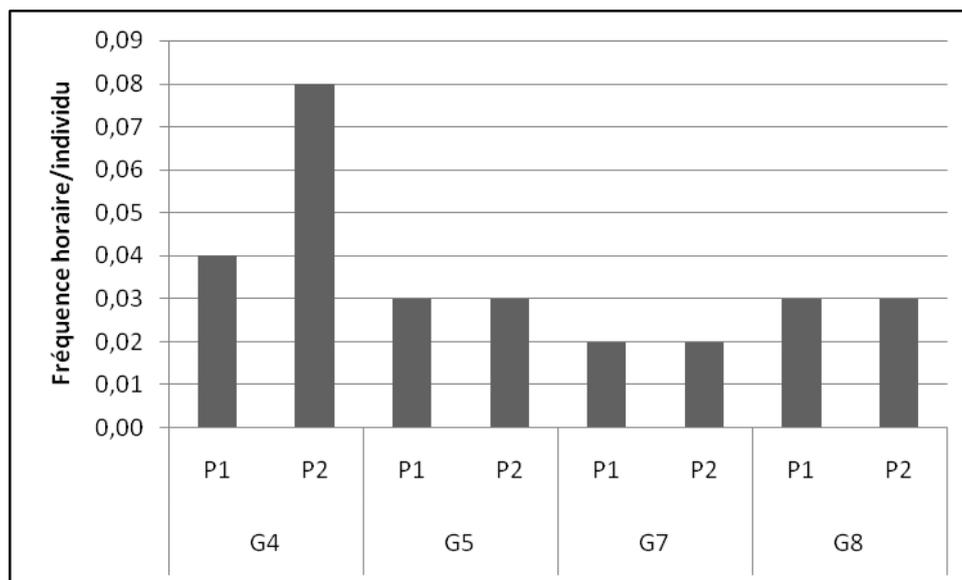
- La femelle dominante conserve son statut au cours du temps.
- Le rang de dominance des autres individus peut varier au cours du temps.

## B- Le statut de la femelle dominante

### 1- Priorité alimentaire

#### 1.1- Fréquence horaire des comportements agonistiques lors du fourragement

La fréquence horaire par individu des comportements agonistiques (agressions et évitements) lors du fourragement a été calculée pour chaque groupe au cours des 2 périodes considérées (figure 1.9). La valeur de ce paramètre est comparable pour tous les groupes lors des 2 périodes (moyenne = 0.03, SD = 0.007), excepté pour le groupe 4 au cours de la deuxième période (0.08).



**Figure 1.9 :** Fréquence horaire par individu des comportements agonistiques lors du fourragement au sein de chaque groupe au cours des périodes 1 et 2

Si l'on compare la surface disponible par individu dans chaque groupe durant chaque période, c'est au sein du groupe 4 lors de la deuxième période qu'elle est la plus restreinte (tableau I.12). Cependant, la surface disponible par individu pour le groupe 8 au cours de la deuxième période est comparable à celle du groupe 4 sans que l'on observe d'augmentation de la fréquence horaire des comportements agonistiques lors du fourragement. La différence majeure entre ces 2 groupes reste les parcelles qu'ils occupent : le groupe 4 est basé sur la parcelle 1, le groupe 8 sur la parcelle 5-6.

	G4		G5		G7		G8	
	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2
<b>Surface du domaine vital (ha)</b>	47		57		63		36	
<b>Nombre d'individus par groupe</b>	6	8	6	5	8	5	5	6
<b>Surface disponible par individu (ha)</b>	7.8	5.9	9.5	11.4	7.9	12.6	7.2	6.0

**Tableau I.12 :** Surfaces disponibles par individu au sein de chaque groupe au cours des 2 périodes considérées

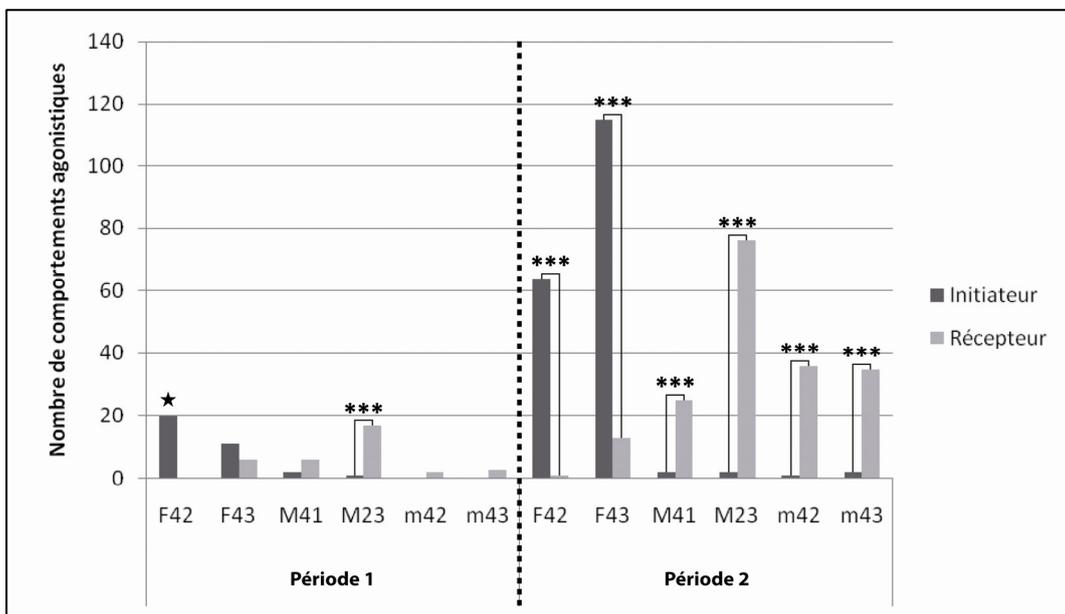
## 1.2- Priorité alimentaire au sein de chaque groupe

Nous avons déterminé la priorité alimentaire au sein de chaque groupe en comparant l'initiation et la réception des comportements agonistiques pour chaque individu lors du fourragement.

### **Groupe 4 :**

Lors de la première période, la femelle dominante F42 initie toutes les interactions agonistiques dans lesquelles elle est engagée (Figure 1.10). A l'inverse le mâle immigrant M23, nouvellement intégré dans le groupe, est récepteur dans la majorité des interactions agonistiques dans lesquelles il est engagé (Test binomial :  $p=0.0001$ ). Aucune différence significative n'est observée concernant les autres individus quant à l'initiation et la réception des comportements agonistiques.

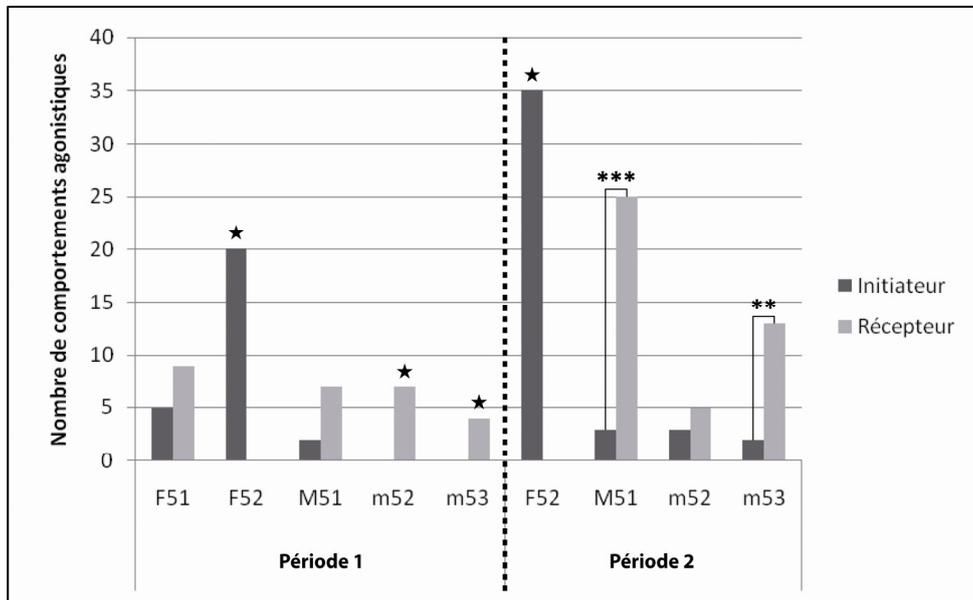
Lors de la deuxième période, les 2 femelles adultes F42 et F43 initient la majorité des interactions agonistiques dans lesquelles elles sont engagées (Test binomial :  $p<0.0001$ ). Le changement de comportement de la femelle F43 d'une période à l'autre correspond à son passage au second rang de dominance (figure 1.5). A l'inverse, les 2 mâles adultes (M41 et M23) et les 2 mâles juvéniles (m42 et m43) sont récepteurs dans la majorité de ces interactions agonistiques (Test binomial :  $p<0.0001$ ).



**Figure 1.10 :** Initiation et réception des comportements agonistiques lors du fourragement au sein du groupe 4 lors des périodes 1 et 2 (★ : initiations seules ; \*\*\* : Test binomial :  $p<0.001$ )

### **Groupe 5 :**

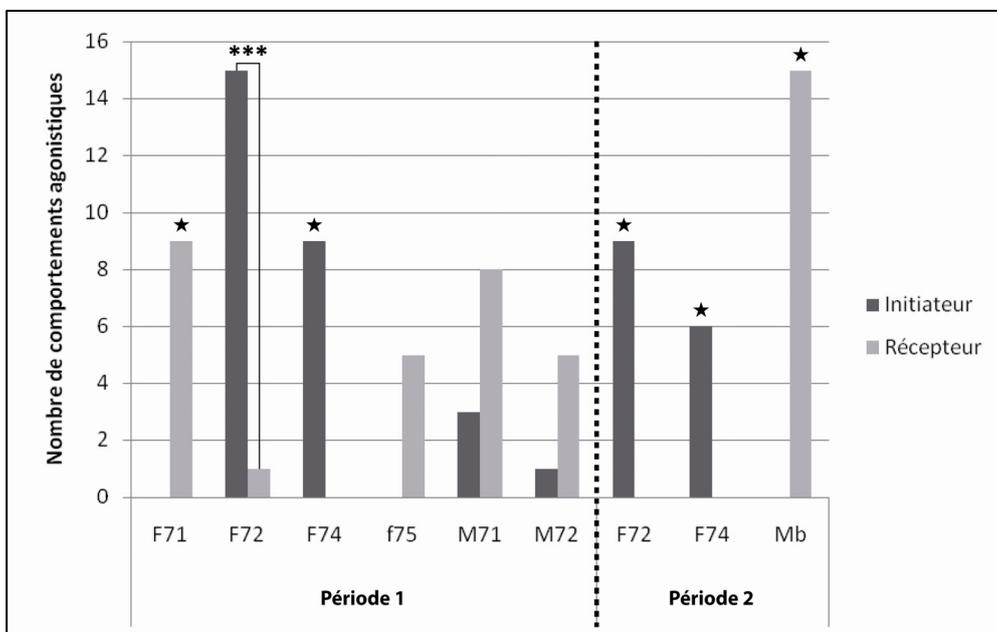
Lors des 2 périodes, la femelle dominante F52 initie toutes les interactions agonistiques dans lesquelles elle est engagée (Figure 1.11). Aucune différence significative n'est observée concernant F51 et M51 quant à l'initiation et à la réception des comportements agonistiques lors de la première période. Par contre, m52 et m53 sont récepteurs dans toutes les interactions agonistiques dans lesquelles ils sont engagés lors de la première période, et M51 et m53 sont récepteurs dans la majorité de ces interactions lors de la seconde période (Test binomial : M51 :  $p<0.0001$  et m53  $p=0.007$ ).



**Figure I.11 :** Initiation et réception des comportements agonistiques lors du fourragement au sein du groupe 5 lors des périodes 1 et 2 (★ : initiations ou réceptions seules ; \*\*\*: Test binomial,  $p < 0.001$  ; \*\*:  $p < 0.01$ )

**Groupe 7 :**

Lors des 2 périodes, la femelle dominante F74 initie toutes les interactions agonistiques dans lesquelles elle est engagée (figure I.12). La femelle F72 qui occupe le second rang de dominance (figure I.7) en initie la majorité lors de la première période (Test binomial :  $p = 0.0005$ ) et toutes lors de la seconde. A l'inverse, F71 est réceptrice dans toutes les interactions agonistiques dans lesquelles elle est engagée. Aucune différence significative n'est observée concernant les 2 mâles adultes M71 et M72 quant à l'initiation et la réception des comportements agonistiques lors de la première période. A l'inverse, lors de la deuxième période, le mâle immigrant Mb est récepteur dans toutes ces interactions.

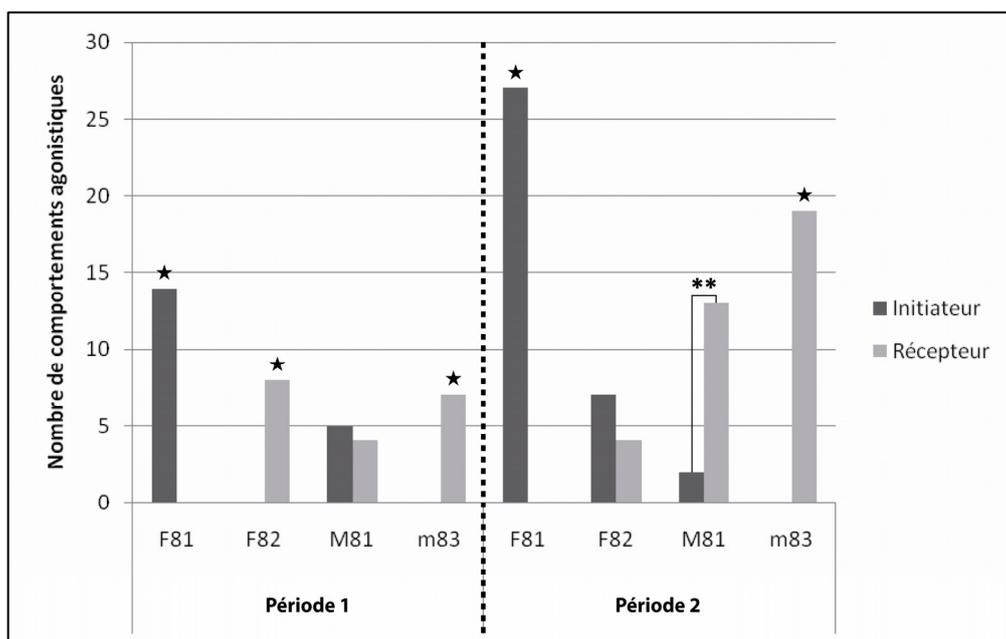


**Figure I.12 :** Initiation et réception des comportements agonistiques lors du fourragement au sein du groupe 7 lors des périodes 1 et 2 (★ : initiations ou réceptions seules ; \*\*\*: Test binomial,  $p < 0.001$ )

**Groupe 8 :**

Lors des 2 périodes, la femelle dominante F81 initie toutes les interactions agonistiques dans lesquelles elle est engagée (Figure I.13). Lors de la première période, la femelle adulte F82 est réceptrice dans toutes ces

interactions et aucune différence significative n'est observée lors de la deuxième période bien qu'elle occupe alors le second rang de dominance. L'initiation et la réception des comportements agonistiques du mâle résidant M81 sont équilibrées lors de la première période alors qu'il devient majoritairement récepteur lors de la seconde (Test binomial :  $p=0.007$ ). Enfin, m83 est récepteur dans toutes les interactions agonistiques dans lesquelles il est engagé lors des 2 périodes.



**Figure 1.13 :** Initiation et réception des comportements agonistiques lors du fourragement au sein du groupe 8 lors des périodes 1 et 2 (★ : initiations ou réceptions seules ; \*\*: Test binomial,  $p<0.01$ )

### Synthèse : La priorité alimentaire

- Il semble exister une relation entre la fréquence horaire élevée des comportements agonistiques lors du fourragement et la surface disponible par individu sur la parcelle 1.
- Au sein de chaque groupe, la femelle dominante initie sinon la totalité, du moins la majorité des interactions agonistiques dans lesquelles elle est engagée. Dans certains cas, ce comportement s'applique aussi à la deuxième femelle adulte lorsqu'elle occupe le second rang de dominance.

## 2- Initiation des progressions

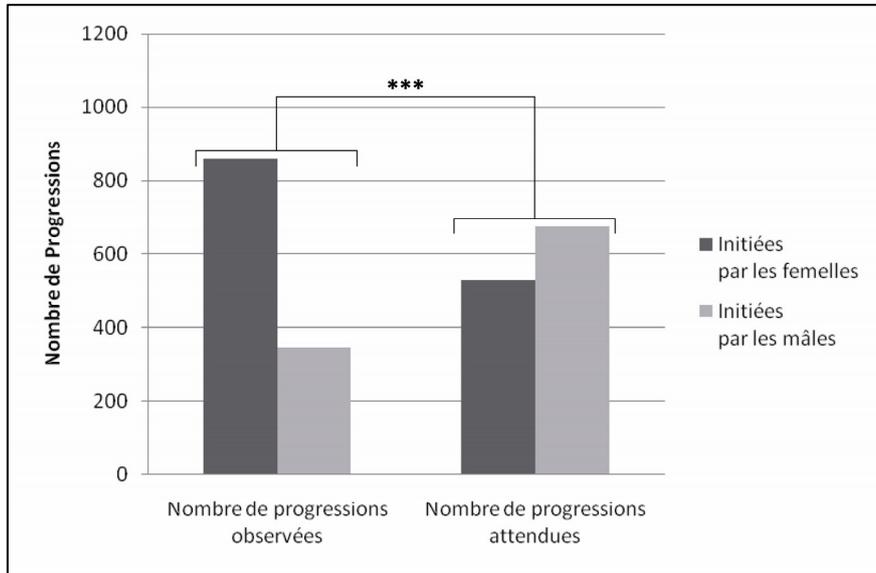
### 2.1-Analyse globale

Sur l'ensemble des 4 groupes et pour les 2 périodes considérées, 1204 progressions ont été observées dont 857 initiées par les femelles et 347 initiées par les mâles. Au total, 25 individus ont initié des progressions dont 11 femelles et 14 mâles. Le nombre de progressions initiées par les femelles et par les mâles (si chaque individu avait initié le même nombre de progressions) est présenté dans le tableau suivant :

	Initiées par les femelles	Initiées par les mâles
Fréquence observée	857	347
Fréquence théorique	$[(857+347)/25]*11=530$	$[(857+347)/25]*14=674$

**Tableau 1.13 :** Nombre de progressions observé et théorique

Sur l'ensemble des 4 groupes, les progressions sont majoritairement initiées par les femelles (Test du  $\chi^2$  :  $\chi^2=359.3$ ,  $df=1$ ,  $p<0.0001$ ).



**Figure 1.14 :** Nombre de progressions observé et théorique initiées par chaque sexe sur l'ensemble des 4 groupes (\*\*\*: Test du  $\chi^2$ ,  $p < 0.001$ )

Sur l'ensemble des 4 groupes et pour les 2 périodes considérées, le pourcentage de progressions réussies est de 89% chez les femelles comme chez les mâles.

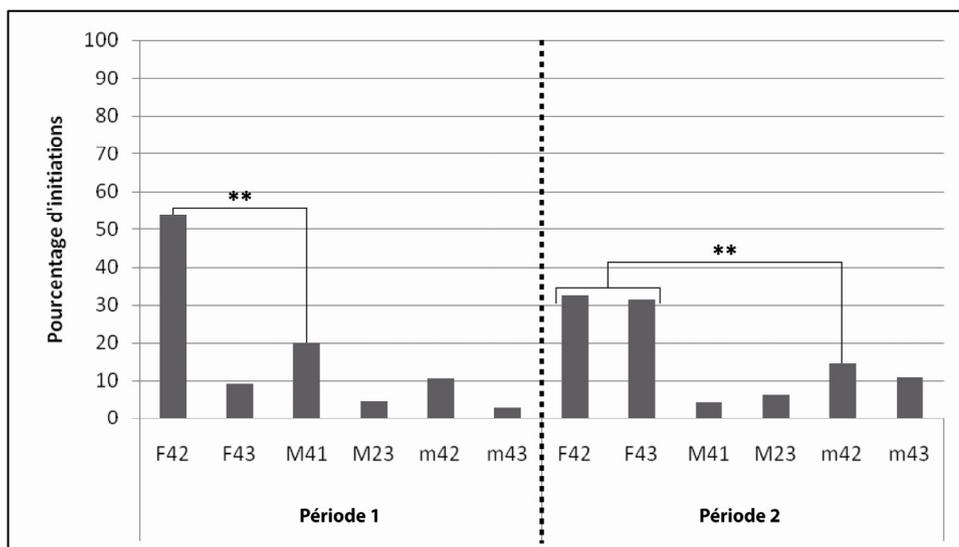
### 2.2-Initiation des progressions au sein de chaque groupe

Pour chacun des 4 groupes et chacune des 2 périodes considérées, nous avons évalué si un individu initiait majoritairement les progressions. Seules les progressions réussies sont prises en compte dans cette analyse.

#### Groupe 4 :

Lors de la première période, la femelle dominante F42 initie majoritairement les progressions (Test du  $\chi^2$  :  $\chi^2 = 9.88$ ,  $df=1$ ,  $p=0.0017$ ).

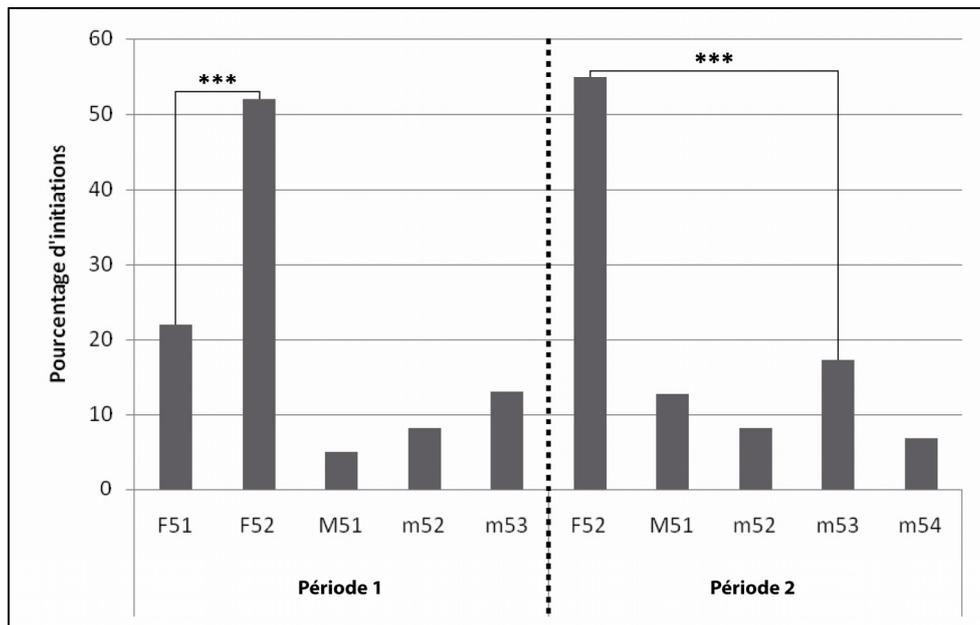
Lors de la deuxième période, ce sont les 2 femelles adultes F42 et F43 qui initient majoritairement les progressions (Test du  $\chi^2$ ,  $\chi^2 = 9.26$ ,  $df=1$ ,  $p=0.0023$ ).



**Figure 1.15 :** Pourcentage d'initiations des progressions des individus du groupe 4 au cours des périodes 1 et 2 (\*\*: Test du  $\chi^2$ ,  $p < 0.01$ )

**Groupe 5 :**

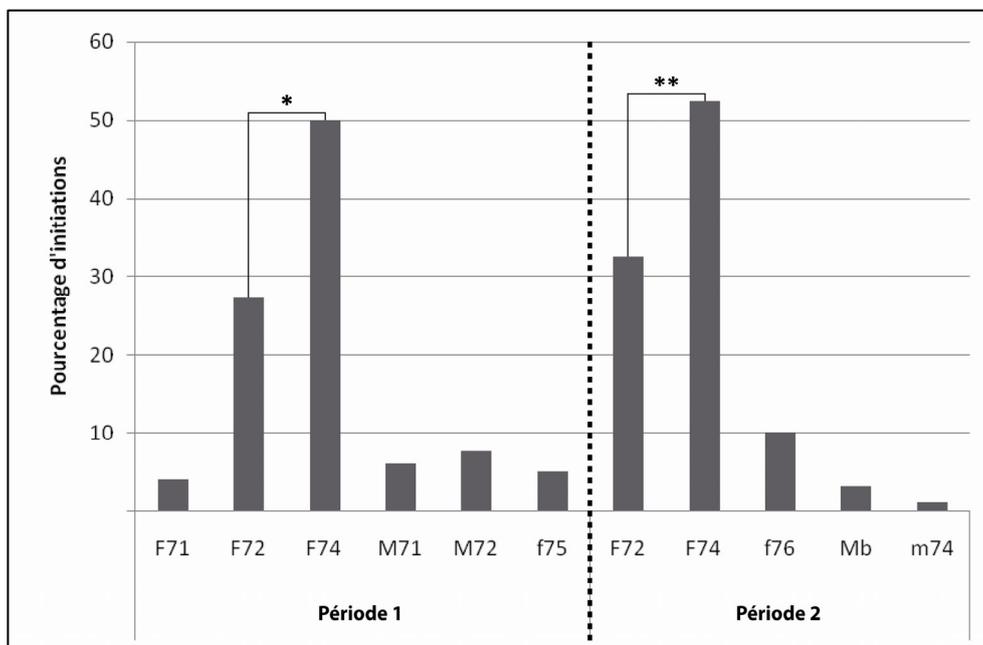
Lors des périodes 1 et 2, la femelle dominante F52 initie majoritairement les progressions (Test du  $\chi^2$ : P1 :  $\chi^2 = 11.36$ ,  $df=1$ ,  $p=0.0008$  ; P2 :  $\chi^2 = 51.82$ ,  $df=1$ ,  $p<0.0001$ ).



**Figure 1.16 :** Pourcentage d'initiations des progressions des individus du groupe 5 au cours des périodes 1 et 2 (\*\*\*: Test du  $\chi^2$ ,  $p<0.001$ )

**Groupe 7 :**

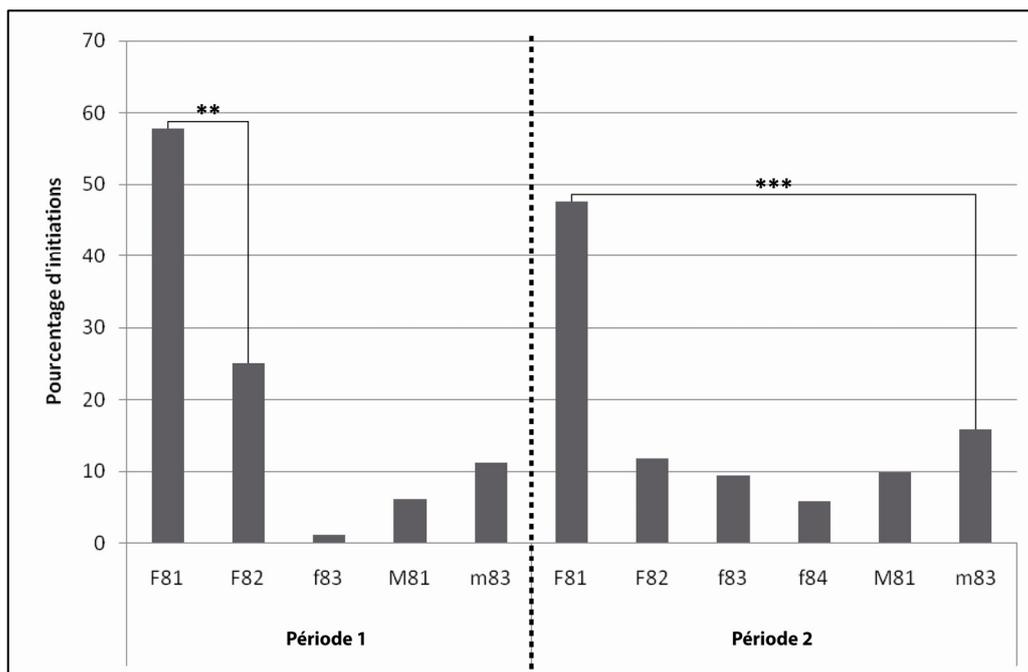
Lors des périodes 1 et 2, la femelle dominante F74 initie majoritairement les progressions (Test du  $\chi^2$ : P1 :  $\chi^2 = 3.84$ ,  $df=1$ ,  $p=0.05$  ; P2 :  $\chi^2 = 7.06$ ,  $df=1$ ,  $p<0.0079$ ).



**Figure 1.17 :** Pourcentage d'initiations des progressions des individus du groupe 7 au cours des périodes 1 et 2 (\*\*: Test du  $\chi^2$ ,  $p<0.01$  ; \*:  $p=0.05$ )

### **Groupe 8 :**

Lors des périodes 1 et 2, la femelle dominante F81 initie majoritairement les progressions (Test du  $\chi^2$ : P1 :  $\chi^2 = 10.46$ ,  $df=1$ ,  $p=0.0012$  ; Période 2 : P2 :  $\chi^2 = 29.76$ ,  $df=1$ ,  $p<0.0001$ ).



**Figure 1.18 :** Pourcentage d'initiations des progressions des individus du groupe 8 au cours des périodes 1 et 2 (\*\*\*: Test du  $\chi^2$ ,  $p<0.0001$  ; \*\*:  $p<0.01$ )

#### **Synthèse : Les progressions**

- Globalement, les progressions sont majoritairement initiées par les femelles. Néanmoins, lorsqu'un individu mâle ou femelle initie un déplacement, il a autant de probabilité d'être suivi.
- Au sein de chaque groupe, la femelle dominante est celle qui entraîne le plus fréquemment les autres individus lors des déplacements.

### **3- Toilettage**

#### **3.1-Analyse globale**

Pour l'ensemble des 4 groupes, nous avons évalué s'il existait des différences concernant la fréquence et la durée des toilettages entre les femelles dominantes et les autres individus. Au sein de chaque groupe, la fréquence horaire de toilettage a été calculée pour chaque individu lors de chacune des 2 périodes considérées. Aucune différence significative n'est observée entre la fréquence horaire de toilettage moyenne des femelles dominantes comparée à celles des autres individus (Mann-Whitney,  $n_1=9$ ,  $n_2=29$ ,  $U=0.78$ , NS).

La même analyse a été réalisée concernant la durée de toilettage par heure. Comme pour la fréquence horaire, aucune différence significative n'est observée entre les femelles dominantes et les autres individus (Mann-Whitney,  $n_1=9$ ,  $n_2=29$ ,  $U=0.92$ , NS).

#### **3.2-Initiations des toilettages au sein de chaque groupe**

Au sein de chaque groupe et pour chaque période considérée, les nombres d'initiations et de réceptions des toilettages de chaque individu avec l'ensemble des autres membres du groupe ont été comparés.

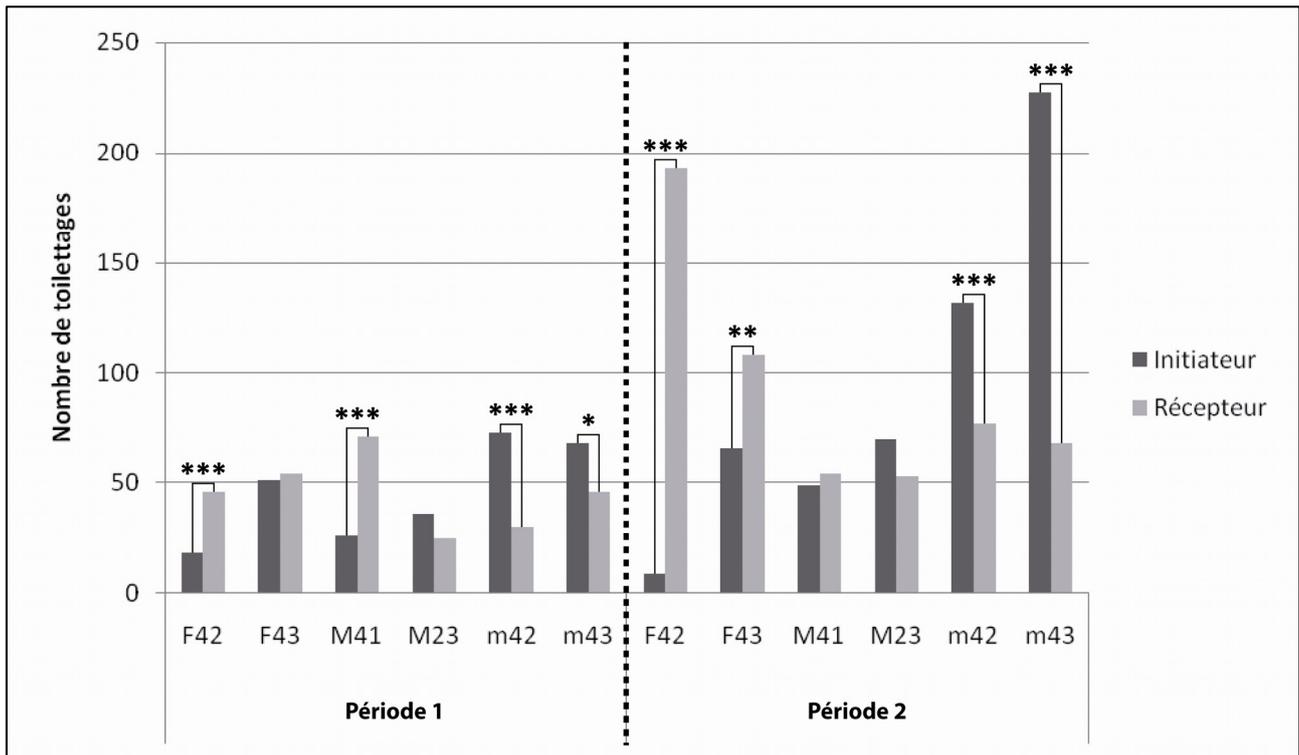
#### **Groupe 4 :**

Lors des 2 périodes, la femelle dominante F42 est réceptrice dans la majorité des événements de toilettage dans lesquels elle est engagée (Figure 1.14) (Test binomial : P1 :  $p=0.0006$  ; P2 :  $p<0.0001$ ).

Le même type de résultat est observé pour le mâle adulte résidant M41 lors de la première période (Test binomial :  $p<0.0001$ ) et pour la femelle F43 lors de la deuxième période (Test binomial :  $p=0.002$ ), ces 2 individus occupant alors le second rang de dominance (figure 1.5).

Aucune différence significative n'est observée concernant la femelle adulte F43 et le nouveau mâle M23 quant à l'initiation et la réception des toilettages lors de la première période.

A l'inverse, m42 et m43 initient la majorité des toilettages avec les autres individus (Test binomial : P1 : m42 :  $p<0.0001$ , m43 :  $p=0.049$  ; P2 : m42 :  $p=0.0002$ , m43 :  $p<0.0001$ ).



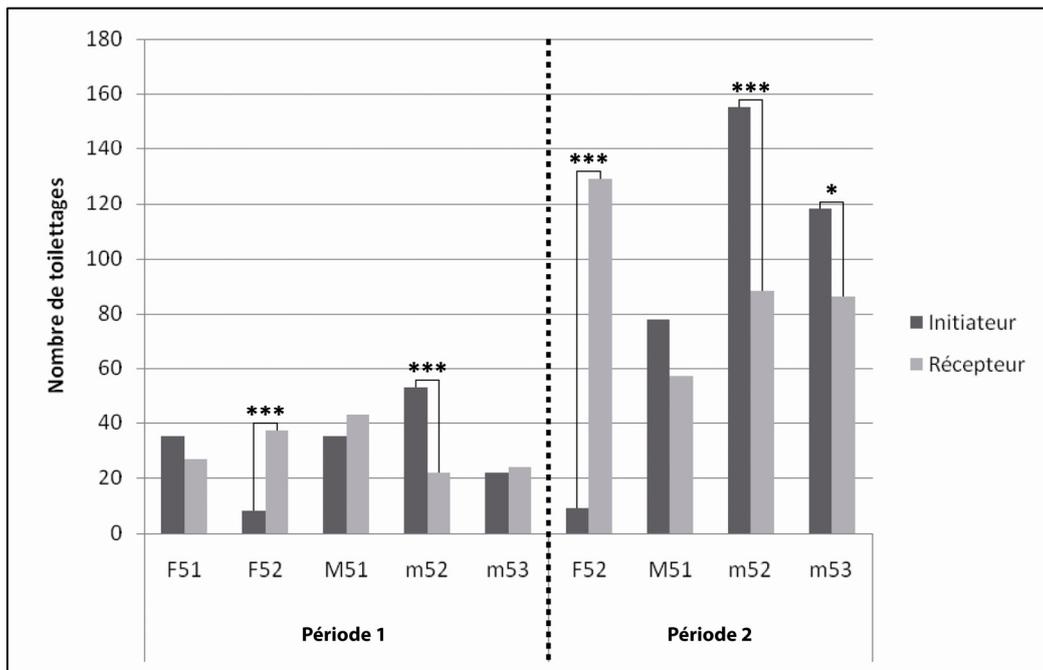
**Figure 1.19 :** Initiation et réception des toilettages au sein du groupe 4 lors des périodes 1 et 2 (\*\*\*: Test binomial,  $p<0.001$  ; \*\*:  $p<0.01$  ; \*:  $p<0.05$ )

#### **Groupe 5 :**

Lors des 2 périodes, la femelle dominante F52 est réceptrice dans la majorité des événements de toilettage dans lesquels elle est engagée (Figure 1.15) (Test binomial : P1, P2 :  $p<0.0001$ ).

A l'inverse, m52 initie la majorité des toilettages avec les autres individus lors des 2 périodes (Test binomial : P1 :  $p=0.0004$  ; P2 :  $p<0.0001$ ). Le même résultat est observé pour m53 lors de la seconde période (Test binomial :  $p=0.03$ ).

Aucune différence significative n'est observée concernant F51 et m53 lors de la première période et M51 lors des 2 périodes.



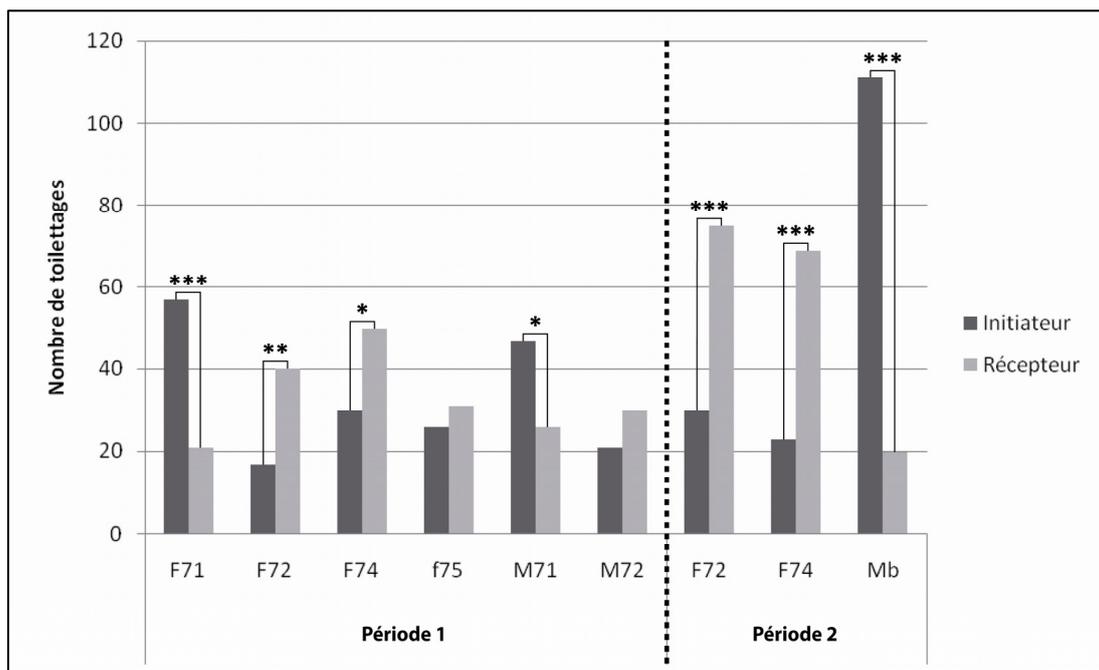
**Figure 1.20 :** Initiation et réception des toilettages au sein du groupe 5 lors des périodes 1 et 2 (\*\*\*: Test binomial,  $p < 0.001$  ; \*:  $p < 0.05$ )

**Groupe 7 :**

Lors des 2 périodes, la femelle dominante F74 et la femelle adulte F72 qui occupe le second rang de dominance (figure I.7) sont réceptrices dans la majorité des événements de toilettage dans lesquels elles sont engagées (figure I.16) (Test binomial : P1 : F74 :  $p = 0.03$ , F72 :  $p = 0.003$  ; P2 :  $p < 0.0001$ ).

A l'inverse la femelle adulte F71 et le mâle adulte M71 initient la majorité des toilettages avec les autres individus lors de la première période (Test binomial : F71 :  $p = 0.0001$  ; M71 :  $p = 0.02$ ) comme le nouveau mâle Mb lors de la seconde période (Test binomial :  $p < 0.0001$ ).

Aucune différence significative n'est observée concernant M72 et f75 quant à l'initiation et la réception des toilettages lors de la première période.

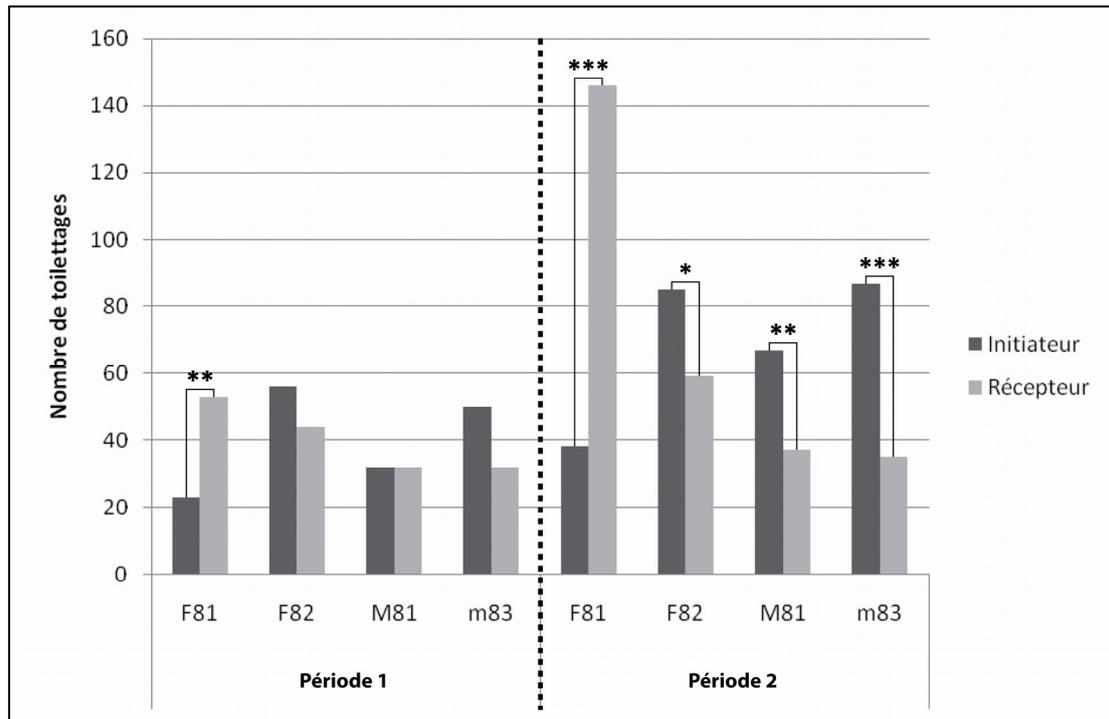


**Figure 1.21 :** Initiation et réception des toilettages au sein du groupe 7 lors des périodes 1 et 2 (\*\*\*: Test binomial,  $p < 0.001$  ; \*\*:  $p < 0.01$  ; \*:  $p < 0.05$ )

### **Groupe 8 :**

Lors des 2 périodes, la femelle dominante F81 est réceptrice dans la majorité des événements de toilettage dans lesquels elle est engagée (figure I.17) (Test binomial : P1 :  $p < 0.005$  ; P2 :  $p < 0.0001$ ).

Aucune différence significative n'a été observée concernant les autres individus (F82, M81 et m83) lors de la première période alors qu'ils sont majoritairement initiateurs lors de la seconde (Test binomial : F82 :  $p = 0.04$ , M81 :  $p = 0.004$ , m83 :  $p < 0.0001$ ).



**Figure I.22 :** Initiation et réception des toilettages au sein du groupe 8 lors des périodes 1 et 2 (\*\*\*: Test binomial,  $p < 0.001$  ; \*\*:  $p < 0.01$  ; \*:  $p < 0.05$ )

#### **Synthèse : Les toilettages**

- Globalement, aucune différence significative n'est observée quant à la fréquence et à la durée de toilettage entre les femelles dominantes et les autres individus.
- Au sein de chaque groupe, la femelle dominante est réceptrice dans la majorité des événements de toilettage dans lesquels elle est engagée. Dans certains cas, ce comportement s'applique aussi à la deuxième femelle adulte lorsqu'elle occupe le second rang de dominance.

## II/ Caractérisation des liens d'affinité

Pour déterminer les liens d'affinités sur lesquels reposerait la cohésion sociale, nous avons évalué pour chaque membre du groupe l'individu avec lequel il entretient une relation privilégiée en nous basant sur les proximités et les contacts. Cette analyse a été réalisée pour chaque période indépendamment. Elle concerne dans un premier temps les adultes résidants seuls puis l'ensemble du groupe social.

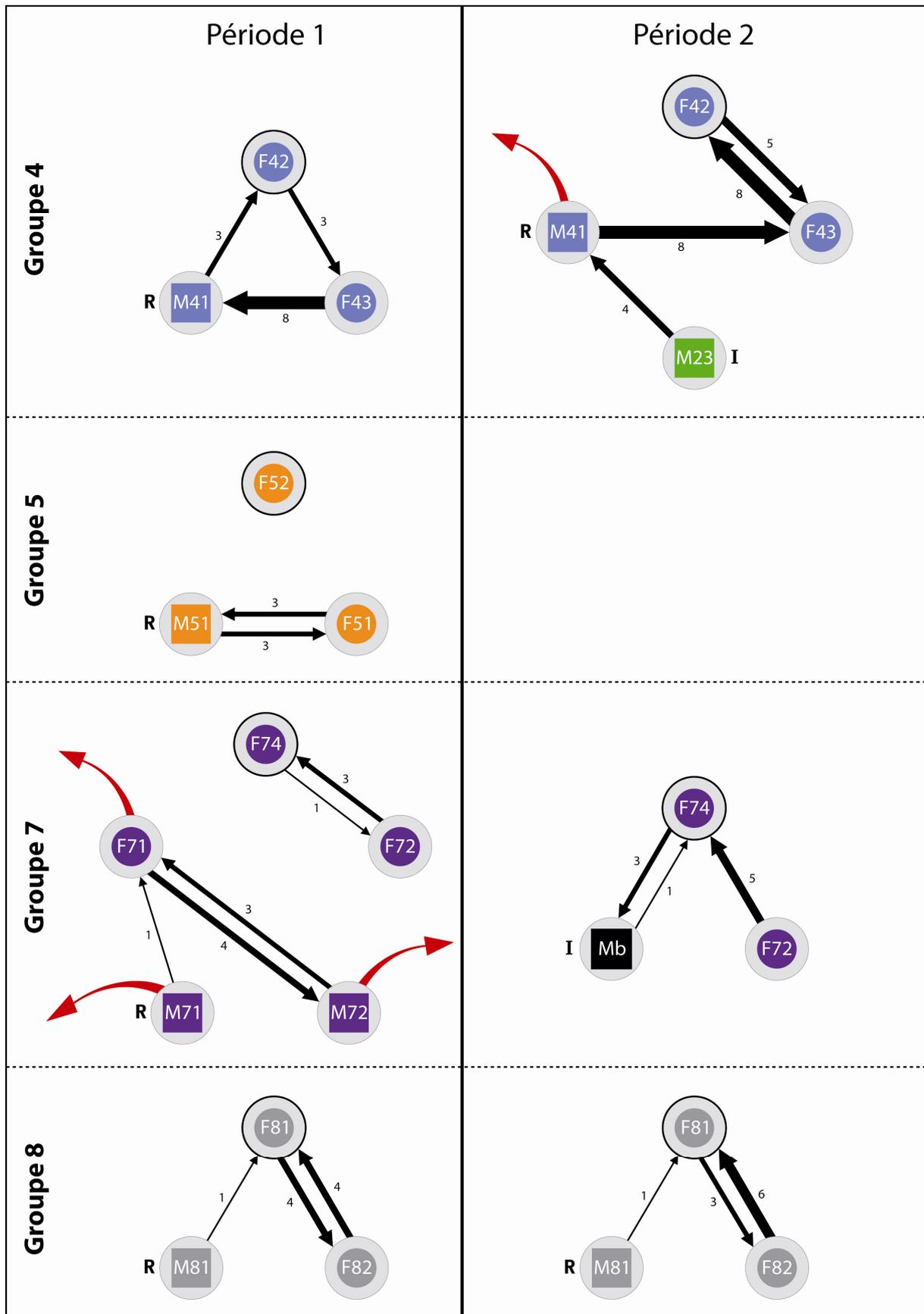
### A- Liens d'affinité entre les adultes résidants

La figure II.1 représente les sociogrammes des adultes résidants de chacun des 4 groupes pour chacune des 2 périodes considérées. Pour un individu donné, seul le lien d'affinité le plus fort est représenté.

Globalement, aucun « pattern » particulier ne se retrouve et ce, même lorsque la composition en individus est identique. La cohésion sociale ne repose pas systématiquement sur des liens privilégiés entre un mâle et une femelle ou entre 2 femelles.

Sur l'ensemble des 4 groupes, certains individus adultes sont restés au sein de leur groupe tout au long de la période d'observation et d'autres ont dispersé (Chapitre 2). **Lors des périodes au terme desquelles des individus ont dispersé, la femelle dominante et la deuxième femelle adulte avaient une relation privilégiée et réciproque** (figure II.1 : G7/P1 ; G4/P2).

Tous les individus qui ont dispersé (figure II.1 : flèches rouges) n'avaient aucun lien préférentiel avec la femelle dominante (M41 : G4/P2 ; F71, M71 et M72 : G7/P1). A l'inverse, la majorité des individus qui sont restés au sein de leur groupe avaient des liens préférentiels avec la femelle dominante. Cependant, certains individus, sans relation privilégiée avec la femelle dominante, sont restés au sein de leur groupe (F43 : G4/P1 ; M23 : G4/P2 ; F51 et M51 : G5/P1). Dans ce dernier cas, la femelle F51 est morte à la fin de la première période et le mâle M51 est resté au sein de son groupe lors de la seconde période.



**Figure II.1 :** Liens d'affinité entre les adultes résidents de chacun des 4 groupes au cours des 2 périodes considérées

Les femelles dominantes cerclées de noir sont situées au sommet. Les mâles résidents sont symbolisés par la lettre R et les mâles immigrants par la lettre I. Les chiffres correspondent à l'intensité du lien d'affinité. Les flèches rouges représentent les dispersions.

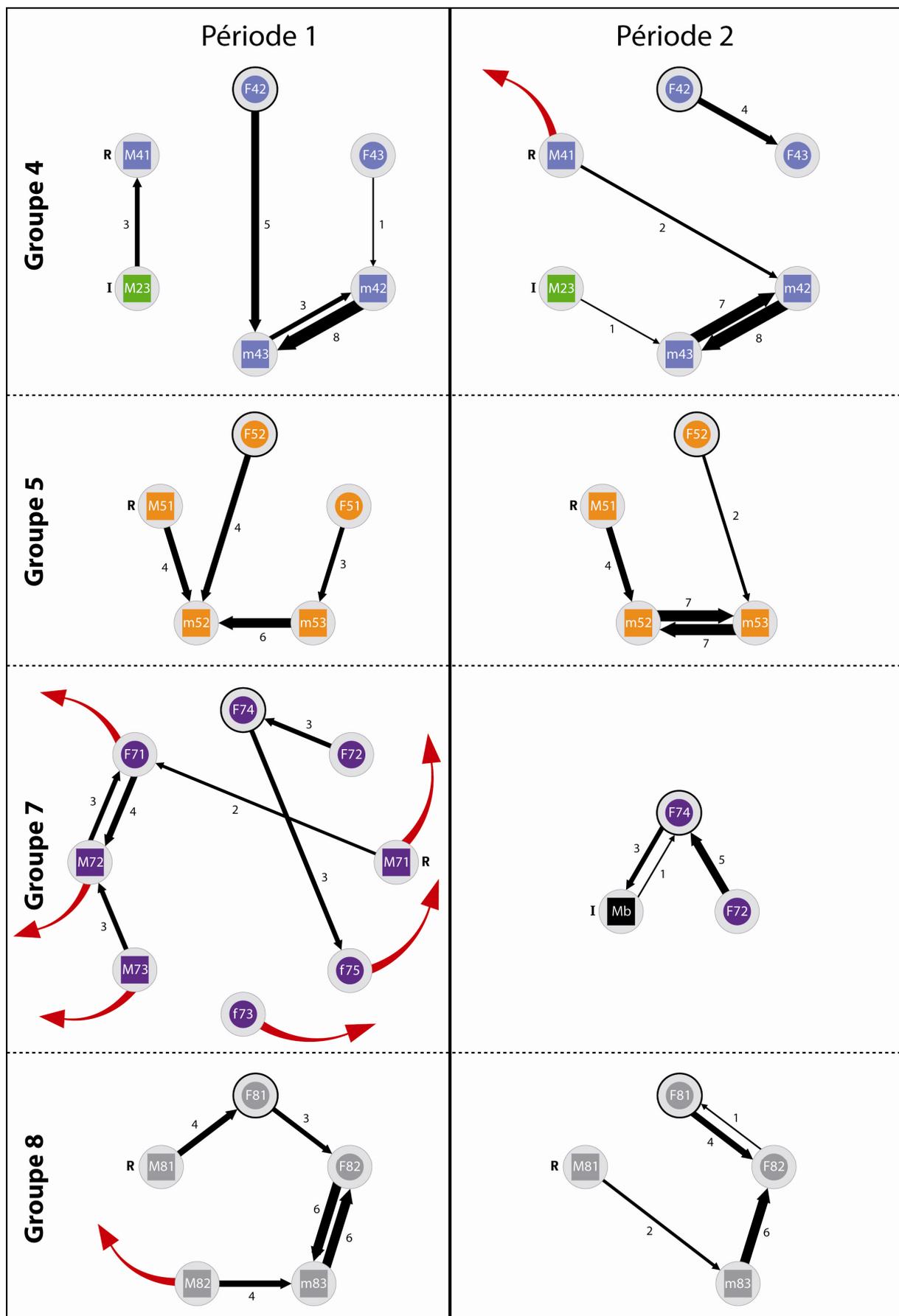
## **B- Liens d'affinité au sein de l'ensemble du groupe social**

La figure II.2 représente les sociogrammes de chacun des 4 groupes pour chacune des 2 périodes considérées. Pour un individu donné, seul le lien d'affinité le plus fort est représenté.

Globalement, aucun « pattern » particulier ne se retrouve de façon systématique. Cependant, dans les groupes qui contiennent des individus juvéniles (7 cas sur 8), la femelle dominante a un lien privilégié avec un individu juvénile dans 4 cas (G4-P1, G5-P1, G5-P2 et G7-P1). Dans 3 autres cas, la femelle dominante a un lien privilégié avec la deuxième femelle adulte (G4-P2, G8-P1 et G8-P2). Enfin, dans un cas (G7-P2), la femelle dominante a un lien préférentiel avec le mâle immigrant récemment intégré Mb.

En général, lorsqu'un groupe contient plusieurs individus juvéniles (5 cas sur 8), ils entretiennent entre eux des liens d'affinité privilégiés (G4-P1/P2, G5-P1/P2).

Enfin, lorsque l'on considère l'ensemble du groupe social, tous les individus qui ont dispersé (figure II.2 : flèches rouges) n'avaient pas de lien préférentiel avec la femelle dominante (M41 : G4-P1 ; F71, f73, f75, M71, M72 et M73 : G7-P1 ; M82 : G8-P1). A l'inverse, les individus qui avaient une relation privilégiée avec la femelle dominante sont restés au sein de leur groupe (F72 : G7-P1/P2 ; Mb : G7/P1 ; M81 : G8/P1 ; F82 : G8/P2). Cette dernière condition ne semble pourtant pas indispensable pour demeurer au sein du groupe.



**Figure II.2 :** Liens d'affinité au sein des 4 groupes sociaux au cours des périodes 1 et 2  
 Les femelles dominantes cerclées de noir sont situées au sommet. Les mâles résidents sont symbolisés par la lettre **R** et les mâles immigrants par la lettre **I**. Les chiffres correspondent à l'intensité du lien d'affinité. Les flèches rouges représentent les dispersions.

# Discussion

---

La structure sociale peut être déterminée par l'analyse de l'ensemble des relations dyadiques existant au sein du groupe. Chacune des relations dyadiques dépend de la fréquence et de l'intensité des interactions affiliatives et agonistiques (Hinde, 1976). Certaines espèces de lémurins présentent des particularités qui les différencient des autres Primates, notamment la dominance des femelles et l'existence de liens d'affinité forts entre un mâle et une femelle (Kappeler et Ganzhorn, 1993 ; Kappeler, 1997, 1999b ; Jolly, 1998). Dans le présent chapitre, nous avons cherché à préciser la structure sociale de 4 groupes de *Propithecus edwardsi* en évaluant d'une part les relations de dominance et d'autre part les liens d'affinité sur lesquels pourrait reposer la cohésion du groupe.

## **Les agressions : analyse globale**

Pour déterminer les relations de dominance au sein des groupes sociaux de propithecus, nous nous sommes basés sur les interactions agonistiques impliquant les individus adultes. Globalement, l'analyse des comportements agressifs révèle d'importantes différences intersexuelles concernant tous les paramètres étudiés (initiation, contexte, direction, issue). Ces agressions sont majoritairement initiées par les femelles (figure I.1) et principalement lors du fourragement (figure I.2). Celles initiées par les mâles, nettement moins nombreuses, ne sont pas liées à un contexte particulier. Les agressions émises par les femelles sont majoritairement dirigées contre les mâles ; les agressions émises par les mâles sont presque exclusivement dirigées contre d'autres mâles (figure I.3). Enfin, l'issue est en général favorable pour les femelles alors qu'elle semble nettement plus aléatoire pour les mâles (figure I.4). Globalement, il paraît donc clair que chez *Propithecus edwardsi*, les femelles dominent les mâles. Ces résultats sont en accord avec ceux du Parc National de Ranomafana. Pourtant, la dominance des femelles chez cette espèce a été longtemps sujet à controverses. L'espèce a tout d'abord été caractérisée par une dominance des femelles (Wright, 1995). Mais Erhart et Overdorff (1998, 1999) n'ont observé aucune agression dans un contexte de fourragement et Hemingway (1995) rapporte que le taux d'agressions par heure est très faible chez cette espèce. Plus récemment, Pochron *et al.* (2003) ont réalisé une étude à long terme focalisée sur les interactions agressives afin de caractériser avec précision la dominance des femelles. Les résultats de cette étude indiquent clairement que les femelles dominent les mâles dans tous les contextes comportementaux. Les auteurs insistent cependant sur le fait que seule une étude à long terme permet d'obtenir de tels résultats du fait du faible taux d'agression chez cette espèce.

Après cette analyse globale, nous avons précisé ces relations au niveau individuel.

## **Les rangs de dominance au sein du groupe**

L'analyse des interactions agonistiques (agressions et évitements) nous a permis de déterminer le rang de dominance de chaque individu au sein de son groupe (Zumpe et Mickael, 1986). Cette analyse a été réalisée indépendamment pour les 2 périodes d'observation correspondant approximativement à 2 années consécutives. Quels que soient le groupe et la période considérée, la même femelle conserve le statut de femelle dominante. Par contre, le rang de dominance des autres individus est plus variable. Ainsi, le deuxième rang peut être occupé par le mâle résidant (groupe 4/période 1 : figure I.5 ; groupe 8/période 1 : figure I.8) ou par la deuxième femelle adulte (groupe 7/période 1 et 2 : figure I.7 ; groupe 4 et 8/période 2). En réalité, il semble que le changement de rang de la deuxième femelle adulte dépende de son stade de maturité : à l'âge adulte, elle supplanterait le mâle résidant. Une fois cet ordre établi, il demeurerait stable tant que la composition en femelles n'est pas modifiée. De ce fait, un mâle adulte qui intègre un groupe existant, occuperait systématiquement un rang inférieur à celui de la deuxième femelle adulte (Groupe 4 : M23/ Groupe 7 : Mb). Ces résultats sont en accord avec ceux d'Hemingway (1995) concernant 3 groupes de *Propithecus edwardsi* du Parc National de Ranomafana. Dans chacun de ces 3 groupes, une seule femelle

ne subit aucune agression de la part des autres individus et ne manifeste aucun comportement de soumission. Elle peut de ce fait être considérée comme la femelle dominante. Cependant, la deuxième femelle du groupe n'est pas seulement subordonnée à la femelle dominante. Les mâles du groupe peuvent en effet susciter de sa part des comportements de soumission. Selon Hemingway (1995), l'histoire du groupe et le stade de maturité des individus présents influenceraient les relations qu'ils entretiennent.

D'après les analyses génétiques (chapitre 3 : tableau III.2), les 2 femelles qui occupent les 2 premiers rangs de dominance seraient liées par une relation mère-fille dans 3 des 4 groupes étudiés (G5, G7 et G8). Au sein du groupe 4, la relation de parenté entre les 2 femelles F42 et F43 n'a pu être déterminée.

Lorsqu'une troisième femelle adulte est présente dans le groupe, son statut est encore différent. En effet, dans le groupe 7 lors de la première période, la troisième femelle adulte est reléguée au dernier rang. Elle est dominée par tous les individus femelles et mâles du groupe. Ce dernier résultat confirme à nouveau le fait que le statut de la troisième femelle adulte est incertain et qu'elle ne peut résider de façon stable au sein d'un groupe (chapitre 2). Chez *Propithecus edwardsi*, le rang de dominance des femelles semble donc directement lié à leur âge. En effet, d'après les déterminations d'âge effectuées lors des captures, **la femelle dominante est systématiquement la plus âgée et la femelle qui occupe le second rang de dominance serait sa première fille**. Si la femelle dominante meurt, la plus âgée de ses filles la remplacerait. Cela semble avoir été le cas au sein du groupe 4 : après la mort de F41, F42 a acquis le statut de dominante.

Après avoir identifié la femelle dominante au sein de chaque groupe, nous avons précisé son statut particulier en évaluant l'existence d'éventuelles différences comportementales avec les autres individus. Pour cela, nous nous sommes intéressés à différents paramètres (priorité alimentaire, initiations des progressions et toilettes), les 2 premiers étant directement liés au comportement de fourragement.

Le comportement de fourragement dépend de différents facteurs (*i.e.*, disponibilité et qualité des ressources, probabilité d'attaque par un prédateur, besoins énergétiques) (Stephens et Krebs, 1986 ; Cuthill et Houston, 1997). La situation se complique encore pour les espèces organisées en groupes sociaux (Giraldeau et Caraco, 2000 ; Krause et Ruxton, 2002) puisque les relations de dominance vont influencer les comportements de fourragement. Les individus dominants peuvent profiter de leur statut pour occuper les meilleurs sites quant à la qualité des ressources et/ou la moindre exposition aux prédateurs. Les individus subordonnés peuvent ainsi souffrir d'un apport énergétique restreint du fait de la moindre qualité des seules ressources auxquelles ils ont accès et de la vigilance permanente qu'ils doivent maintenir. Dans certains cas, la seule présence d'un dominant peut forcer un individu à réduire sa prise alimentaire (Saito, 1996).

### **La priorité alimentaire**

Dans la présente étude, pour évaluer la priorité alimentaire, nous nous sommes basés sur tous les comportements agonistiques survenus lors du fourragement. Avant d'évoquer les différences interindividuelles au sein de chaque groupe, il est intéressant d'examiner les résultats plus globalement. En effet, des différences intergroupes apparaissent clairement quant à la fréquence horaire de ces comportements dans un tel contexte (figure I.9). Ce paramètre, nettement plus élevé au sein du groupe 4 lors de la deuxième période, reflète une compétition alimentaire plus intense que dans les autres groupes. Il semble peu probable que ce phénomène soit lié à la seule présence du mâle immigrant M23. Cet individu a en effet intégré le groupe au début de la première période. Or, à cette époque, la compétition alimentaire est comparable à celle des autres groupes. Il paraît plus vraisemblable que la différence observée au sein de ce groupe lors de la seconde période soit liée à son effectif élevé et à la surface restreinte de son domaine vital. Le groupe comprend en effet 8 individus qui occupent un domaine vital de 47 hectares cerné à l'est par le groupe 1 et à l'ouest par le groupe 5 (chapitre 1 : figure I.2). De ce fait, la surface disponible par individu n'est que de 5.9 hectares. Inférieure à celle de la majorité des autres groupes, cette surface implique probablement une forte compétition alimentaire. Cependant, la surface

disponible par individu au sein du groupe 8 lors de la seconde période est également faible (6 hectares), sans pour autant que la compétition alimentaire soit plus intense. La seule différence entre ces 2 groupes reste la parcelle qu'ils occupent : le groupe 4 est basé sur la parcelle 1 et le groupe 8 sur la parcelle 5-6. Il est probable que ces parcelles offrent des ressources de qualité différente, expliquant ainsi un niveau de compétition différent. A ce stade, seuls des inventaires floristiques réalisés sur chaque parcelle permettraient de confirmer cette hypothèse. D'après les résultats présentés dans le chapitre 1, il semble en effet que les pressions écologiques soient plus fortes sur la parcelle 1 que sur les autres parcelles.

Malgré ces différences intergroupes, le même type de résultat se retrouve au sein même de chaque groupe : la femelle dominante initie, sinon la totalité, du moins la majorité des interactions agonistiques dans lesquelles elle est engagée lors du fourragement. Son statut de dominante lui confère donc la priorité alimentaire. Ce résultat s'applique aussi à la deuxième femelle adulte lorsqu'elle occupe le second rang de dominance (F72/période 1 et 2 : figure I.12 ; F43/période 2 : figure I.10). Ici encore, l'acquisition de la priorité alimentaire semble directement liée à l'âge. En effet, au sein du groupe 8 lors de la première période, la jeune femelle adulte F82 est réceptrice dans toutes les interactions agonistiques liées au fourragement (figure I.13). Son comportement évolue lors de la seconde période puisqu'aucune différence quant à l'initiation et à la réception de ces interactions n'est observée. Il est probable qu'à terme, elle soit majoritairement initiatrice de ces conflits. Il semble donc que l'acquisition de la priorité alimentaire de la deuxième femelle adulte se fasse de manière progressive en fonction du stade de maturité alors qu'elle est établie dès la formation du groupe pour la femelle dominante. D'après nos résultats, seules ces 2 femelles sont prioritaires pour l'accès aux ressources au sein du groupe. Cette caractéristique, qui leur est propre, peut influencer sur leurs relations sociales. En effet, l'organisation et la structure sociales des espèces sociables de Primates dépendent fortement de la distribution des ressources (Wrangham, 1980 ; Janson, 1988). Van Schaik (1989) suggère que les variations des relations sociales entre les femelles au sein même du groupe peuvent être expliquées par le type de compétition auquel elles sont soumises lors du fourragement (Sterck *et al.*, 1997). Ainsi, lorsque les ressources sont distribuées régulièrement, aucune hiérarchie particulière ne régirait l'organisation du groupe et la prise alimentaire de chaque individu serait similaire. Dans ces conditions, les femelles n'auraient aucun avantage à développer des liens d'affinité particuliers (Wrangham, 1980). Par contre lorsque les ressources sont distribuées de façon hétérogène, elles peuvent être facilement monopolisées. Dans une telle situation, les relations de dominance seraient en général clairement établies et la prise alimentaire de chaque individu dépendrait de son rang. L'accès aux ressources des femelles serait alors favorisé par les relations étroites qu'elles entretiendraient entre elles (Wrangham, 1980). En général, l'hypothèse de van Schaik (1989) permet d'expliquer les variations observées quant à la structure sociale des Primates haplorhiniens. Chez la plupart des Primates folivores, les femelles ne développent pas de relation particulière entre elles alors que des liens d'affinités forts existent chez la majorité des Primates frugivores et omnivores. Cependant, cette hypothèse ne permet pas d'expliquer certains « patterns » comportementaux observés chez d'autres espèces de lémuriens. Par exemple, chez *Lemur catta*, les femelles sont organisées selon une hiérarchie de dominance claire (Jolly, 1966) et sont étroitement liées (Sussman, 1974 ; Sauther et Sussman, 1993) bien que selon la saison, l'espèce puisse être majoritairement folivore (Sussman, 1974 ; Sauther, 1994). D'autres espèces, comme *Eulemur fulvus*, sont frugivores et présentent une structure sociale ne reposant ni sur la dominance des femelles ni sur des liens particuliers entre elles (Pereira *et al.*, 1990). Chez *Propithecus edwardsi*, le régime alimentaire est équilibré puisqu'il est composé d'autant de fruits que de graines et de feuilles (Hemingway, 1995) et la structure sociale est basée sur une dominance des femelles (Pochron *et al.*, 2003). Néanmoins, selon Erhart et Overdorff (1999) la structure sociale ne reposerait pas sur des liens privilégiés entre les femelles. Cela semble pourtant être le cas dans la présente étude, du moins lors de certaines périodes lorsque le groupe arbore une composition particulière (voir suite du document). Les liens entre structure sociale et distribution des ressources semblent donc plus complexes chez les lémuriens.

Quoi qu'il en soit, la priorité alimentaire permettrait aux femelles de satisfaire les besoins énergétiques liés à la reproduction, comme l'ont suggéré plusieurs auteurs (Jolly, 1984 ; Young *et al.*, 1990 ; Pereira *et al.*, 1999 et Wright, 1999). Chez *Propithecus edwardsi*, cette hypothèse est d'autant plus plausible que l'acquisition de la priorité alimentaire de la deuxième femelle adulte serait directement liée à sa maturité sexuelle. En moyenne, les besoins énergétiques des femelles sont plus importants que ceux des mâles puisqu'elles doivent assurer gestation et lactation. Ces coûts énergétiques ont été mesurés chez quelques espèces de Primates (babouins : Altmann, 1980 ; marmousets : Tardif *et al.*, 2002). Chez plusieurs espèces de lémurien, les femelles se reproduisent rarement lors de 2 années consécutives (*Lemur catta* : Pereira et Weiss, 1991 ; *Propithecus verreauxi verreauxi* : Richard *et al.*, 1991 ; *Propithecus spp* : Meyers et Wright, 1993 ; *Eulemur fulvus rufus* : Overdorff *et al.*, 1999 ; *Propithecus edwardsi* : Pochron *et al.*, 2004). Certains auteurs ont suggéré que les coûts énergétiques liés à la lactation les empêcheraient de stocker suffisamment d'énergie pour se reproduire avec succès l'année suivante (Pereira et Weiss, 1991 ; Pereira, 1993 ; Pereira *et al.*, 1999). Chez *Propithecus verreauxi*, Richard *et al.* (2000) ont montré que la probabilité de conception dépendait directement du poids, les femelles de faible poids se reproduisant moins. En général, il n'existe pas de différence de taille entre mâles et femelles chez les lémurien et notamment chez *Propithecus edwardsi* (Glander *et al.*, 1992). Les femelles n'ont donc aucun avantage physique sur les mâles et si elles les dominent, c'est qu'ils le leur permettent par leurs comportements de déférence. De tels comportements ont été observés chez *Lemur catta* (Pereira *et al.*, 1990) : la plupart des comportements de soumission émis par les mâles seraient provoqués par la seule approche des femelles. Si un mâle favorise l'accès aux ressources des femelles en se soumettant à leurs comportements agonistiques lors du fourragement, il peut d'une part augmenter le nombre de femelles fertiles lors de la prochaine saison de reproduction (Pochron *et al.*, 2003) et d'autre part augmenter les chances de survie du petit dont il est le géniteur. Les mâles optimiseraient ainsi leur succès reproducteur, et ce d'autant plus que lors des accouplements, les femelles préféreraient les mâles subordonnés (Richard, 1992). Enfin, Pochron et Wright (2002) ont montré chez *Propithecus edwardsi* que la taille des testicules des mâles adultes étaient similaires quel que soit leur poids et qu'ils avaient autant de probabilité de fertiliser une femelle. Les mâles pourraient donc supporter une perte de poids sans effet négatif sur leur capacité à se reproduire. Lors du fourragement, un mâle qui conteste l'agression d'une femelle peut bénéficier d'un avantage à court terme si l'apport énergétique excède celui du coût dû à l'agression. Cependant, si une femelle perd son jeune ou si ses chances de se reproduire sont restreintes du fait d'un manque énergétique, le mâle diminuera son propre succès reproducteur en accédant à la ressource (Pochron *et al.*, 2003).

Chez plusieurs espèces de Primates, la prise alimentaire diffère en quantité et/ou en qualité selon le sexe. Les femelles peuvent ainsi passer plus de temps à se nourrir et consommer de ce fait des quantités plus importantes et/ou sélectionner les parties des plantes les plus énergétiques (Rodman, 1977 ; Waser, 1977 ; Wright, 1984 ; Boinski, 1988). Ces divergences quant aux comportements de fourragement dépendent d'une part des relations de dominance et d'autre part de l'initiation des déplacements du groupe.

### **L'initiation des progressions**

La coordination des déplacements entre les différents sites de fourragement peut en effet influencer sur le contrôle de la prise alimentaire en quantité et en qualité (Boinski, 1991). Bien que chez quelques espèces de Primates, les mâles soient majoritairement responsables des déplacements du groupe (chimpanzé (*Pan troglodytes*) : Goodall, 1968 ; babouin hamadryas (*Papio hamadryas*) : Kummer, 1968 ; Sigg et Stolba, 1981 ; gorille (*Gorilla gorilla beringei*) : Watts, 1994), chez la plupart d'entre elles, ce sont surtout les femelles qui coordonnent ces déplacements (vervet (*Cercopithecus aethiops*) : Struhsaker, 1967 ; macaque rhésus (*Macaca mulatta*) : Neville, 1968 ; babouin jaune (*Papio cynocephalus anubis*) : Rowell, 1969 ; babouin gelada (*Theropithecus gelada*) : Dunbar et Dunbar, 1975 ; colobe guéréza (*Colobus guereza*) : Oates, 1977 ; capucin moine (*Cebus capucinus*) : Freese et Oppenheimer, 1981 ; macaque cynomolgus (*Macaca fascicularis*) : van Noordwijk et van Schaik, 1987 ; saimiri d'Amérique centrale

(*Saimiri oerstedii*) : Boinski, 1988). Le même type de résultat a été observé chez certaines espèces de Primates strepsirrhiniens (*Eulemur fulvus rufus* et *Propithecus edwardsi* : Erhart et Overdorff, 1999). Comme cela a été réalisé au sein du Parc National de Ranomafana (Erhart et Overdorff, 1999), nous avons analysé les progressions au sein de nos 4 groupes, les résultats des 2 études étant très comparables. L'analyse globale met en évidence l'initiation majoritaire des femelles (figure I.14). Cependant, lorsque les mâles sont initiateurs, ils ont autant de probabilité d'être suivis que les femelles. Au sein même de chaque groupe, la femelle dominante initie majoritairement les progressions. Ce dernier résultat ne s'applique pourtant pas au groupe 4 lors de la seconde période (figure I.15). Dans ce cas précis, la deuxième femelle adulte F43 initie autant de progressions que la femelle dominante F42. Il est possible que la forte compétition alimentaire (figure I.9) pousse la deuxième femelle à optimiser ses apports énergétiques en arrivant la première sur les sites de fourragement. Ainsi, la priorité alimentaire et l'initiation des progressions confèrent aux femelles certains avantages (*i.e.*, choisir la destination, arriver la première, monopoliser la ressource) qui leur permettraient de satisfaire leurs besoins énergétiques. Cependant, dans le Parc National de Ranomafana, Hemingway (1999) n'a mis en évidence aucune différence intersexuelle quant à la durée de fourragement chez *Propithecus edwardsi*. Il semble néanmoins que la composition du régime alimentaire diffère entre les mâles et les femelles pour 1 des 2 groupes étudiés durant certaines périodes de l'année. L'hypothèse selon laquelle les femelles sélectionneraient des items de nourriture particuliers pour optimiser leurs apports énergétiques ne pourra être confirmée que par des analyses nutritionnelles. Même si elle est vérifiée, au vu des différences entre les 2 groupes, cette hypothèse ne supporterait que partiellement la prédiction selon laquelle les différences intersexuelles seraient plus prononcées pendant les périodes de fort besoin énergétique des femelles (*i.e.*, gestation, lactation). Pour conclure, il semble que la dominance des femelles n'implique pas de façon évidente des comportements de fourragement différents selon le sexe. Plus que des différences comportementales, d'autres mécanismes (*e.g.*, physiologiques) seraient impliqués dans la conservation et le stockage de l'énergie requise pour satisfaire les besoins énergétiques des femelles (Hemingway, 1999).

### **Les toilettages**

Nous avons enfin analysé les comportements de toilettage. De tels comportements sont communs chez de nombreuses espèces de Primates et dépendent de différents facteurs tels que l'âge, le sexe, le contexte, l'état reproductif, la saison, ou encore la taille du groupe (Defler, 1978 ; Thierry *et al.* ; 1990 ; Rowell *et al.*, 1991 ; Martel *et al.*, 1994 ; Call *et al.*, 1996). Cependant, les toilettages seraient principalement influencés par les relations affiliatives (Sade, 1965 ; Gouzoules et Gouzoules, 1987) et le rang de dominance (Oki et Maeda, 1973 ; Fairbanks, 1980 ; Silk, 1982 ; Sambrook *et al.*, 1995). Ils permettraient ainsi d'établir et d'entretenir les relations sociales (Sade, 1965 ; Oki et Maeda, 1973 ; Dunbar, 1996). Chez *Propithecus edwardsi*, il apparaît que la femelle dominante n'est pas particulièrement recherchée pour ce type de comportement, aucune différence significative n'étant observée quant à la fréquence et à la durée des toilettages selon le statut des individus. Par contre au sein de chaque groupe, des différences interindividuelles apparaissent. De façon systématique, la femelle dominante est réceptrice dans la majorité des toilettages qu'elle partage avec les autres individus du groupe. Le même type de résultat s'applique à la deuxième femelle adulte lorsqu'elle occupe le second rang de dominance (F72/période 1 et 2 : figure I.21 ; F43/période 2 : figure I.19), excepté la femelle F82 lors de la seconde période (figure I.22). Ici encore, la réception majoritaire des toilettages semble être directement liée au stade de maturité.

**Ces différents résultats mettent en évidence le rôle central de la femelle dominante au sein des 4 groupes étudiés ainsi que le statut particulier de la deuxième femelle adulte lorsqu'elle a atteint la maturité sexuelle. Le « pouvoir » de ces femelles a été mis en évidence. Elles affirment leur dominance sur les autres individus par des comportements agressifs mais sont aussi capables de les influencer sans**

**avoir recours à de tels comportements (*i.e.*, réception des toilettes et initiation des progressions pour la femelle dominante).**

Ces 2 femelles semblent être les seuls individus qui peuvent résider au sein du groupe à long terme (chapitre 2). La cohésion sociale d'une telle organisation devrait reposer sur des liens privilégiés entre ces 2 femelles plutôt que sur des liens de couple. Pour vérifier cette dernière hypothèse, nous avons cherché à caractériser les relations affiliatives interindividuelles en nous basant sur les proximités et les contacts.

### ***Les relations affiliatives interindividuelles***

Pour chacune des 2 périodes considérées, l'analyse a concerné les adultes résidants seuls et l'ensemble du groupe social. Quels que soient les individus pris en compte, aucun « pattern » particulier ne se retrouve de façon systématique (figure II.1 et II.2). Ce résultat est en accord avec les données disponibles concernant d'autres espèces de propitèques (Meyers, 1993) ou la même espèce sur un site différent (Hemingway, 1995) : les « patterns » d'association établis à partir des proximités sont variables d'un groupe à l'autre et difficiles à catégoriser. Cependant, si l'on ne considère que les adultes résidants (figure II.1), la femelle dominante et la deuxième femelle adulte ont eu une relation privilégiée et réciproque au sein du groupe 7 (P1) et au sein du groupe 4 (P2). Au terme de ces périodes, certains individus ont dispersé (G7 : F71, M71 et M72 ; G4 : M41). Le même type de relation entre F81 et F82 a été observé au sein du groupe 8 lors des 2 périodes sans qu'aucun événement de dispersion ne survienne de la part du mâle résidant M81. Cependant, cet individu avait lui-même un lien préférentiel avec la femelle dominante. Et, comme cela a été décrit dans le paragraphe précédent, il semble que F82 n'ait pas atteint un stade de maturité suffisant pour jouer un rôle particulier au sein du groupe. L'ensemble de ces résultats révèle que les relations d'affinité évoluent selon une dynamique dans laquelle la composition du groupe revêt une importance particulière. Ainsi, lorsqu'un mâle et une femelle forment un groupe, ils auraient probablement une relation de couple privilégiée jusqu'à ce que leur premier descendant femelle atteigne la maturité sexuelle. La cohésion au sein du groupe reposerait alors sur une relation privilégiée entre la femelle dominante et sa première fille, relation dont l'intensité dépendrait de la stabilité du groupe. Ces 2 femelles développeraient en effet des liens d'affinité plus intenses lorsque la composition du groupe deviendrait instable. D'après les résultats du chapitre 2, la composition du groupe est instable lorsque 3 femelles adultes sont présentes (G7/P1) et/ou lorsque le mâle résidant est le père de la deuxième femelle adulte (G7/P1 et hypothétiquement G4/P2). Dans l'une ou l'autre de ces situations, la femelle dominante et la deuxième femelle adulte, en développant des liens d'affinité privilégiés, influeraient sur la composition du groupe. A l'inverse, lorsque la composition du groupe est stable (*i.e.*, la deuxième femelle n'est pas complètement mature : G4/P1 ; G5/P1 ; G8/P1-P2, ou le mâle adulte du groupe ne lui est pas directement apparenté : G7-P2, les 2 femelles ne présentent pas forcément une relation privilégiée. Ces hypothèses sont en accord avec celle proposée par Irwin (2006) concernant le genre *Propithecus* en général : les relations interindividuelles seraient largement influencées par les variations de la composition du groupe et les liens de parenté entre les individus de même sexe.

En terme de prédiction concernant le groupe 8, nous pouvons supposer que la dispersion de M81 est imminente d'une part parce qu'il est très probablement le père de la deuxième femelle F82 (chapitre 2 : tableau III.2) et d'autre part parce que l'évolution du comportement de F82 (*i.e.*, rang de dominance, priorité alimentaire) révèle qu'elle atteindra très prochainement un stade de maturité suffisant pour influencer sur la composition du groupe.

**En résumé, la cohésion sociale d'un groupe de propitèques serait basée sur une relation privilégiée de couple tant que le groupe ne contient qu'une seule femelle adulte. Puis, lorsque la première fille du couple devient adulte, la cohésion du groupe reposerait sur une relation privilégiée entre les 2 femelles adultes.**

En terme adaptatif, il est possible que ces liens d'affinité intenses permettent aux femelles de résider au sein du groupe sur du long terme. Cette dernière hypothèse expliquerait la prépondérance de liens femelle-femelle plutôt que mâle-femelle dans les groupes contenant 2 femelles adultes. D'après les données du Parc National de Ranomafana, la femelle dominante peut en effet être remplacée par une femelle immigrante (Morelli *et al.*, 2009). Pour éviter ce phénomène, l'association entre 2 femelles est probablement plus efficace que l'association entre un mâle et une femelle. D'après Morelli *et al.* (2009), ces phénomènes d'éviction ne sont d'ailleurs survenus que dans les groupes ne contenant qu'une seule femelle adulte. Le mâle aurait en effet intérêt à faciliter l'intégration d'une nouvelle femelle pour rester lui-même au sein du groupe, puisque les dispersions des mâles résidants semblent être liées au passage à l'âge adulte de leur première fille (chapitre 2).

## Références

---

- Altmann J. (1974). Observational study of behavior : sampling methods. *Behaviour* 49(3-4): 227-267
- Altmann J. (1980). Baboon mothers and infants. Harvard University Press, Cambridge
- Boinski S. (1988). Sex differences in the foraging behavior of squirrel monkeys in a seasonal habitat. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 23: 177-186
- Boinski S. (1991). The coordination of spatial position: A field study of the vocal behavior of adult female squirrel monkeys. *Animal Behaviour* 41: 89-102
- Call J., Judge P.G. and de Waal F.B.M. (1996). Influence of kinship and spatial density on reconciliation and grooming in rhesus monkeys. *American Journal of Primatology* 39: 35-45
- Charles-Dominique P. and Petter J.J. (1980). Ecology and social life of *Phaner furcifer*. In *Nocturnal Malagasy Primates: Ecology, physiology and behavior*, pp 75-95. Charles-Dominique P., Cooper H.M. Hladik A., Hladik C.M., Pages E., Pariente G.F., Petter-Rousseaux A. and Schilling A. Eds. Academic Press, New York
- Cowlishaw G. and Dunbar R. (1991). Dominance rank and mating success in male primates. *Animal Behaviour* 41: 1045-1056
- Cuthill I.C. and Houston A.I. (1997). Managing time and energy. In *Behavioural Ecology: an evolutionary approach*, 4th edition, pp 97-120. Krebs J.R. and Davies N.B. Eds. Blackwell Science, Oxford
- Defler T.R. (1978). Allogrooming in two species of macaque (*Macaca nemestrina* and *Macaca radiata*). *Primates* 19: 153-167
- de Waal F.B.M. (1986). The integration of dominance and social bonding in primates. *The Quarterly of Review Biology* 61: 459-479
- de Waal F.B.M. (1989). Dominance "style" and primate social organization. In *Comparative Socioecology*, pp 243-263. Standen V. and Foley R.A. Eds. Blackwell Science, Oxford
- Digby L.J. and Kahlenberg S.M. (2002). *Female dominance in blue-eyed black lemurs (Eulemur macaco flavifrons)*. *Primates* 43(3): 191-199
- Dunbar R.I.M. and Dunbar E.P. (1975). *Social Dynamics of Gelada Baboons*, Karger, Basel
- Dunbar R.I.M. (1988). *Primate social systems*. Cornell University Press, New York
- Dunbar R.I.M. (1996). *Grooming, Gossip and the Evolution of Language*. Farber and Faber, London
- Erhart E.M. and Overdorff D.J. (1998). Infanticide in *Propithecus diadema edwardsi*: An evaluation of the sexual selection hypothesis. *International Journal of Primatology* 19(1): 73-81
- Erhart E.M. and Overdorff D.J. (1999). Female coordination of group travel in wild *Propithecus* and *Eulemur*. *International Journal of Primatology* 20(6): 927-940
- Fairbanks L. (1980). Relationships among adult females in captive vervet monkeys: Testing a model of rank-related attractiveness. *Animal Behaviour* 28: 853-859
- Fornasieri I., Caubere M. and Roeder J.J. (1993). Social dominance and priority of access to drinking in *Lemur macaco*. *Aggressive Behavior* 19(6): 455-464
- Freed B.Z. (1996). Co-occurrence among crowned Lemurs (*Lemur coronatus*) and Sanford's Lemur (*Lemur fulvus sanfordi*) of Madagascar. Doctoral dissertation. Washington University, St. Louis MO

- Freese C.H. and Oppenheimer J.R. (1981). The capuchin monkeys, genus *Cebus*. In *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*, Vol. 1, pp 331-390. Coimbra-Filho A.F. and Mittermeier R.H. Eds. Academia Brasileira de Ciencias, Rio de Janeiro
- Giraldeau L.A. and Caraco T. (2000). Social foraging theory. Princeton University Press, Princeton
- Glander K.E., Wright P.C., Daniels P.S. and Merenlender A.M. (1992). Morphometrics and testicle size of rain forest lemur species from southeastern Madagascar. *Journal of Human Evolution* 22(1): 1-17
- Goodall J. (1968). The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Animal Behaviour* 1: 161-311
- Gouzoules S. and Gouzoules H. (1987). Kinship. In *Primate Societies*, pp 299-305. Smuts B.B., Cheney D.L., Seyfarth R.M., Wrangham R.W. and Struhsaker T.T. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Grassi C. (2001). The Behavioral Ecology of *Hapalemur griseus griseus*: The Influences of Microhabitat and Population Density on this Small-Bodied Prosimian Folivore. Doctoral dissertation. University of Texas, Austin TX
- Hamilton W. and Bulger J. (1992). Facultative expression of behavioral differences between one-male and multi-male savanna baboon groups. *American Journal of Primatology* 28: 61-71
- Hemingway C.A. (1995). Feeding and reproductive strategies of the Milne-Edwards' sifaka, *Propithecus diadema edwardsi*. Doctoral dissertation. Duke University, Durham NC
- Hemingway C.A. (1998). Selectivity and variability in the diet of Milne-Edwards' sifakas (*Propithecus diadema edwardsi*): Implications for folivory and seed-eating. *International Journal of Primatology* 19: 355-377
- Hinde R.A. (1976). Interactions, relationships and social structure. *Man* 11: 1-17
- Irwin M.T. (2006). Ecological impacts of forest fragmentation on diademed sifakas (*Propithecus diadema*) at Tsinjoarivo, eastern Madagascar: Implications for conservation in fragmented landscapes. Doctoral dissertation. Stony Brook University, Stony Brook NY
- Janson C.H. (1988). Intra-specific food competition and primate social structure: A synthesis. *Behaviour* 105: 1-17
- Johnson S.E. (2002). Ecology and Speciation in Brown Lemurs: White-Collared Lemurs (*Eulemur albocollaris*) and Hybrids (*Eulemur albocollaris* × *Eulemur fulvus rufus*) in Southeastern Madagascar. Doctoral dissertation. University of Texas, Austin TX
- Jolly A. (1966). Lemur behavior: A Madagascar field study. University of Chicago Press, Chicago
- Jolly A. (1984). The puzzle of female feeding priority. In *Female Primates: Studies by women Primatologists*, pp: 197-215. Small M.F. Ed. Alan R. Liss. Inc., New York
- Jolly A. (1998). Pair-bonding, female aggression and the evolution of lemur societies. *Folia Primatologica* 69(Suppl 1): 1-13
- Kappeler P.M. (1990). Female dominance in *Lemur catta*: More than just female feeding priority? *Folia Primatologica* 55(2): 92-95
- Kappeler P.M. (1993). Variation in social structure: The effects of sex and kinship on social interactions in three lemur species. *Ethology* 93: 125-145
- Kappeler P.M. and Ganzhorn J.U. (1993). Lemur social systems and their ecological basis. Plenum Press, New York
- Kappeler P.M. (1996). Causes and consequences of life-history variation among strepsirrhine Primates. *The American Naturalist* 148(5): 868-891
- Kappeler P.M. (1997). Determinants of primate social organization: Comparative evidence and new insights from Malagasy lemurs. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 72(1): 111-151

- Kappeler P.M. (1999a). Primate socioecology: New insights from males. *Naturwissenschaften* 86: 18-29
- Kappeler P.M. (1999b). Lemur social structure and convergence in primate socioecology. In *Comparative Primate Socioecology*, pp 273-299. Lee P.C. Ed. Cambridge Univ Press, Cambridge
- Kappeler P.M. and van Schaik C.P. (2002). Evolution of Primate Social Systems. *International Journal of Primatology* 23( 4): 707-739
- Kaufman R. (1991). Female dominance in semifree-ranging black-and-white ruffed lemurs, *Varecia variegata variegata*. *Folia Primatologica* 57(1): 39-41
- Koenig A. (1998). Visual scanning by common marmosets (*Callithrix jacchus*): Functional aspects and the special role of adult males. *Primates* 39: 85-90
- Koenig A. (2002). Competition for resources and its behavioral consequences among female primates. *International Journal of Primatology* 23(4): 783-817
- Krause J. and Ruxton G.D. (2002). Living in groups. Oxford University Press, Oxford
- Kummer H. (1968). The coordination of travel. In *Social Organization of Hamadryas Baboons: A Field Study*, pp 122-156. University of Chicago Press, Chicago
- Lewis R.J. (2002). Beyond dominance: the importance of leverage. *The Quarterly Review of Biology* 77: 149-164
- Manson J.H. (1994). Male aggression: A cost of female mate choice in Cayo Santiago rhesus macaques. *Animal Behaviour* 48: 473-475
- Martel F.L., Nevison C.M., Rayment F.D. and Simpson M.J.A. (1994). The social grooming of captive female rhesus monkeys: Effects of the births of their infants. *International Journal of Primatology* 15: 555-572
- Meyers D.M. (1993). The Effects of Resource Seasonality on Behavior and Reproduction in the Golden-crowned Sifaka (*Propithecus tattersalli*, Simons, 1988) in Three Malagasy Forests. Doctoral dissertation. Duke University, Durham NC
- Meyers D.M. and Wright P.C. (1993). Resource tracking: Food availability and *Propithecus* seasonal reproduction. In *Lemur social systems and their ecological basis*, pp 179-192. Kappeler P.M. and Ganzhorn J.U. Eds. Plenum Press, New York
- Morelli T.L., King S.J., Pochron S.T. and Wright P.C. (2009). The rules of disengagement: takeovers, infanticide, and dispersal in a rainforest lemur, *Propithecus edwardsi*. *Behaviour* 146(4-5): 499-523
- Neville M.K. (1968). Ecology and activity of Himalayan foothill rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Ecology* 49: 110-123
- Noë R. and Hammerstein P. (1994). Biological markets: Supply and demand determine the effect of partner choice in cooperation, mutualism and mating. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 35: 1-12
- Oates J.F. (1977). The social life of a black-and-white colobus monkeys, *Colobus guereza*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 45: 1-60
- Oki J. and Maeda Y. (1973). Grooming as a regulator of behavior in Japanese macaques. In *Behavioral Regulators of Behavior in Primates*, pp 149-163. Carpenter C.R. Ed. Bucknell University Press, Lewisburg
- Overdorff D. J. (1998). Are Eulemur species pairbonded? Social organization and mating strategies of *Eulemur fulvus rufus* in Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology* 105: 153-166
- Overdorff D.J., Merenlender A.M., Talata P., Telo A., Forward Z.A. (1999). Life history of *Eulemur fulvus rufus* from 1988-1998 in southeastern Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology* 108(3): 295-310
- Overdorff D. and Erhart E. (2005). Female dominance in three species of wild Malagasy lemur. *American Journal of Primatology* 66(Suppl 1): 54

- Palombit R.A., Seyfarth R.M. and Cheney D.L. (1997). The adaptive value of "friendships" to female baboons: Experimental and observational evidence. *Animal Behaviour* 54: 599-614
- Perret M. (1982). Influence of social grouping on the reproductive biology of the female *Microcebus murinus* (Miller, 1777). *Zeitschrift fur Tierpsychologie* 60(1): 47-65
- Pereira M.E., Kaufman R., Kappeler P.M. and Overdorff D.J. (1990). Female dominance does not characterize all of the Lemuridae. *Folia Primatologica* 55(2): 96-103
- Pereira M.E. and Weiss M.L. (1991). Female mate choice, male migration, and the threat of infanticide in ringtailed lemurs. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28(2): 141-152
- Pereira M.E. (1993). Seasonal adjustment of growth rate and adult body weight in ringtailed lemurs. In *Lemur social systems and their ecological basis*, pp 205-221. Kappeler P.M. and Ganzhorn J.U. Eds. Plenum Press, New York
- Pereira M.E. and Kappeler P.M. (1997). Divergent systems of agonistic behaviour in lemurid primates. *Behaviour* 134(3-4): 225-274
- Pereira M.E., Strohecker R.A., Cavigelli S.A., Hughes C.L., and Pearson D.D. (1999). Metabolic strategy and social behavior in lemuridae. In *New Directions in Lemur Studies*, pp 93-118. Rakotosamimanana B., Rasamimanana H., Ganzhorn J.U. and Goodman S.M. Eds. Kluwer Academic Plenum, New York
- Petter J.J., Albignac R., Rumpel Y. (1977). Faune de Madagascar: Mammifères Lémuriens (Primates Prosimiens). ORSTOM-CNRS, Paris
- Plavcan J.M. and van Schaik C.P. (1992). Intrasexual competition and canine dimorphism in primates. *American Journal of Physical Anthropology* 87: 461-477
- Pochron S.T. and Wright P.C. (2002). Dynamics of testes size compensates for variation in male body size. *Evolutionary Ecology Research* 4(4): 577-585
- Pochron S.T., Fitzgerald J., Gilbert C.C., Lawrence D., Grgas M., Rakotonirina G., Ratsimbazafy R., Rakotsoa R., Wright P.C. (2003). Patterns of female dominance in *Propithecus diadema edwardsi* of Ranomafana National Park, Madagascar. *American Journal of Primatology* 61(4): 173-185
- Pochron S.T., Tucker W.T. and Wright P.C. (2004). Demography, life history, and social structure in *Propithecus diadema edwardsi* from 1986-2000 in Ranomafana National Park, Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology* 125(1): 61-72
- Pollock J.I. (1979). Female dominance in *Indri indri*. *Folia Primatologica* 31: 143-164
- Powzyk J.A. (1997). The socio-ecology of two sympatric indriids: *Propithecus diadema diadema* and *Indri indri*, a comparison of feeding strategies and their possible repercussions on species-specific behaviors. Doctoral dissertation. Duke University, Durham NC
- Radespiel U. and Zimmermann E. (2001). Female dominance in captive gray mouse lemurs (*Microcebus murinus*). *American Journal of Primatology* 54(4): 181-192
- Ralls K. (1976). Mammals in which females are larger than males. *The Quarterly Review of Biology* 51: 245-276
- Rasmussen M.A. (1999). Ecological Influences on activity Cycle in two cathemeral Primates, the mongoose lemur (*Eulemur mongoz*) and the common brown lemur (*Eulemur fulvus fulvus*). Doctoral dissertation. Duke University, Durham NC
- Richard A.F. (1978). Behavioral variation: Case study of a Malagasy Lemur, pp: 213. Associated University Press, New Jersey
- Richard A.F., Rakotomanga P., Schwartz M. (1991). Demography of *Propithecus verreauxi* at Beza Mahafaly, Madagascar: Sex ratio, survival, and fertility, 1984-1988. *American Journal of Physical Anthropology* 84(3): 307-322

- Richard A.F. (1992). Aggressive competition between males, female-controlled polygyny and sexual monomorphism in a Malagasy primate, *Propithecus verreauxi*. *Journal of Human Evolution* 22(4-5): 395-406
- Richard A.F., Dewar R.E., Schwartz M. and Ratsirarson J. (2000). Mass change, environmental variability and female fertility in wild *Propithecus verreauxi*. *Journal of Human Evolution* 39(4): 381-391
- Rodman P.S. (1977). Feeding behaviour of orang-utans of the Kutai reserve. In *Primate ecology: studies of feeding and ranging behaviour in Lemurs, Monkeys, and Apes*, pp 384-413. Clutton-Brock T. H. Ed. Academic Press, London
- Rowell T.E. (1969). Long-term changes in a population of Ugandan baboons. *Folia Primatologica* 11: 241-254
- Rowell T.E. (1979). How would we know if social organization were not adaptive? In *Primate Ecology and Social Organization*, pp 1-22. Bernstein I.S. and Smith E.O. Eds. Garland, New York
- Rowell T.E., Wilson C. and Cords M. (1991). Reciprocity and partner preference in grooming of female blue monkeys. *International Journal of Primatology* 12: 319-336
- Rowell T. E. (1993). Reification of social systems. *Evolutionary Anthropology* 2: 135-137
- Sade D.S. (1965). Some aspects of parent-offspring and sibling relations in a group of rhesus monkeys, with a discussion of grooming. *American Journal of Physical Anthropology* 23: 1-18
- Saito C. (1996). Dominance and feeding success in female Japanese macaques, *Macaca fuscata*: effects of food patch size and interpatch distance. *Animal Behaviour* 51: 967-980
- Sambrook T.D., Whiten A. and Strum S.C. (1995). Priority of access and grooming patterns of females in a large and small group of olive baboons. *Animal Behaviour* 50: 1667-1682
- Sauther M.L. (1992). The effect of reproductive state, social rank, and group size on resource use among free-ranging ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) of Madagascar. Doctoral dissertation. Washington University, St. Louis MO
- Sauther M.L. and Sussman R.W. (1993). A new interpretation of the social organization and mating system of the ringtailed lemur (*Lemur catta*). In *Lemur social systems and their ecological basis*, pp 111-120. Kappeler P.M. and Ganzhorn J.U. Eds. Plenum Press, New York
- Sauther M.L. (1994). Wild plant use by pregnant and lactating ringtailed lemurs: Implications for early hominid foraging. In *Eating on the Wild Side*, pp 240-256. Etkin N.L. Ed. University of Arizona Press, Tucson AZ
- Sicotte P. (1994). Effect of male competition on male-female relationships in bi-male groups of mountain gorillas. *Ethology* 97: 47-64
- Sigg H. and Stolba A. (1981). Home range and daily march in a hamadryas baboon troop. *Folia Primatologica* 36: 40-75
- Silk J.B. (1982). Altruism among female *Macaca radiata*: Explanations and analysis of patterns of grooming and coalition. *Behaviour* 79: 162-188
- Smuts B.B. (1985). *Sex and Friendship in Baboons*. Aldine, Hawthorne
- Smuts B.B. (1987a). Sexual competition and mate choice. In *Primate Societies*, pp 385-399. Smuts B.B., Cheney D.L., Seyfarth R.M., Wrangham R.W. and Struhsaker T.T. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Smuts B.B. (1987b). Gender, aggression, and influence. In *Primate Societies*, pp 400-412. Smuts B.B., Cheney D.L., Seyfarth R.M., Wrangham R.W. and Struhsaker T.T. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Smuts B.B. and Smuts R.W. (1993). Male aggression and sexual coercion of females in nonhuman primates and other mammals: Evidence and theoretical implications. *Advances in the Study of Behavior* 22: 1-63
- Stephens D.W. and Krebs J.R. (1986) *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton
- Sterck E.H.M., Watts D.P. and van Schaik C.P. (1997). The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41: 291-309

- Struhsaker T.T. (1967). Social structure among vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Behaviour* 29: 83-121
- Struhsaker T.T. (1969). Correlates of ecology and social organization among African cercopithecines. *Folia Primatologica* 11: 80-118
- Sussman R.W. (1974). Ecological distinctions in sympatric species of Lemur. In *Prosimian Biology*, pp 75-108. Martin R.D., Doyle G.A. and Walker A.C. Eds. Duckworth, London
- Takahata Y. (1982). Social relations between adult males and females of Japanese monkeys in the Arashiyama-B troop. *Primates* 23: 1-23
- Tardif S.D., Power M., Oftedal O.T., Power R.A. and Layne D.G. (2002). Lactation, maternal behavior and infant growth in common marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*): Effects of maternal size and litter size. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51(1): 17-25
- Thierry B., Gauthier C., and Peignot P. (1990). Social grooming in tonkean macaques (*Macaca tonkeana*). *International Journal of Primatology* 11: 357-375
- Tilden C.D. and Oftedal O.T. (1997). Milk composition reflects pattern of maternal care in prosimian primates. *American Journal of Primatology* 41(3): 195-211
- van Hooff J.A.R.A.M. and van Schaik C.P. (1992). Cooperation in competition: The ecology of primate bonds. In *Coalitions and Alliances in Humans and Other Animals*, pp 357-389. Harcourt A.H. and deWaal F.B.M. Eds. Oxford University Press, Oxford
- van Hooff J.A.R.A.M. and van Schaik C.P. (1994). Male bonds: Affiliative relationships among nonhuman primate males. *Behaviour* 130: 309-337
- van Hooff J.A.R.A.M. (2000). Relationships among non-human primate males: A deductive framework. In *Primate Males*, pp 193-191. Kappeler P.M. Ed. Cambridge University Press, Cambridge
- van Noordwijk M.A. and van Schaik C.P. (1987). Competition among female long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Animal Behaviour* 35: 577-589
- van Noordwijk M.A. and van Schaik C.P. (1988). Male careers in Sumatran long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Behaviour* 107: 24-43
- van Schaik C.P. (1989). The ecology of social relationships amongst female primates. In *Comparative Socioecology: The Behavioral Ecology of Humans and Other Mammals*, pp 195-218. Standen V. and Foley R.A. Eds. Blackwell, Oxford
- van Schaik C.P. and Kappeler P.M. (1993). Life history, activity period and lemur social systems. In *Lemur social systems and their ecological basis*, pp 241-260. Kappeler P.M. and Ganzhorn J.U. Eds. Plenum Press, New York
- van Schaik C.P. (1996). Social evolution in Primates: The role of ecological factors and male behaviour. *Proceedings of the British Academy* 88: 9-31
- von Engelhardt N., Kappeler P.M. and Heistermann M. (2000). Androgen levels and female social dominance in *Lemur catta*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 267(1452): 1533-1539
- Waser P. (1977). Feeding, ranging, and group size in the mangabey *Cercocebus albigena*. In *Primate ecology: studies of feeding and ranging behaviour in Lemurs, Monkeys, and Apes*, pp 183-222. Clutton-Brock T.H. Ed. Academic Press, London
- Watts D.P. (1994). The influence of male mating tactics on habitat use in mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*). *Primates* 35: 35-47
- Weingrill T. (2000). Infanticide and the value of male-female relationships in mountain Chacma baboons. *Behaviour* 137: 337-359
- Wrangham R.W. (1980). An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour* 75: 262-300

- Wright P.C. (1984). Biparental care in *Aotus trivirgatus* and *Callicebus moloch*. In *Female Primates: Studies by women Primatologists*, pp 59-75. Small M.F. Ed. Alan R. Liss. Inc., New York
- Wright P.C. (1995). Demography and life history of free-ranging *Propithecus diadema edwardsi* in Ranomafana National Park, Madagascar. *International Journal of Primatology* 16: 835-854
- Wright P.C. (1999). Lemur traits and Madagascar ecology: Coping with an island environment. *Yearbook of Physical Anthropology* 42: 31-72
- Young A.L., Richard A.F. and Aiello L.C. (1990). Female dominance and maternal investment in strepsirrhine primates. *The American Naturalist* 135: 473
- Zumpe D. and Michael R.P. (1986). Dominance index: A simple measure of relative dominance status in primates. *American Journal of Primatology* 10(4): 291-300

## **Chapitre 4**

---

*Influences des relations interindividuelles sur la dynamique sociale  
des groupes*



# Introduction

---

Chez les espèces sociables de Primates, la taille et la composition du groupe sont des variables démographiques clés qui influencent leur évolution socio-écologique (Clutton-Brock et Harvey, 1977 ; Clutton-Brock et al., 1977 ; van Schaik, 1983 ; Terborgh et Janson, 1986 ; Janson, 1988). En effet, de l'effectif, de la sex ratio et de la structure en âge vont dépendre les « patterns » d'interactions sociales au sein du groupe (Altmann et Altmann, 1979 ; Hill, 1994 ; Kappeler, 2000). Plusieurs auteurs ont étudié les facteurs qui affectent la composition en mâles et en femelles des groupes sociaux de Primates (Altmann, 1990 ; Mitani et al., 1996 ; Nunn, 1999 ; Kappeler, 2000 ; Lindenfors et al., 2004). Néanmoins, peu d'études concernent les processus par lesquels les individus influencent les variations d'effectif et de composition du groupe.

## ***Les causes proximales des dispersions***

En plus des phénomènes non liés aux contraintes sociales (*i.e.*, natalité et mortalité), la composition du groupe peut être modifiée par des processus de dispersion. De tels phénomènes sont omniprésents chez les Primates (Pusey et Packer, 1987 ; Shields, 1987 ; Moore, 1992 ; Albert et Altmann, 1995). Ils peuvent impliquer des changements importants au niveau individuel et avoir de sérieux impacts sur la structure démographique et génétique d'une population (Melnick, 1981 ; Melnick et Pearl, 1987). Chez les mammifères, les phénomènes de dispersion ont été largement étudiés et notamment les causes ultimes qu'ils impliquent. Selon plusieurs auteurs, ils permettraient d'une part d'éviter la consanguinité, et d'autre part d'augmenter les possibilités d'accouplement (Pusey, 1980 ; Moore et Ali, 1984 ; Pusey et Packer, 1987). A l'inverse, les causes proximales qui induisent les dispersions n'ont été que peu étudiées. Chez les espèces sociables, la dispersion est risquée et est en général associée à des coûts énergétiques importants. Elle nécessite en effet le parcours de zones non familières dans lesquelles la localisation des ressources et des prédateurs est inconnue. En outre, l'individu est temporairement solitaire et ses seules relations sociales sont des interactions agonistiques avec des individus de groupes étrangers potentiellement agressifs (Cheney et Seyfarth, 1983 ; Dunbar, 1987 ; Crockett et Pope, 1993 ; Alberts et Altmann, 1995 ; Isbell et Van Vuren, 1996 ; Payne *et al.*, 2003). En plus des causes ultimes, les causes proximales qui mènent aux dispersions peuvent expliquer de telles prises de risque. Chez les mammifères, elles incluent l'atteinte d'une taille ou d'un poids suffisant (Holekamp, 1986 ; Nunes *et al.*, 1998), l'exclusion à la suite d'agressions (Schaller, 1972, Douglas-Hamilton et Douglas-Hamilton, 1975), la pénurie alimentaire (Boutin *et al.*, 1985 ; Frank, 1986) et l'affaiblissement des liens sociaux (Bekoff, 1977 ; Harris et White, 1992).

## ***Relations sociales et dispersions chez les Primates***

L'étude des Primates peut fournir des éléments essentiels pour préciser les causes proximales des dispersions, du fait de leur développement relativement lent et des divers systèmes sociaux qui les caractérisent (Ekernas et Cords, 2007). En outre, les patterns de dispersion sont très variables. Seuls les mâles dispersent chez certaines espèces. Chez d'autres, ce sont seulement les femelles et chez d'autres encore, les 2 sexes sont concernés (Pusey et Parcker, 1987 ; Strier, 1994). A ce jour, 3 causes proximales ont été proposées comme influençant principalement les dispersions chez les Primates : i) les agressions intragroupes (Crockett et Pope, 1993 ; Rajpurohit et Sommer, 1993 ; Olupot et Waser, 2001) ; ii) l'attraction sexuelle des femelles étrangères au groupe (Enomoto, 1974 ; Packer, 1979 ; Pusey, 1980 ; Cheney et Seyfarth, 1983 ; Smith, 1992 ; Olupot et Waser, 2001) ; iii) une situation sociale désavantageuse au sein du groupe d'origine qui peut se traduire par un rang de dominance bas (Cheney, 1978 ; Colvin, 1983) et des relations sociales réduites (Cheney, 1978 ; Henzi et Lucas, 1980 ; Silk *et al.*, 1981 ; Colvin, 1983). Pour ces différentes raisons, un individu peut quitter son groupe et, après une phase de mouvement plus ou moins longue, s'établir dans un nouveau lieu. L'établissement dans un nouveau lieu peut consister en l'intégration

au sein d'un autre groupe qui, si elle réussit, peut avoir à son tour des conséquences sur l'évolution de la composition du groupe. En effet, lorsque les membres d'un groupe facilitent ou encouragent l'intégration d'individus au sein du groupe (Glander, 1992 ; Watts, 1992), il s'ensuit une compétition interindividuelle pour y rester (Jones, 1980). Cette compétition peut se traduire par du harcèlement (Clarke et Glander, 1984 ; Crockett, 1984 ; Goodall, 1986 ; Nishida, 1989 ; Watts, 1991) ou des agressions ciblées menant à l'exclusion. Ce dernier cas est courant chez de nombreuses espèces de Primates et concerne en général les femelles (Jones, 1980 ; Crockett, 1984 ; Vick et Pereira 1989 ; Pereira et Kappeler, 1997 ; Digby, 1999 ; Pochron et al., 2003). Chez les Primates folivores, Steenbeek et van Schaik (2001) ont suggéré que les femelles contrôlaient leur propre effectif pour limiter les possibilités d'intégration de mâles. Ainsi, en maintenant la stabilité du groupe, elles minimiseraient les risques d'infanticide. Les femelles peuvent aussi encourager les mâles du groupe à dissuader l'intégration de mâles non désirés (Richard *et al.*, 1993; Setchell *et al.*, 2006). Concernant les mâles, l'exclusion des subordonnés par les dominants dépendrait de la balance coûts-bénéfices relative à leur présence (*e.g.*, protection contre les prédateurs *versus* compétition pour l'accès aux femelles) (Sicotte, 1994 ; Johnstone et Cant, 1999 ; Robbins et Robbins, 2005). Les événements de dispersion, en affectant l'effectif du groupe et sa composition, peuvent avoir des conséquences particulièrement dramatiques chez les espèces qui vivent en groupes de taille restreinte. Les résidents de même sexe que l'immigrant devraient résister à son intégration au sein du groupe pour minimiser la compétition intrasexuelle d'ordre reproductif et trophique (Greenwood, 1980). A l'inverse, les résidents de sexe opposé devraient favoriser l'intégration du nouvel individu. Cette dernière hypothèse a été vérifiée chez le babouin de Guinée (*Papio papio*) (Smuts, 1985; Strum, 1987) et le lémur catta (*Lemur catta*) (Gould, 1996), des femelles résidentes ayant aidé des mâles immigrants à intégrer leur groupe. Cooper *et al.* (2001) ont observé des résultats similaires chez le capucin brun (*Cebus apella*) en captivité lors de l'introduction de nouveaux individus au sein de groupes existants. De la même façon, chez le singe hurleur à manteau (*Alouatta palliata*), les mâles aident les femelles immigrantes à s'établir comme résidentes (Glander, 1992).

Au sein du genre *Propithecus*, la taille et la composition des groupes sont très variables (Richard, 1985 ; Kubzdela, 1997 ; Pochron et Wright, 2003 ; Lewis et van Schaik, 2007). La présente étude confirme un tel résultat (chapitre 2). Les événements de dispersion directement liés aux contraintes sociales seraient fortement influencés par les relations interindividuelles au sein du groupe. En terme de conservation, la connaissance de la dynamique sociale d'un groupe est essentielle. Par exemple, dans le cas présent, si l'introduction de nouveaux individus s'avère nécessaire pour augmenter la diversité génétique au sein de la communauté, la connaissance précise de l'évolution de la composition du groupe permettra de limiter les perturbations associées à ces interventions. A partir des résultats présentés dans le chapitre 2, nous avons décrit en partie les fondements sur lesquels semble reposer l'organisation d'un groupe social. Les résultats présentés dans le chapitre 3 ont révélé que la femelle dominante et la deuxième femelle adulte influeraient sur la composition du groupe en développant une relation affiliative privilégiée et réciproque. Dans le présent chapitre, nous avons cherché à préciser les mécanismes sous-jacents qui influencent le fait de rester au sein du groupe ou de le quitter.

**Le premier objectif** est d'estimer l'influence des individus résidents sur les phénomènes d'émigration et d'immigration.

**Le deuxième objectif** est de caractériser les relations sociales entre les 2 femelles résidentes et de déterminer leur impact sur la taille et la composition du groupe.

Pour cela, nous avons évalué d'une part l'évolution des relations sociales au niveau affiliatif et agonistique entre les individus résidents et les individus qui ont dispersé (émigrants et immigrants) et d'autre part l'évolution des relations affiliatives entre les 2 femelles résidentes.

# Méthodes

---

## I/ Evolution des comportements affiliatifs

Parmi les 4 groupes qui ont fait l'objet d'observations comportementales, seuls les groupes 4 et 7 ont connu des phénomènes de dispersion. La présente analyse ne concerne que ces 2 groupes.

Pour préciser les mécanismes sous-jacents des phénomènes de dispersion, nous avons évalué l'évolution des liens d'affinité entre chaque individu migrant (*i.e.*, émigrants et immigrants) et les autres membres du groupe. Cette analyse n'a concerné que les individus qui sont restés dans leur groupe durant au moins une période complète (septembre 2006 - juin 2007 ou octobre 2007 - octobre 2008).

Pour une dyade donnée, l'ensemble des comportements affiliatifs (proximités et contacts) a été recensé selon la méthode du « focal sampling » (Altmann, 1974). La période durant laquelle les 2 individus étaient présents a été divisée en intervalles de 2 mois au cours desquels la fréquence horaire des comportements affiliatifs a été calculée en divisant le nombre total de proximités et de contacts par le nombre d'heures d'observation des 2 individus concernés. Dans quelques cas, les intervalles considérés ont été de 1 ou 3 mois.

Parallèlement à cette première analyse, les nombres de comportements affiliatifs initiés par chaque individu d'une dyade donnée ont été comparés au cours de chaque intervalle de 2 mois.

## II/ Comportements agonistiques

Pour estimer l'éventuelle implication des comportements agonistiques dans les phénomènes de dispersion, nous avons évalué les relations agonistiques qu'entretenaient les individus qui sont restés au sein de leur groupe avec les individus qui ont dispersé. Pour les individus émigrants, l'analyse a été réalisée avant qu'ils ne quittent le groupe. Pour les individus immigrants, elle a été réalisée après leur intégration au sein du groupe.

Les comportements agonistiques sont de 2 types : les évitements et les agressions. Les évitements font référence au déplacement du récepteur à la simple approche de l'initiateur. Les agressions peuvent être classées selon 4 niveaux d'intensité croissante (niveau 1 : vocalisation ; niveau 2 : contact physique ; niveau 3 : poursuite ; niveau 4 : contact physique violent).

Pour un individu résidant donné, tous les comportements agonistiques dirigés vers chacun des autres membres du groupe ont été recensés, selon la méthode all-occurrence (Altmann, 1974). Concernant les agressions, le niveau d'intensité a été spécifié.

**NB :** Pour faciliter la lecture, la femelle dominante de chacun des 2 groupes est notée en caractères gras (groupe 4 : **F42** / groupe 7 : **F74**).

# Résultats

La figure 1 résume les différents événements qui ont modifié la composition des groupes 4 et 7 lors de chaque période d'observation. Au total, 9 individus ont été concernés par des phénomènes de dispersion. Sept individus ont émigré dont 6 du groupe 7 et 1 du groupe 4. Deux individus ont immigré dont 1 dans le groupe 7 et 1 dans le groupe 4. Ainsi, au sein de chacun des 2 groupes, seules 2 femelles adultes sont restées tout au long de l'étude (**F42** et **F43** dans le groupe 4 ; **F74** et **F72** dans le groupe 7). L'analyse qui suit concerne dans un premier temps les individus migrants (*i.e.*, émigrants et immigrants) et dans un second temps les femelles résidentes.

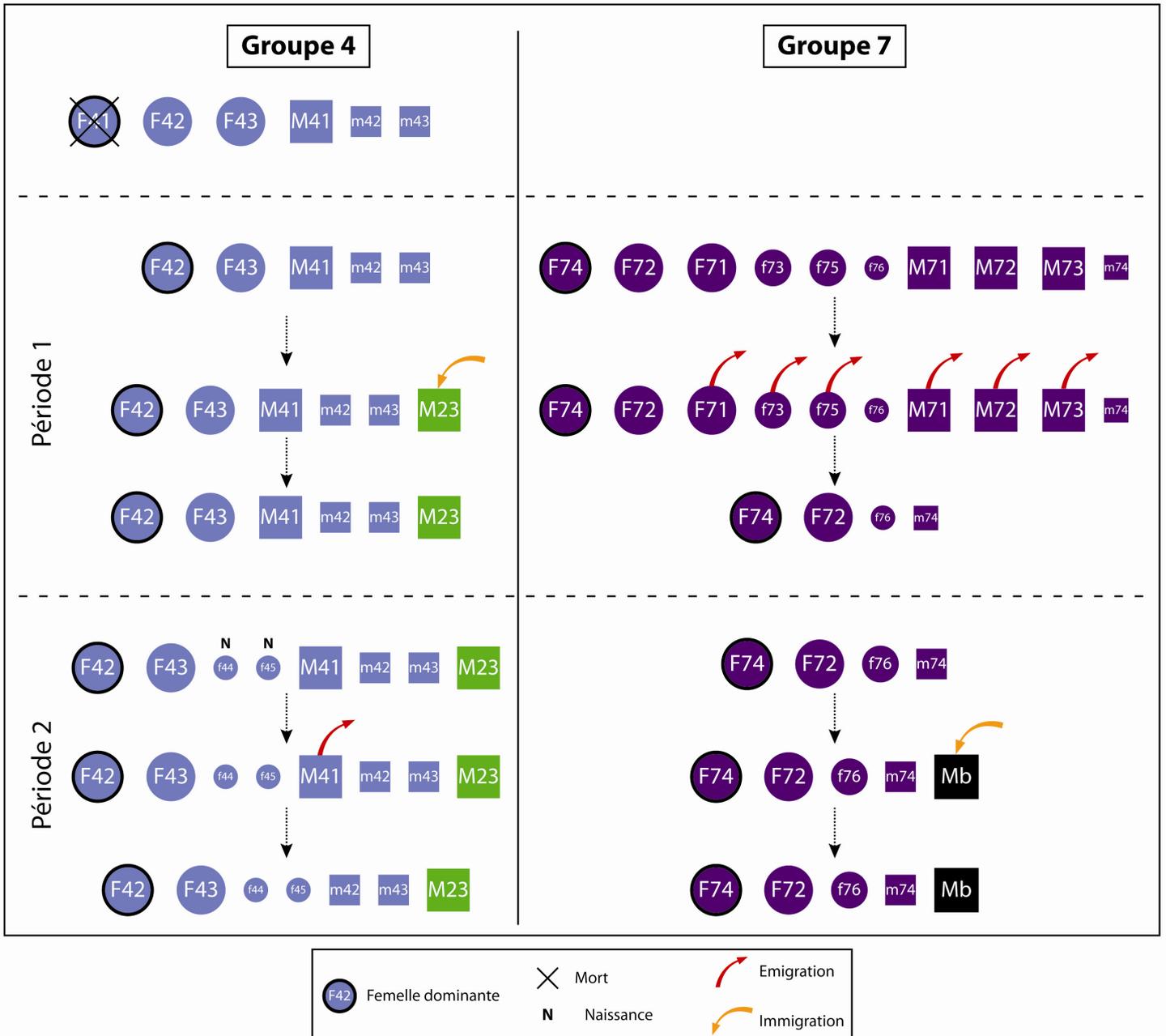


Figure 1 : Evolution de la composition des groupes 4 et 7 au cours de l'étude

# I/ Les relations sociales entre individus résidents et migrants

## A- Evolution des comportements affiliatifs

L'analyse des comportements affiliatifs (proximités et contacts) au sein d'une dyade donnée porte d'une part sur leur fréquence horaire, d'autre part sur la proportion initiée par chacun des membres de la dyade.

### 1- Les individus émigrants

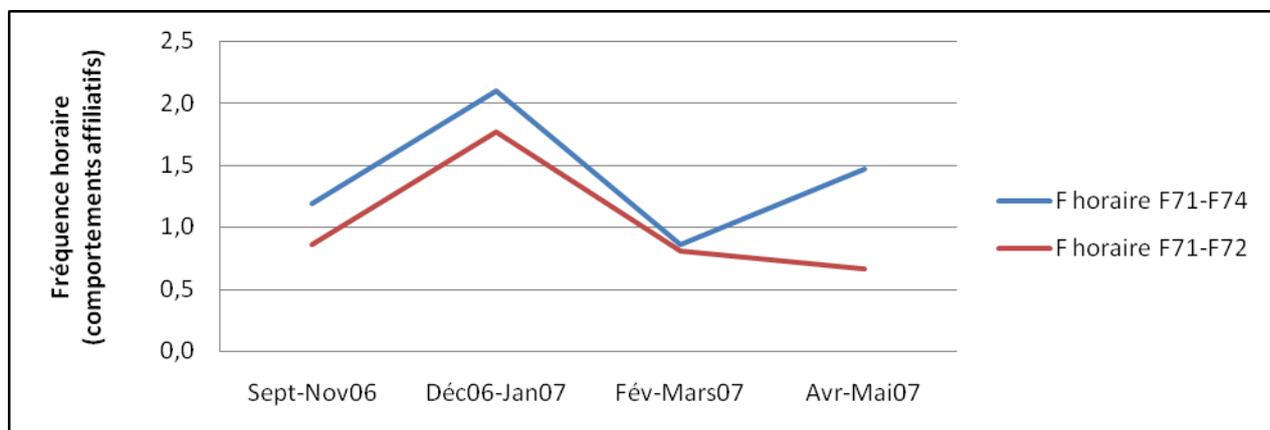
#### 1.1- Les femelles émigrantes

Les phénomènes de dispersion ne se produisent que dans les groupes contenant 3 femelles adultes (chapitre 2). Ils n'ont été observés qu'au sein du groupe 7 lors de la première période au cours de laquelle 6 femelles étaient présentes dont 3 adultes (**F74**, F72 et F71), 2 juvéniles (f73 et f75) et 1 bébé (f76). Ces événements de dispersion ont concerné la femelle adulte F71 et les femelles juvéniles f73 et f75 (figure 1). La femelle juvénile f73 ayant dispersé en janvier 2007, les données la concernant ne sont pas suffisantes pour analyser son cas. Seuls sont présentés ici les résultats relatifs à F71 et f75.

#### La femelle adulte F71

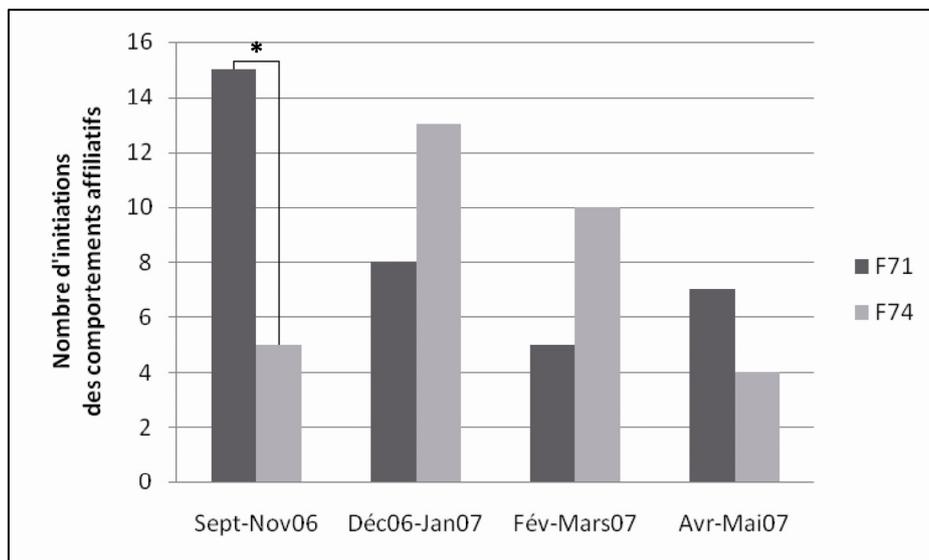
La femelle F71 a dispersé en octobre 2007. Or, les observations comportementales ont été interrompues de juin à septembre 2007 et aucune donnée n'est disponible concernant les quelques mois précédant cet événement.

Avant la dispersion de F71, la fréquence horaire de ses comportements affiliatifs avec la femelle F72 diminue. Les variations sont plus aléatoires avec **F74** (figure I.1).



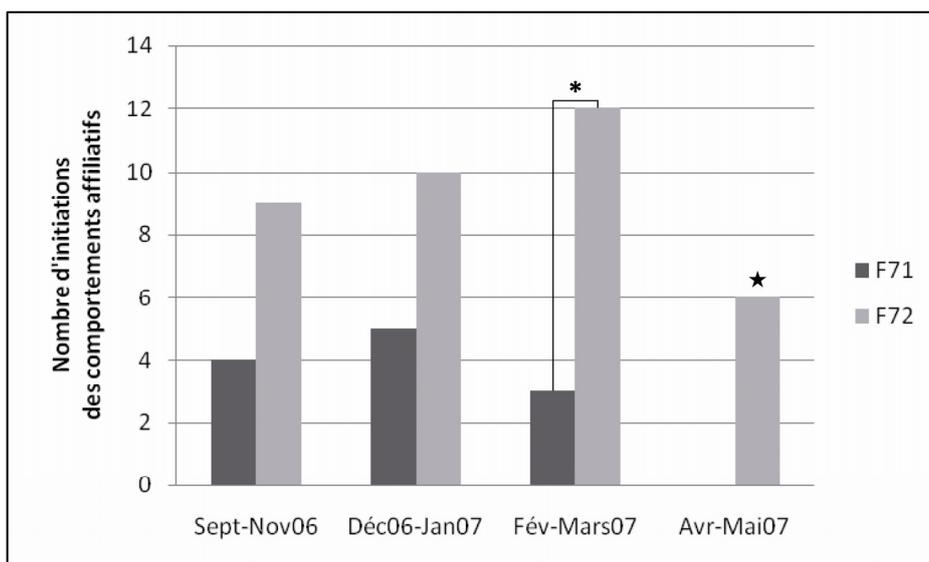
**Figure I.1 :** Fréquence horaire des comportements affiliatifs entre F71 et les 2 femelles résidentes du groupe 7 (**F74** et F72)

Lors du premier intervalle de temps (septembre-novembre 2006), la femelle F71 initie majoritairement les comportements affiliatifs avec **F74** (Test binomial :  $p=0.041$ ) (figure I.2). La tendance s'inverse ensuite mais aucune différence significative n'est observée.



**Figure I.2 :** Initiation des comportements affiliatifs des femelles F71 et F74 (\*: Test binomial,  $p < 0.05$ )

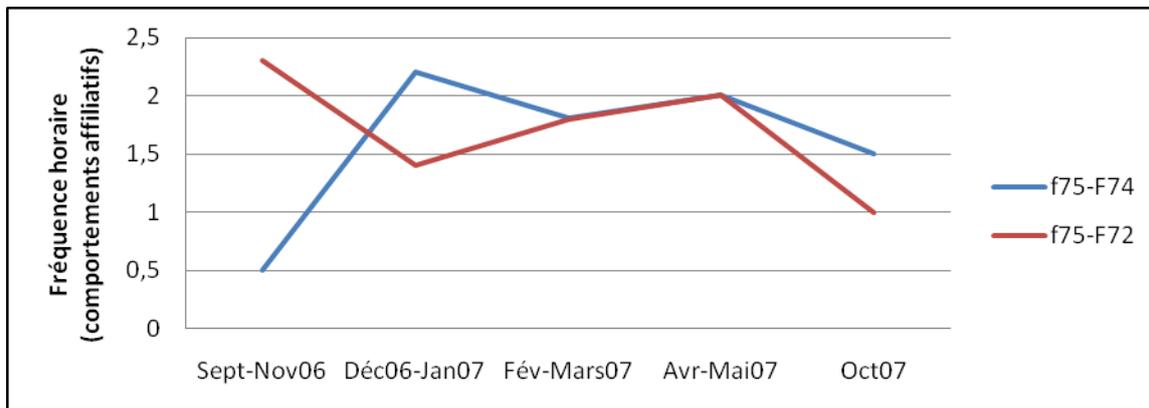
Si l'on considère la dyade F71-F72, la femelle F72 initie la majorité des comportements affiliatifs jusqu'en mars 2007, la différence étant significative lors des mois de février et mars (Test binomial :  $p = 0.035$ ). Lors de l'intervalle avril-mai 2007, F72 initie la totalité de ces comportements.



**Figure I.3 :** Initiation des comportements affiliatifs des femelles F71 et F72 (★: initiation de F72 uniquement ; \*: Test binomial,  $p < 0.05$ )

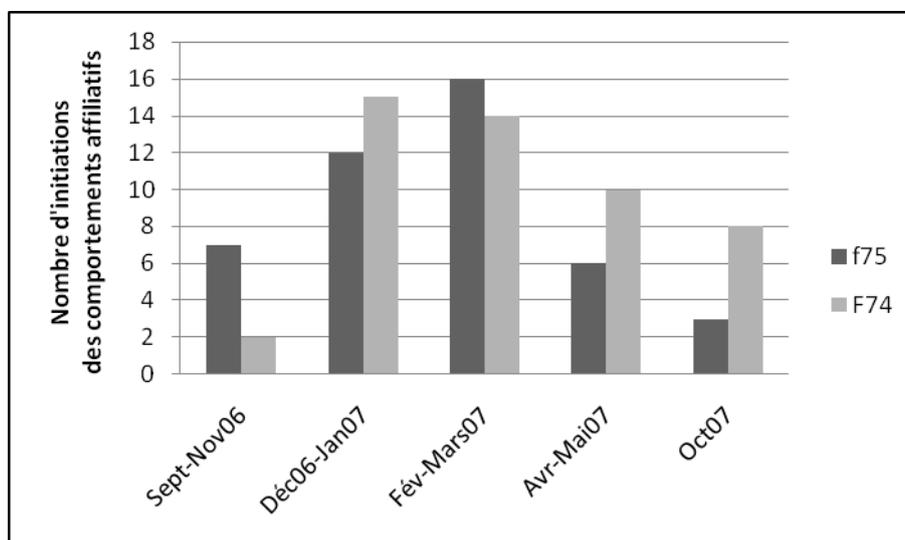
#### La femelle juvénile f75

Comme pour la femelle F71, nous ne disposons d'aucune donnée concernant f75 du mois de juin au mois de septembre 2007. Avant la dispersion de f75, la fréquence horaire de ses comportements affiliatifs avec F72 diminue (figure I.4). Les variations sont moins marquées avec F74.



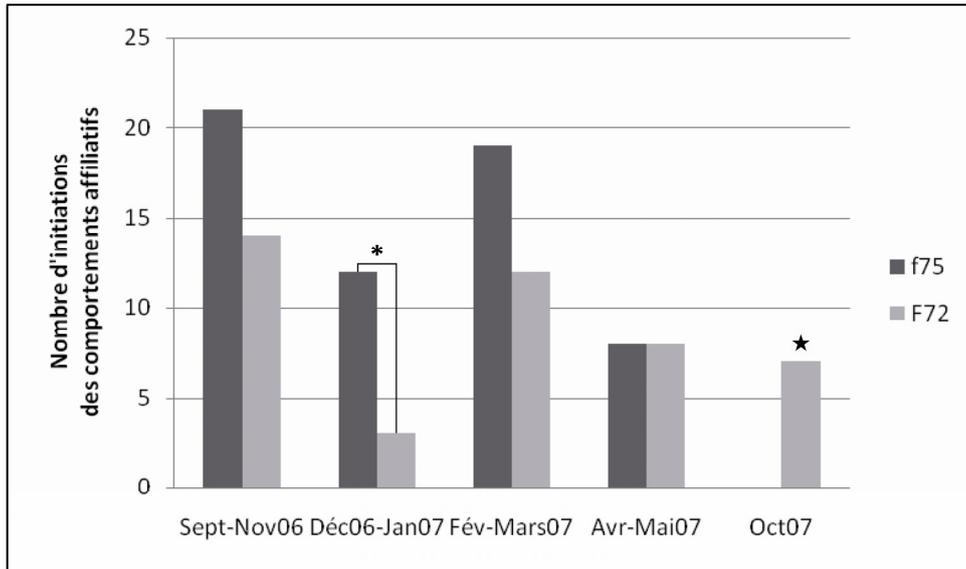
**Figure 1.4 :** Fréquence horaire des comportements affiliatifs entre f75 et les 2 femelles résidentes du groupe 7 (F74, F72)

Aucune différence significative n'est observée quant à l'initiation des comportements affiliatifs entre f75 et F74 au cours de la période considérée (figure 1.5).



**Figure 1.5 :** Initiation des comportements affiliatifs des femelles f75 et F74

Si l'on considère la dyade f75-F72, c'est la femelle f75 qui initie majoritairement les comportements affiliatifs lors des 3 premiers intervalles, la différence étant significative de décembre 2006 à janvier 2007 (Test binomial :  $p=0.035$ ) (figure 1.6). L'initiation s'équilibre ensuite pour finalement s'inverser lors du mois d'octobre 2007 en faveur de F72 qui initie la totalité de ces interactions.



**Figure I.6 :** Initiation des comportements affiliatifs des femelles f75 et F72 (★: initiation de F72 uniquement ; \*: Test binomial,  $p < 0.05$ )

### 1.2- Les mâles émigrants

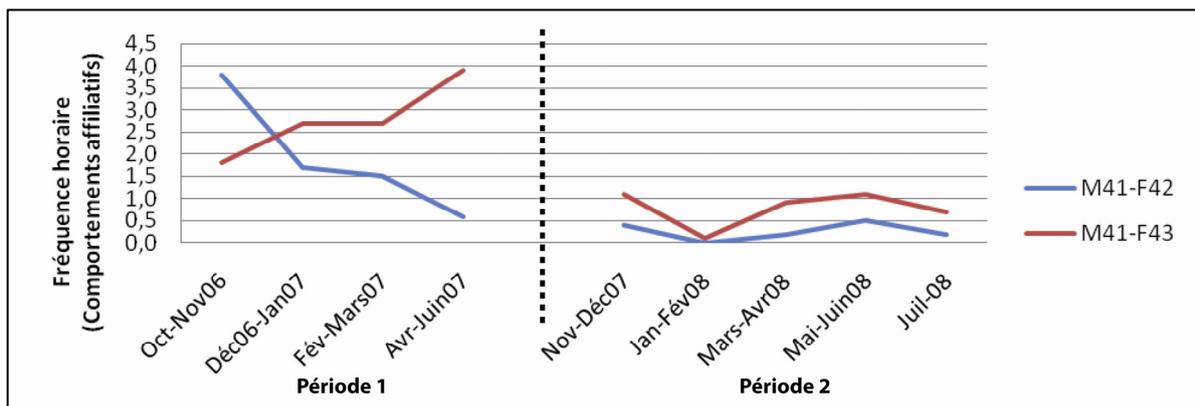
Trois mâles ont émigré de leur groupe d'origine : le mâle M41 du groupe 4 et les 2 mâles M71 et M72 du groupe 7 (figure 1).

#### Le mâle M41 du groupe 4

Dans le groupe 4, le mâle résidant M41 a dispersé à la fin de la deuxième période (août 2008).

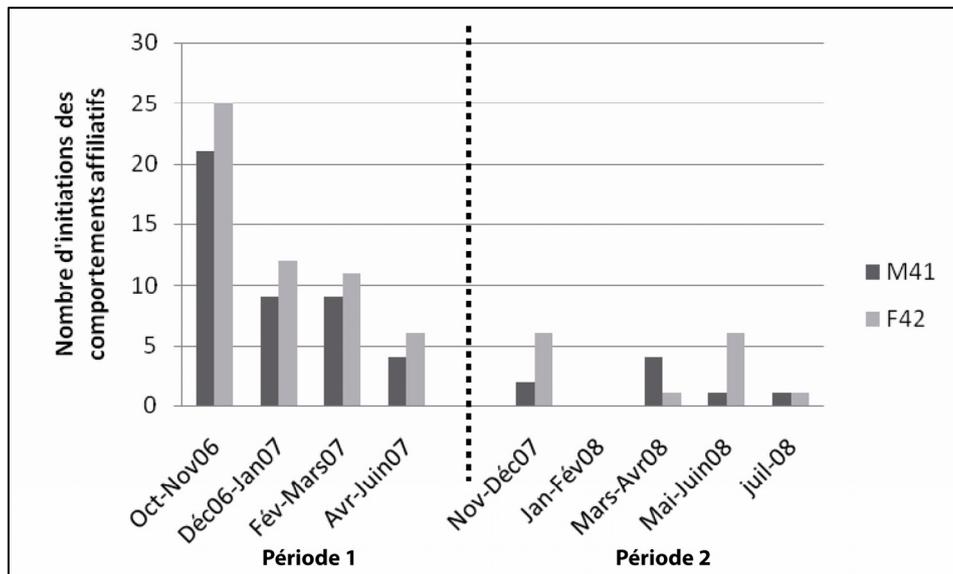
Lors de la première période, la fréquence horaire des comportements affiliatifs avec **F42** diminue et reste très faible lors de la seconde période (figure I.7)

Concernant la dyade M41-F43, la fréquence augmente lors de la première période et diminue nettement lors de la seconde période.



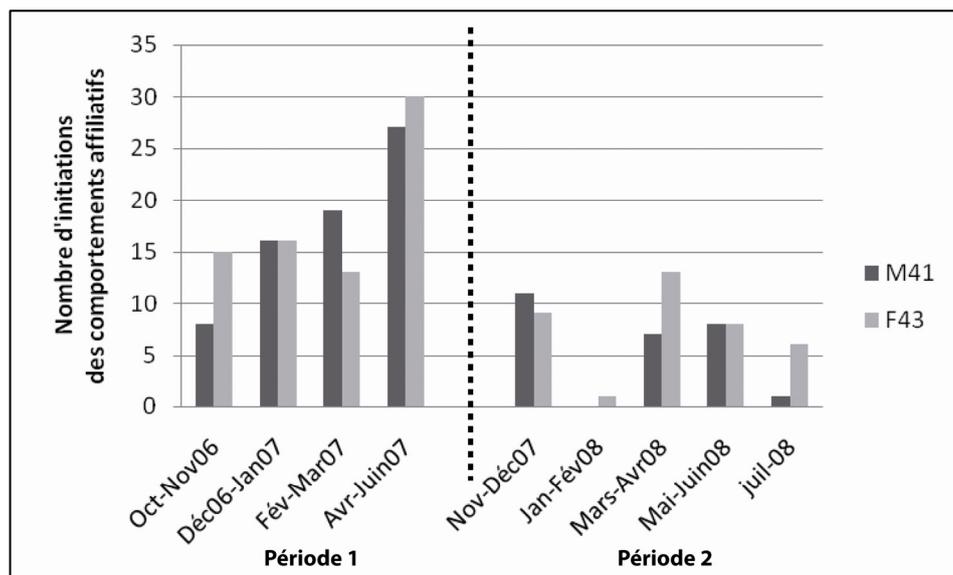
**Figure I.7 :** Fréquence horaire des comportements affiliatifs entre le mâle résidant M41 et les femelles du groupe 4 (F42 et F43)

Concernant la dyade M41-F42, aucune différence significative n'existe quant à l'initiation des comportements affiliatifs et ce, quel que soit l'intervalle considéré (figure I.8). La diminution de la fréquence de ces comportements est due aux 2 individus.



**Figure I.8 :** Initiation des comportements affiliatifs du mâle résidant M41 et de F42

Le même type de résultats est obtenu concernant la dyade M41-F43 (figure I.9) : quel que soit l'intervalle considéré, aucune différence significative relative à l'initiation des comportements affiliatifs n'existe.

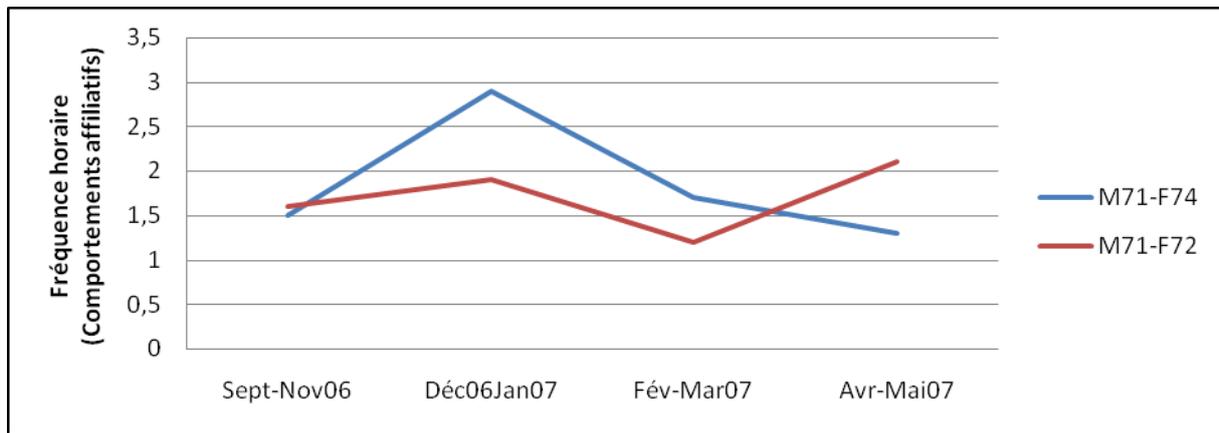


**Figure I.9 :** Initiation des comportements affiliatifs du mâle résidant M41 et de la deuxième femelle adulte F43

#### Le mâle M71 du groupe 7

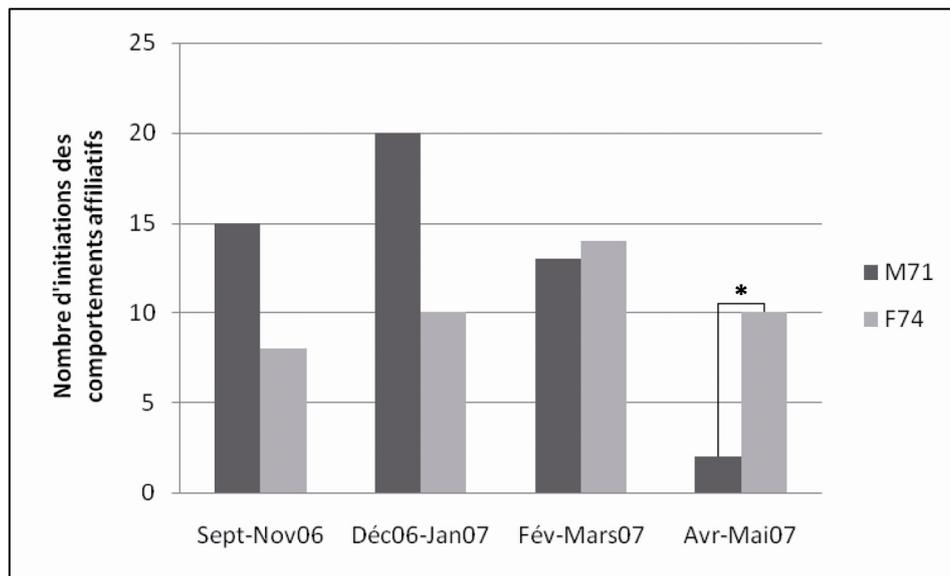
Le mâle M71 a dispersé en octobre 2007. Les observations comportementales ayant été interrompues de juin à septembre 2007, nous ne disposons d'aucune donnée concernant les quelques mois précédant cet événement.

Concernant la dyade M71-F74, la fréquence horaire des comportements affiliatifs a diminué de décembre 2006 à mai 2007 (figure I.10). Ces variations sont moins marquées avec la femelle F72.



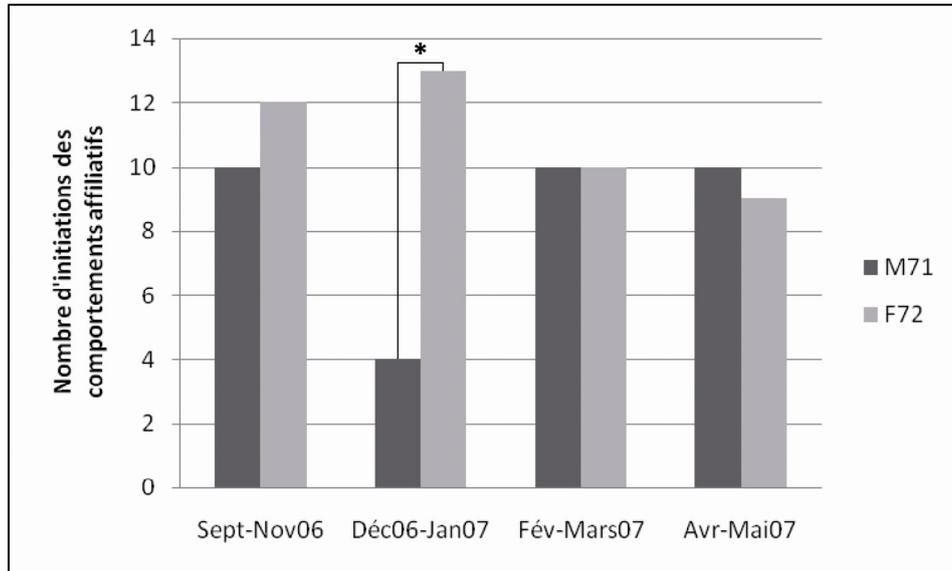
**Figure I.10** : Fréquence horaire des comportements affiliatifs entre le mâle résidant M71 et les 2 femelles du groupe 7 (F74 et F72)

Lors des 2 premiers intervalles, M71 initie majoritairement les comportements affiliatifs avec **F74** (figure I.11). Ce résultat n'est cependant qu'une tendance, la différence n'étant pas significative. L'initiation s'équilibre ensuite et s'inverse en faveur de **F74** (Avr-Mai07 : Test binomial :  $p=0.039$ )



**Figure I.11** : Initiation des comportements affiliatifs du mâle résidant M71 et de la femelle dominante F74 (\* : Test binomial,  $p<0.05$ )

Concernant la dyade M71-F72, l'initiation des comportements affiliatifs est équilibrée, excepté lors des mois de décembre et janvier (saison de reproduction) au cours desquels la femelle est majoritairement initiatrice (Test binomial :  $p=0.049$ ) (figure I.12).

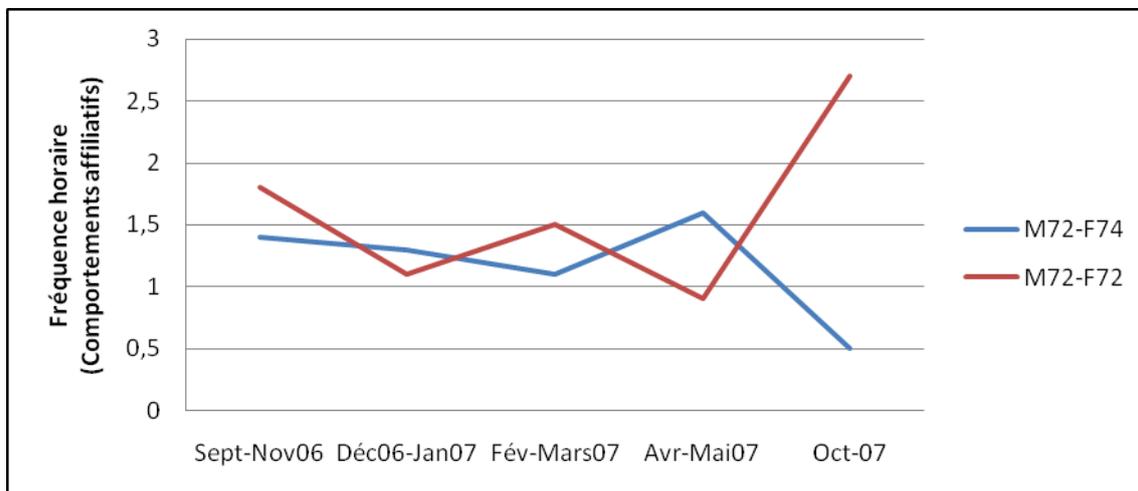


**Figure I.12 :** Initiation des comportements affiliatifs du mâle résidant M71 et de la deuxième femelle F72 (\* : Test binomial,  $p < 0.05$ )

#### Le mâle M72 du groupe 7

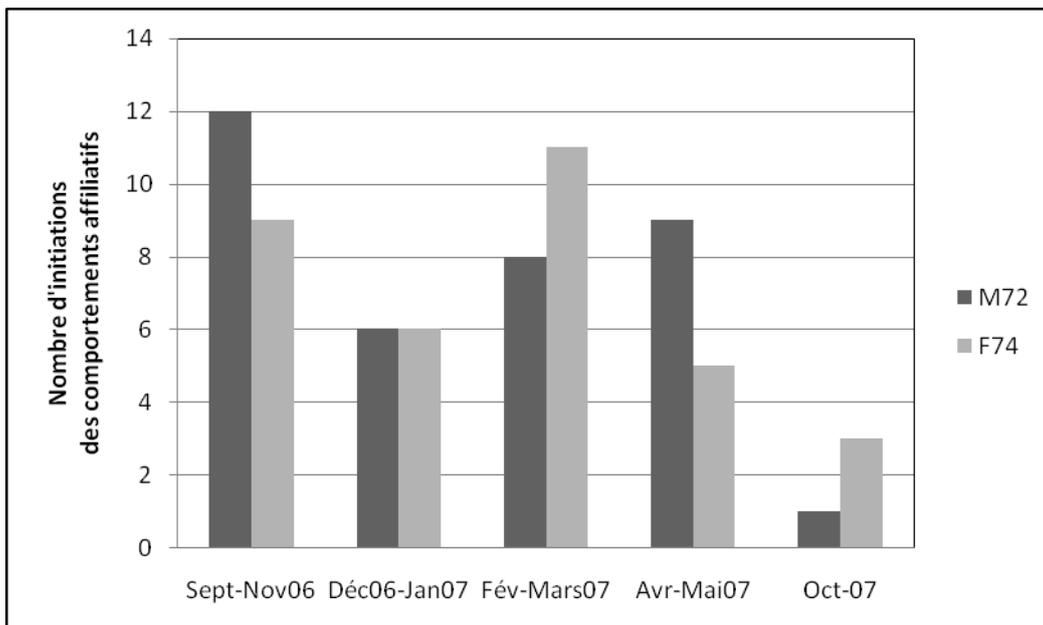
Comme pour M71, nous ne disposons d'aucune donnée concernant M72 de juin à septembre 2007.

Avec chacune des 2 femelles, la fréquence horaire des comportements affiliatifs de M72 n'a que faiblement varié jusqu'en mai 2007 (figure I.13). En octobre 2007, ce paramètre a nettement augmenté avec F72 alors qu'il a diminué avec F74.



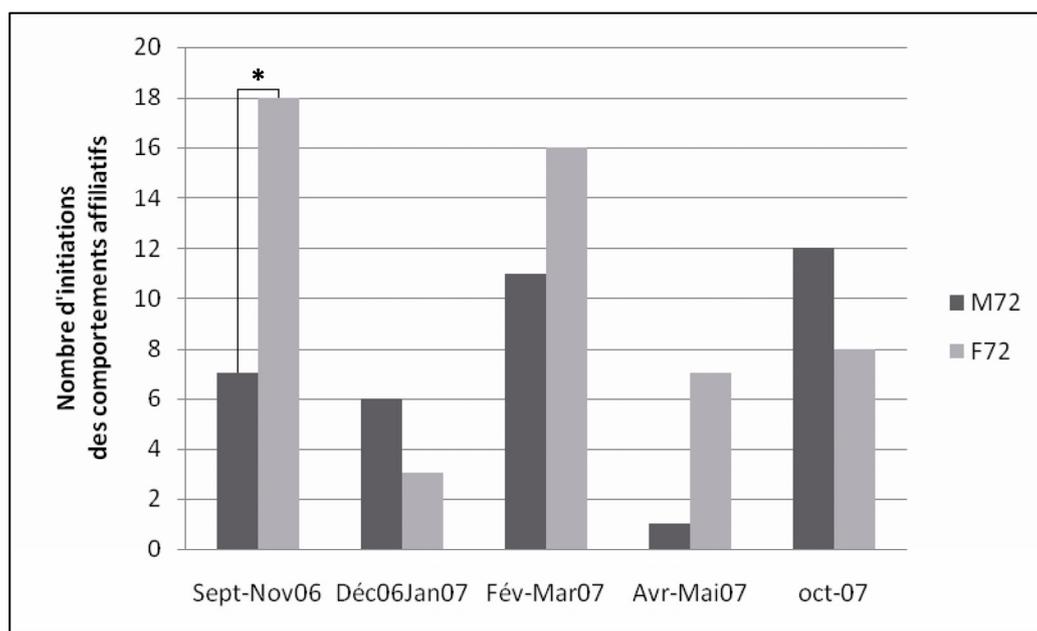
**Figure I.13 :** Fréquence horaire des comportements affiliatifs entre le mâle adulte M72 et les 2 femelles du groupe 7 (F74 et F72)

Aucune différence significative relative à l'initiation des comportements affiliatifs n'est observée entre M72 et F74 (figure I.14) : la diminution de la fréquence horaire est due aux 2 individus.



**Figure I.14** : Initiation des comportements affiliatifs du mâle adulte M72 et de F74

La femelle F72 initie majoritairement les comportements affiliatifs avec le mâle M72 lors des mois de septembre et novembre 2006 (Test binomial :  $p=0.043$ ) (figure I.15). L'initiation s'équilibre ensuite.



**Figure I.15** : Initiation des comportements affiliatifs du mâle adulte M72 et de la deuxième femelle F72 (\* : Test binomial,  $p<0.05$ )

## Synthèse : Evolution des liens d'affinité des individus émigrants

### Les femelles émigrantes

- Avant leur dispersion, la fréquence horaire des comportements affiliatifs de chacune des 2 femelles émigrantes avec la deuxième femelle adulte diminue. Le nombre d'initiations des comportements affiliatifs des 2 femelles émigrantes est significativement inférieur à celui de la deuxième femelle adulte F72.
- Aucune différence de ce type n'est observée avec la femelle dominante **F74**.

### Les mâles émigrants

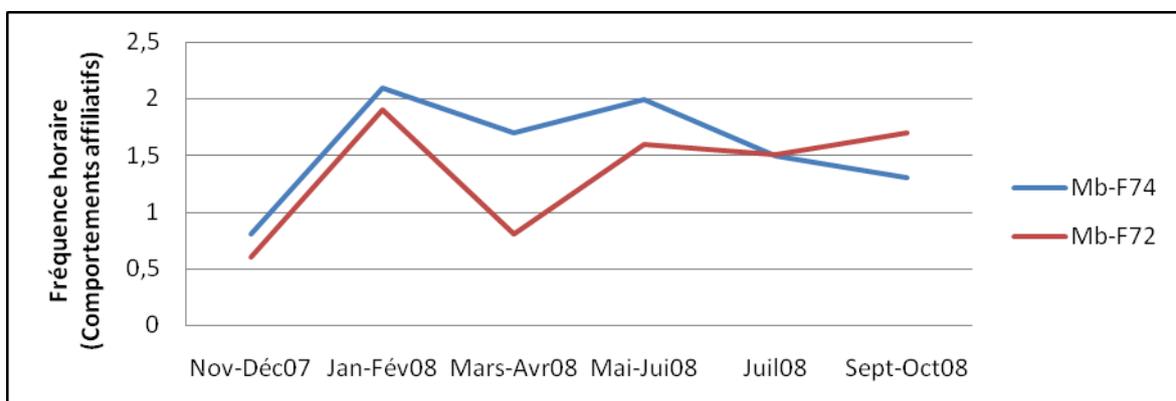
- Avant qu'un mâle ne disperse, la fréquence horaire de ses comportements affiliatifs avec la femelle dominante diminue. Cette diminution est due aux 2 individus (M41/**F42** ; M72/**F74**) ou au mâle seul (M71/**F74**).
- Les relations affiliatives avec la deuxième femelle adulte sont plus variables : la fréquence horaire des comportements affiliatifs peut diminuer (M41/F43) ou augmenter avant la dispersion (M71/F72 ; M72/F72). Les 2 individus de la dyade concernée sont responsables de ces variations.

## 2- Les mâles immigrants

Nous avons observé l'intégration de 2 mâles au sein de 2 de nos groupes d'étude : le mâle Mb dans le groupe 7 et le mâle M23 dans le groupe 4 (figure 1). Chacun de ces groupes contenait 2 femelles adultes. Dans le groupe 7, l'intégration de Mb a succédé au départ du mâle résidant M71 et du deuxième mâle adulte M72. A l'inverse, dans le groupe 4, l'intégration de M23 a eu lieu alors que le mâle résidant (M41) était encore présent : ces 2 mâles ont cohabité 18 mois au sein du groupe. Dans ce dernier cas, en plus de l'évolution des liens d'affinité de M23 avec les 2 femelles résidentes, sera présentée celle concernant les 2 mâles.

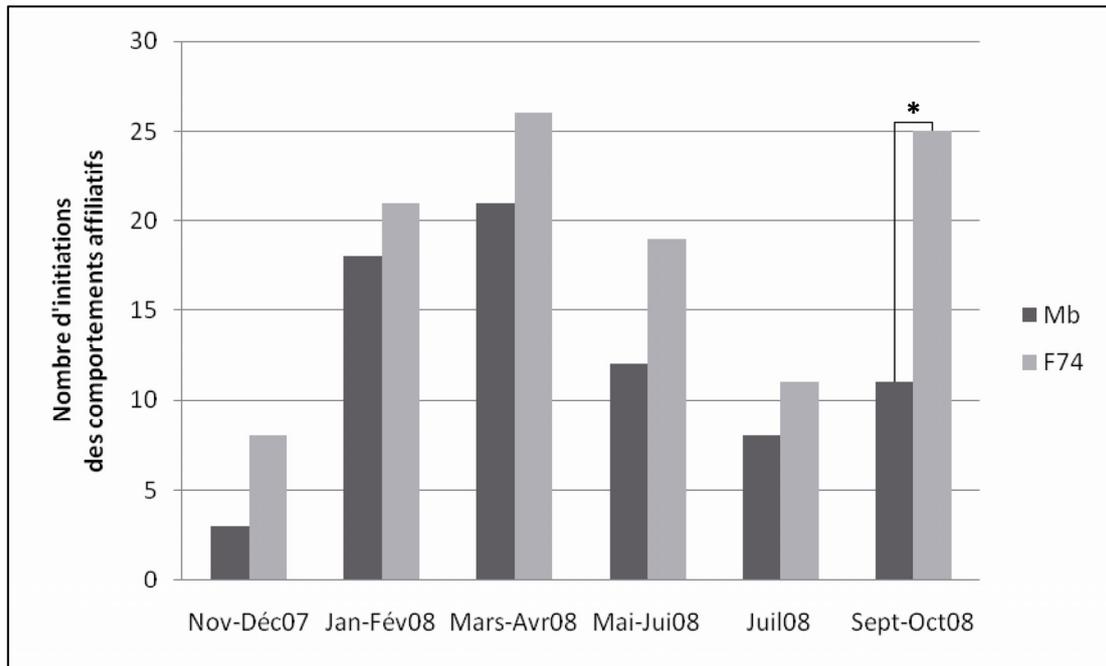
### *Le mâle Mb du groupe 7*

Globalement, les comportements affiliatifs de Mb sont plus nombreux avec **F74** qu'avec la deuxième femelle F72 (figure I.16). Avec **F74**, la fréquence horaire des comportements affiliatifs, faible lors du premier intervalle considéré (nov-déc07), augmente par la suite et se stabilise. Le même type de résultat est obtenu avec la deuxième femelle adulte F72, les variations étant cependant plus marquées jusqu'en avril 2008.



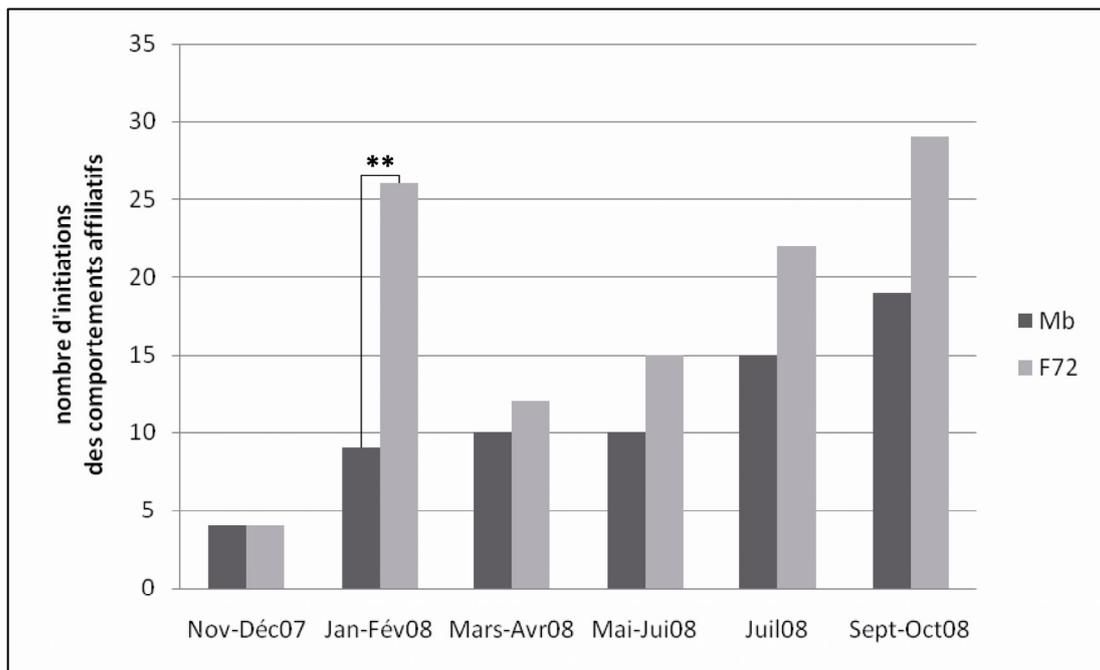
**Figure I.16** : Fréquence horaire des comportements affiliatifs entre le mâle immigrant Mb et les 2 femelles résidentes du groupe 7 (**F74** et F72)

Tout au long de la période considérée, la femelle **F74** est majoritairement initiatrice des comportements affiliatifs avec le mâle immigrant Mb. La différence n'est cependant significative que lors du dernier intervalle, précédant la saison de reproduction (sept-oct08 : Test binomial :  $p=0.03$ ) (figure I.17).



**Figure I.17 :** Initiation des comportements affiliatifs du nouveau mâle Mb et de la femelle dominante **F74** (\* : Test binomial :  $p<0.05$ )

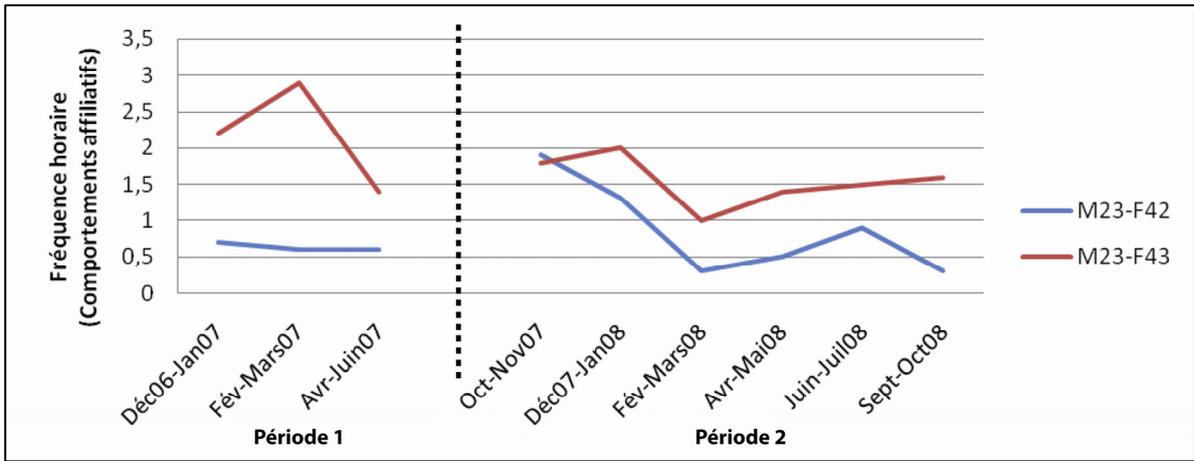
Le même type de résultat est observé avec la femelle **F72**, majoritairement initiatrice (figure I.18). La différence n'est cependant significative que lors des mois de janvier et février 2008 (fin de la période de reproduction) (Test binomial :  $p=0.006$ ).



**Figure I.18 :** Initiation des comportements affiliatifs du nouveau mâle Mb et de la deuxième femelle **F72** (\*\* : Test binomial :  $p<0.01$ )

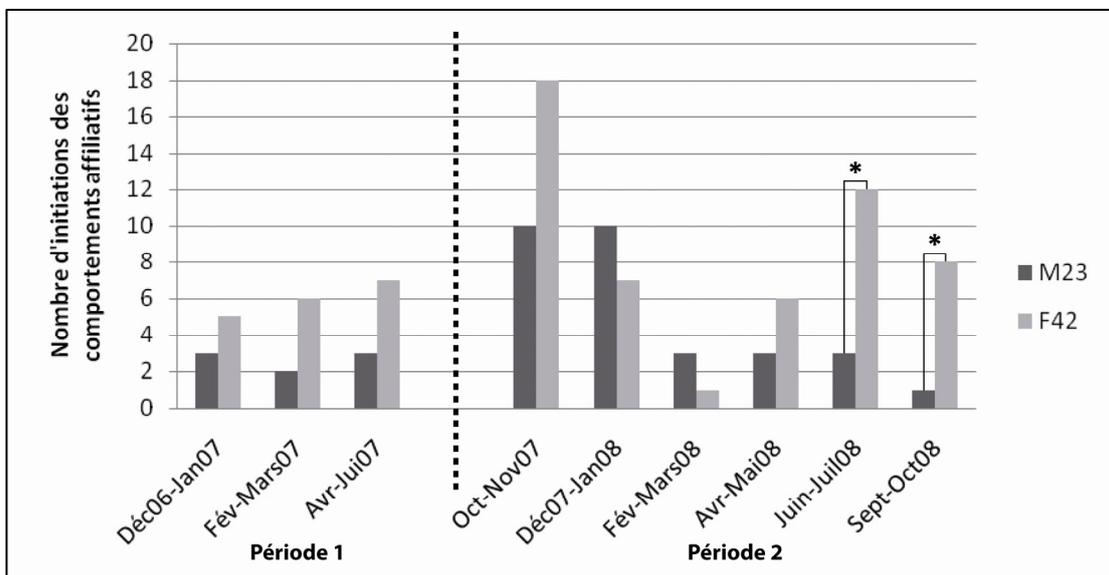
*Le mâle M23 du groupe 4*

Lors de son intégration dans le groupe 4 en décembre 2006, le mâle M23 partage plus de comportements affiliatifs avec la deuxième femelle adulte F43 qu'avec **F42** (figure I.19). Cette disparité persiste au cours des périodes 1 et 2.



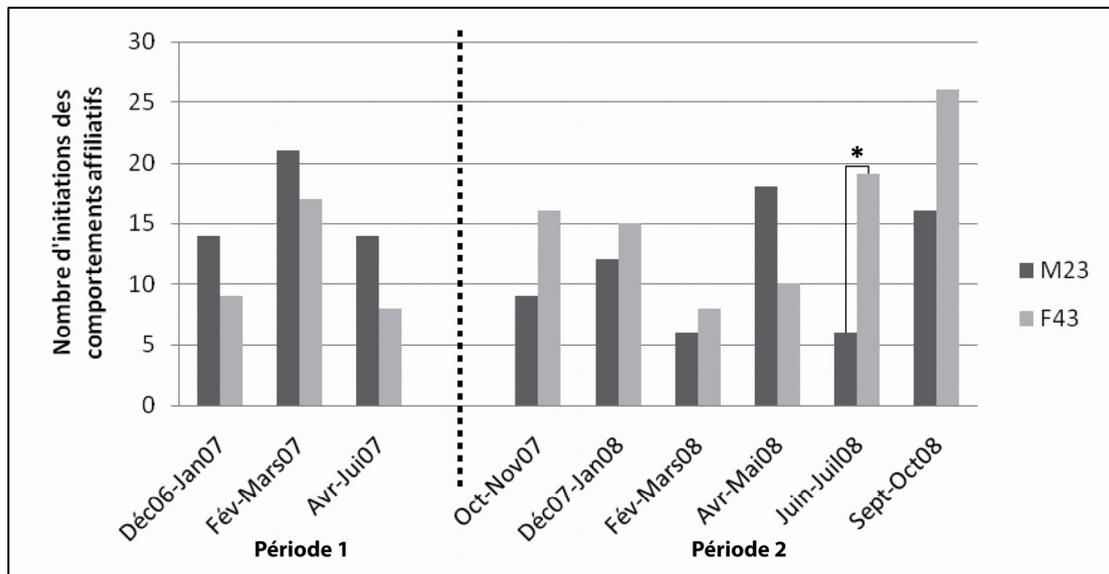
**Figure I.19 :** Fréquence horaire des comportements affiliatifs entre le mâle immigrant M23 et les 2 femelles du groupe 4 (**F42** et **F43**)

Lors de la première période, **F42** initie la majorité des comportements affiliatifs avec le mâle M23. Ce résultat n'est cependant qu'une tendance, la différence n'étant pas significative. L'initiation s'équilibre lors de la seconde période. Par contre, au cours des 2 derniers intervalles, la femelle est à nouveau la principale initiatrice (Test binomial : juin-juil08 :  $p=0.035$  ; sept-oct08 :  $p=0.039$ ). L'intervalle juin-juillet 2008, précède le départ définitif du mâle résidant M41.



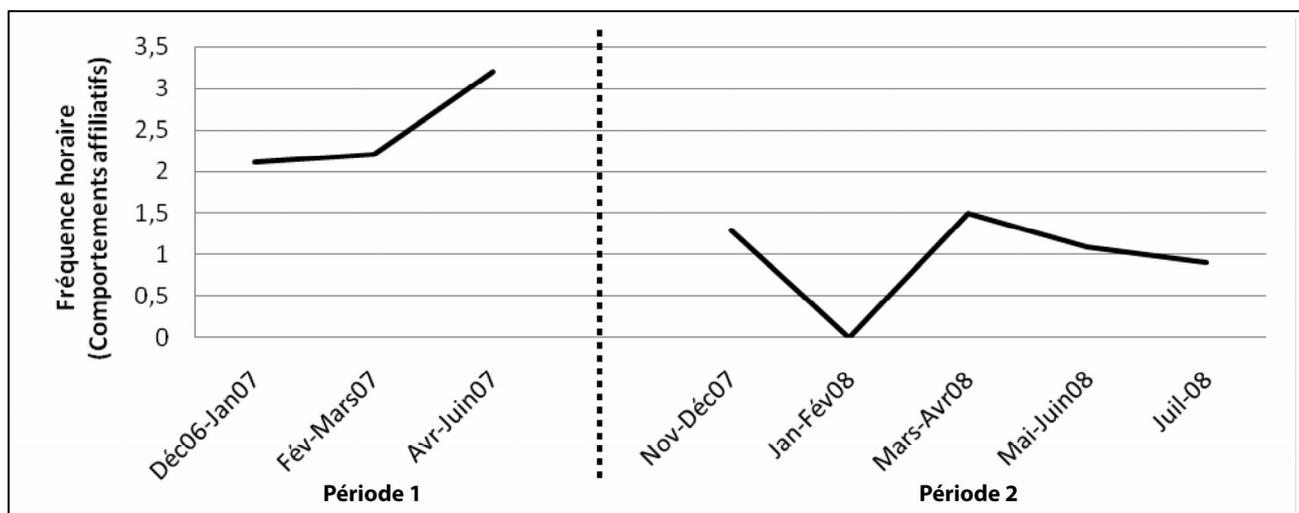
**Figure I.20 :** Initiation des comportements affiliatifs du mâle adulte M23 et de la femelle dominante **F42** (\* : Test binomial,  $p<0.05$ )

Concernant la dyade M23-F43, on observe le résultat inverse au cours de la première période : le mâle a tendance à initier plus de comportements affiliatifs que la femelle. Lors de la seconde période, l'initiation est équilibrée jusqu'en mai 2008. A partir du mois de juin 2008, juste avant le départ du mâle résidant M41, F43 initie majoritairement les comportements affiliatifs (Test binomial : juin-juil08 :  $p=0.015$ ).



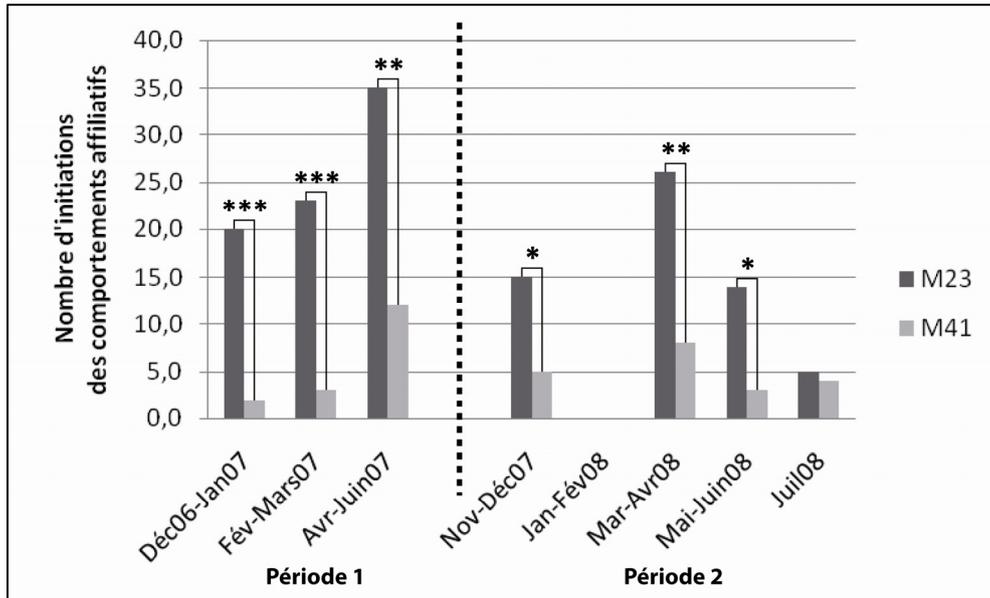
**Figure 1.21 :** Initiation des comportements affiliatifs du mâle adulte M23 et de la deuxième femelle adulte F43 (\* : Test binomial,  $p < 0.05$ )

Dès son intégration dans le groupe 4 en décembre 2006, c'est avec le mâle résidant M41 que les comportements affiliatifs du mâle M23 sont les plus nombreux (figure 1.22). Lors de la deuxième période, la fréquence horaire de ces comportements baisse nettement.



**Figure 1.22 :** Fréquence horaire des comportements affiliatifs entre le mâle immigrant M23 et le mâle résidant du groupe 4 (M41)

Au cours de la première période, c'est le mâle M23 qui initie la majorité des comportements affiliatifs avec M41 (Test binomial : déc06-jan07 :  $p = 0.0001$  ; fév-mars07 :  $p = 0.0001$  ; avr-juin07 :  $p = 0.001$ ) (figure 1.23). On observe le même résultat lors de la seconde période excepté au mois de juillet, juste avant le départ définitif de M41 (Test binomial : nov-déc07 :  $p = 0.041$  ; mars-avr07 :  $p = 0.003$  ; mai-juin07 :  $p = 0.013$ ).



**Figure 1.23 :** Initiation des comportements affiliatifs du nouveau mâle M23 et du mâle résidant M41 (\*\*\*: Test binomial,  $p < 0.001$  ; \*\*:  $p < 0.01$  ; \*:  $p < 0.05$ )

**Synthèse : Evolution des liens d'affinité des mâles immigrants**

- Dans le groupe 7, le mâle immigrant partage plus de comportements affiliatifs avec la femelle dominante qu'avec la deuxième femelle. Le phénomène inverse est observé dans le groupe 4.
- Lorsque le mâle immigrant est le seul mâle adulte (G7 : période 2 ; G4 : fin de la période 2), les 2 femelles initient majoritairement les comportements affiliatifs.
- Lorsque le mâle immigrant cohabite avec le mâle résidant, c'est avec lui qu'il partage le plus de comportements affiliatifs, l'initiation étant largement en sa faveur.

**B- Comportements agonistiques**

Nous avons cherché à déterminer l'implication des comportements agonistiques dans les événements de dispersion au cours de la période précédant le départ des individus émigrants ainsi que lors de celle succédant à l'intégration des individus immigrants.

Pour cela, nous avons évalué les relations agonistiques qu'entretenaient les individus résidants avec les individus concernés par les dispersions. Les comportements agonistiques (agressions et évitements) initiés par les individus résidants et dirigés vers chacun des autres membres du groupe ont été comparés en nombre et en intensité.

**1- Relations agonistiques au sein du groupe 7**

Au sein du groupe 7, l'analyse concerne les comportements agonistiques initiés par la femelle dominante **F74** et la deuxième femelle adulte F72. Elle a été réalisée pour la période précédant le départ des individus (f73, F71, f75, M71 et M72) et pour celle succédant à l'intégration du mâle immigrant Mb.

**1.1- Le groupe 7 : avant les événements de dispersion**

**Comportements agonistiques initiés par F74**

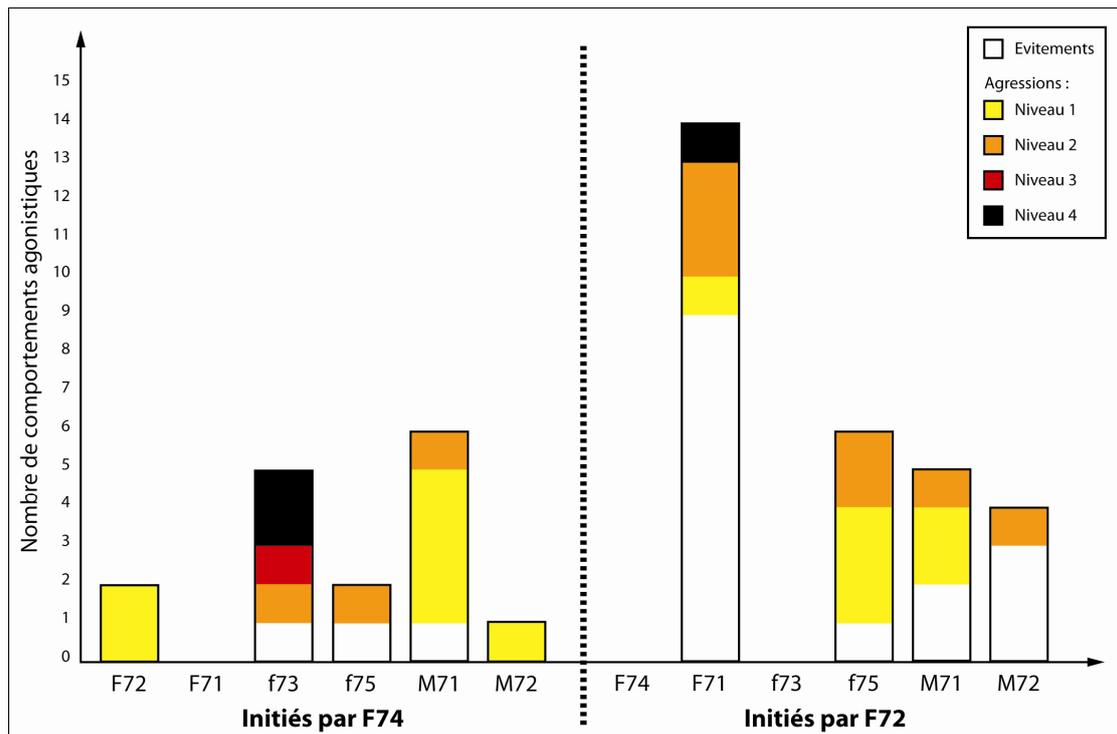
Lors de la première période, le nombre et l'intensité des comportements agonistiques initiés par **F74** vers chacun des autres individus sont représentés sur la figure 1.24. Globalement, ces interactions sont peu nombreuses. Elles ne dépassent le niveau 2 que lorsqu'elles sont dirigées vers la femelle juvénile f73. C'est

à la suite de ces interactions que la jeune femelle quitte le groupe (janvier 2007). Par contre, aucune interaction agonistique n'a été observée avec la femelle F71, et celles avec la femelle f75 sont peu nombreuses et de faible intensité.

Les interactions agressives avec le mâle résidant M71 sont les plus nombreuses mais de faible intensité. Enfin, avec le mâle M72, une seule agression de niveau 1 a été observée.

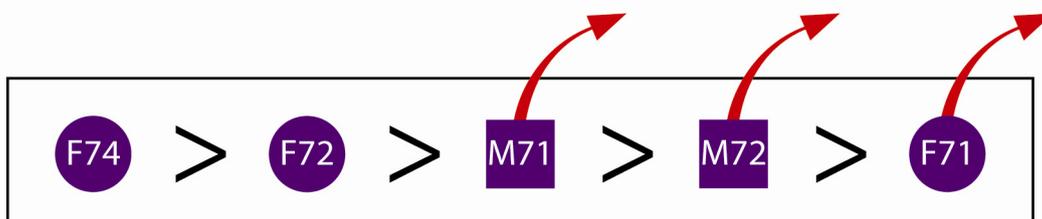
#### Comportements agonistiques initiés par F72

C'est vers la femelle F71 que les comportements agonistiques de F72 sont majoritairement dirigés (figure I.24). Aucune interaction agonistique n'a été observée avec **F74** et f73. Avec les autres individus, ces interactions sont peu nombreuses et de faible intensité.



**Figure I.24 :** Comportements agonistiques initiés par la femelle dominante **F74** et la femelle F72 lors de la première période

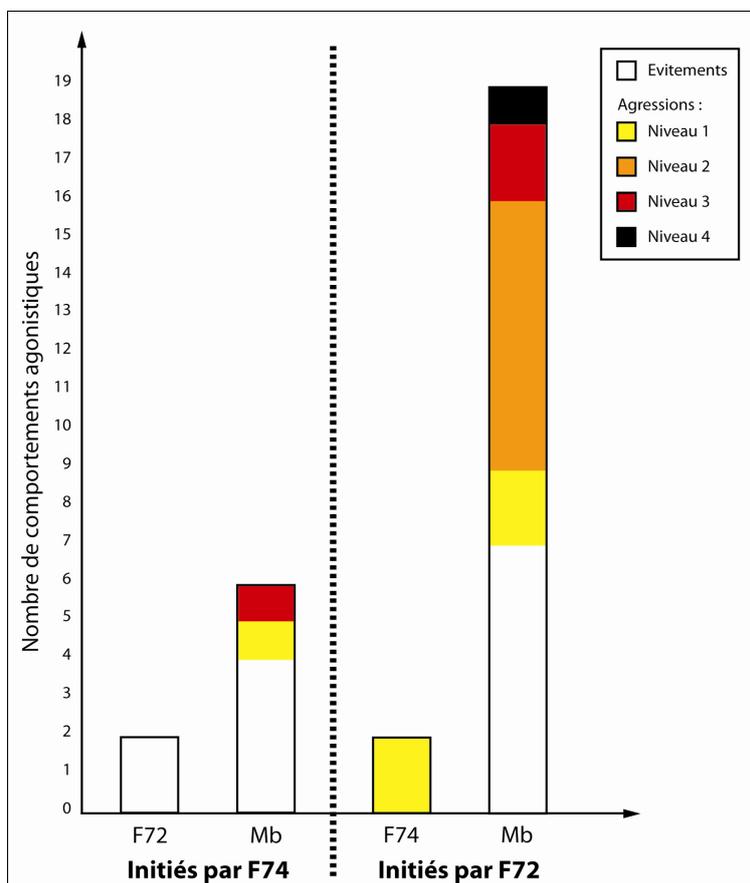
Les relations agonistiques interindividuelles nous ont permis de déterminer le rang de dominance de chaque individu (chapitre 3). Tous les individus du groupe 7 qui ont dispersé étaient dominés par les 2 femelles résidentes (**F74** et F72).



**Figure I.25 :** Rangs de dominance et dispersion au sein du groupe 7 lors de la période 1

#### 1.2- Le groupe 7 : Après l'intégration du mâle immigrant Mb

Les comportements agonistiques de **F74** dirigés vers le mâle Mb sont peu nombreux et en général de faible intensité, contrairement à ceux initiés par la deuxième femelle adulte F72 (figure I.26).



**Figure I.26 :** Comportements agonistiques initiés par F74 et F72 lors de la deuxième période

D'après les rangs de dominance déterminés dans le chapitre 3, le mâle immigrant Mb est dominé par les 2 femelles résidentes lors de la deuxième période.



**Figure I.27 :** Rangs de dominance au sein du groupe 7 lors de la période 2

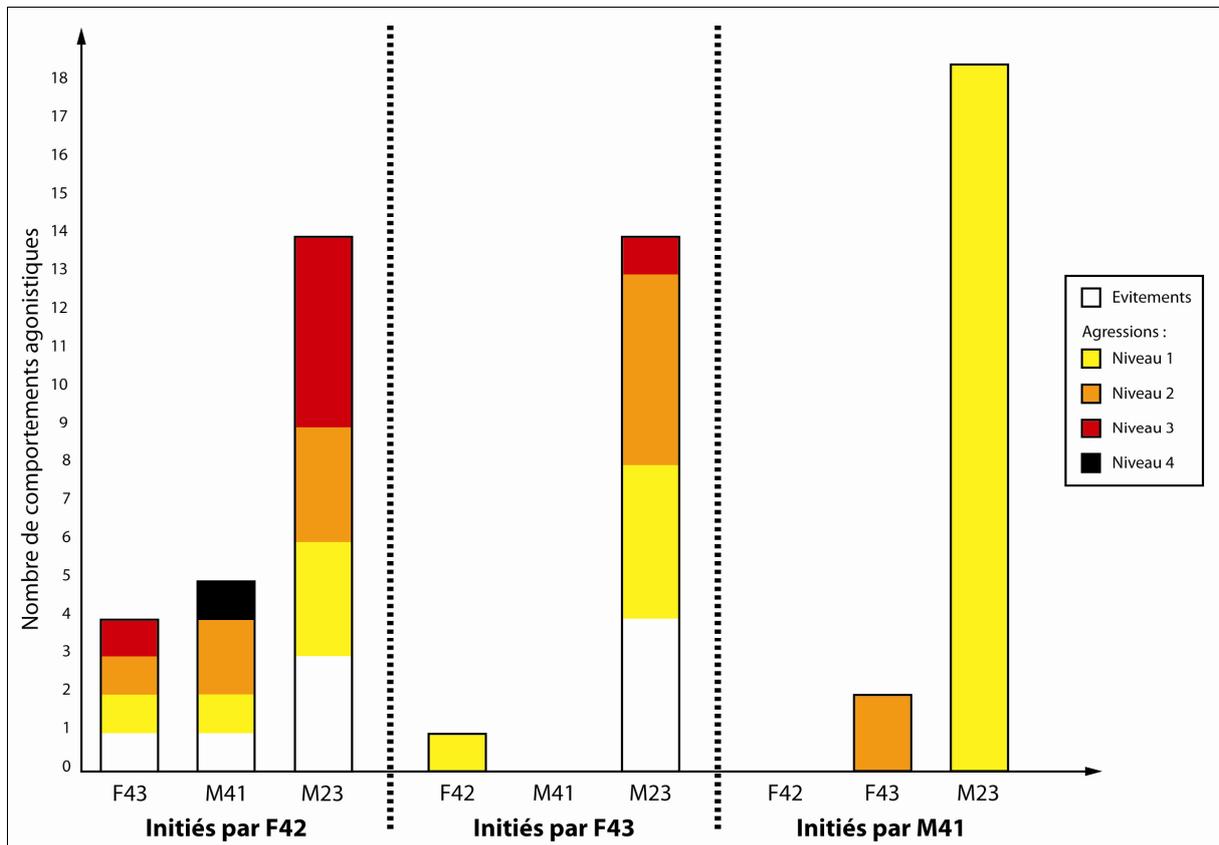
## 2- Relations agonistiques au sein du groupe 4

Au sein du groupe 4, l'analyse concerne les 2 périodes au cours desquelles les 4 adultes (F42, F43, M41 et M23) étaient présents. Dans ce cas, les comportements agonistiques initiés par les femelles et les mâles sont décrits.

### 2.1-Après l'intégration du mâle M23

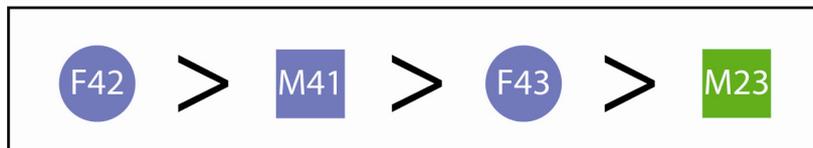
Lors de la période 1, c'est vers le mâle immigrant M23 récemment intégré dans le groupe que les individus résidents (F42, F43 et M41) dirigent la majorité de leurs comportements agonistiques (figure I.28). Les agressions initiées par M41 sont les plus nombreuses mais ne dépassent jamais le niveau 1, contrairement à celles initiées par les femelles.

Aucune interaction agonistique initiée par M23 n'a été observée.



**Figure I.28 :** Comportements agonistiques initiés par les individus résidants du groupe 4 après l'intégration du nouveau mâle M23

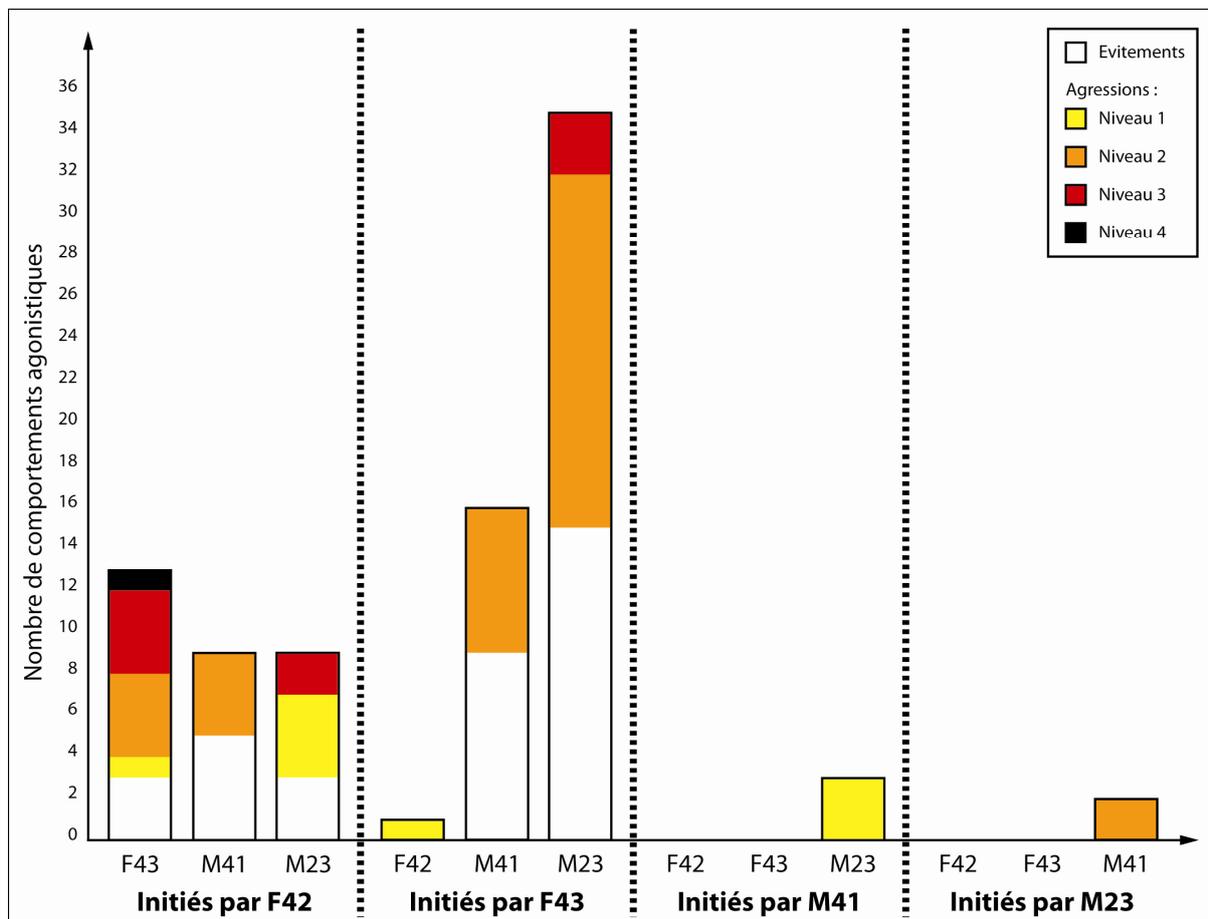
Lors de la première période, après son intégration dans le groupe, le mâle M23 occupe le dernier rang de dominance (chapitre 3).



**Figure I.29 :** Rangs de dominance au sein du groupe 4 lors de la période 1

### 2.2-Avant la dispersion de M41

Les comportements agonistiques initiés par **F42** et le mâle résidant M41 en direction du mâle immigrant M23 ont nettement diminué, contrairement à ceux initiés par la deuxième femelle adulte F43 (figure I.30). Concernant le mâle M41, les comportements agonistiques initiés par **F42** n'ont pas augmenté. A l'inverse, avec la deuxième femelle adulte F43, la relation agonistique, inexistante lors de la première période, s'est développée lors de la seconde. Enfin, 2 interactions agressives de niveau 2 initiées par M23 en direction de M41 ont été observées.



**Figure I.30 :** Comportements agonistiques initiés par les individus adultes du groupe 4 avant la dispersion de M41

La dispersion de M41 s'est produite après le changement de rang de dominance de la deuxième femelle adulte F43. M41 est même relégué au dernier rang, derrière le mâle immigrant M23.



**Figure I.31 :** Rangs de dominance et dispersion au sein du groupe 4 lors de la période 2

## Synthèse : Les comportements agonistiques

### Les femelles émigrantes

- Deux des 3 femelles qui ont dispersé ont été la cible de comportements agonistiques soutenus (en nombre ou en intensité) initiés par l'une des femelles résidentes.

### Les mâles émigrants

- Avant leur dispersion, les mâles émigrants n'ont pas été soumis à des comportements agonistiques particulièrement soutenus de la part des femelles résidentes.

### Les mâles immigrants

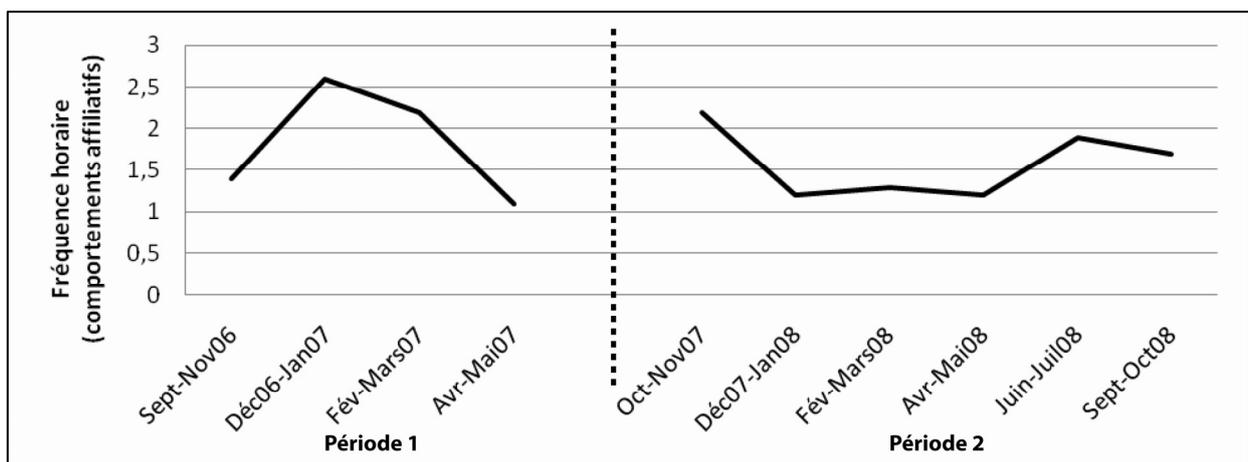
- Dans le groupe 7, les agressions initiées par la deuxième femelle adulte F72 en direction du mâle immigrant Mb sont plus nombreuses et plus violentes que celles initiées par la femelle dominante F74.
- Dans le groupe 4, le nouveau mâle M23 est victime de nombreuses agressions de la part des 3 individus résidents lors de la première période. Les agressions initiées par les femelles sont globalement plus violentes que celles initiées par le mâle. Lors de la seconde période, seule la femelle F43 entretient une relation agonistique intense avec M23.

## II/ Les relations affiliatives entre les femelles résidentes

### A- La femelle dominante et la deuxième femelle adulte du groupe 7

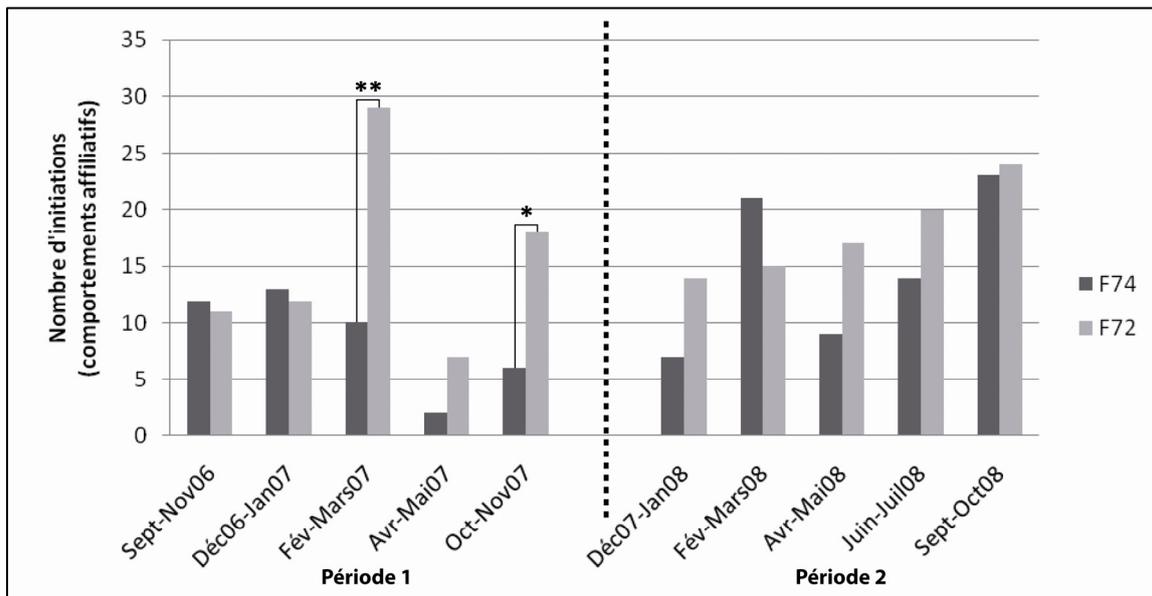
La femelle dominante **F74** et la deuxième femelle adulte F72 ont été présentes au sein du groupe 7 tout au long de la période d'observation (figure 1).

Globalement, la fréquence horaire des comportements affiliatifs varie de 1.1 à 2.6 (figure II.1). En moyenne la fréquence horaire lors de la première période (1.8) est légèrement plus élevée que lors de la seconde (1.6).



**Figure II.1 :** Fréquence horaire des comportements affiliatifs entre **F74** et F72

A partir du mois de février de la première période, lorsque le groupe contient 8 individus dont 5 femelles, F72 initie la majorité des comportements affiliatifs avec **F74** (figure II.2), la différence étant significative en février-mars 2007 (Test binomial,  $p=0.003$ ) et en octobre-novembre 2007 ( $p=0.022$ ). L'initiation des comportements affiliatifs s'équilibre au cours de la seconde période, après les dispersions successives de F71, M71, M72 et f75.

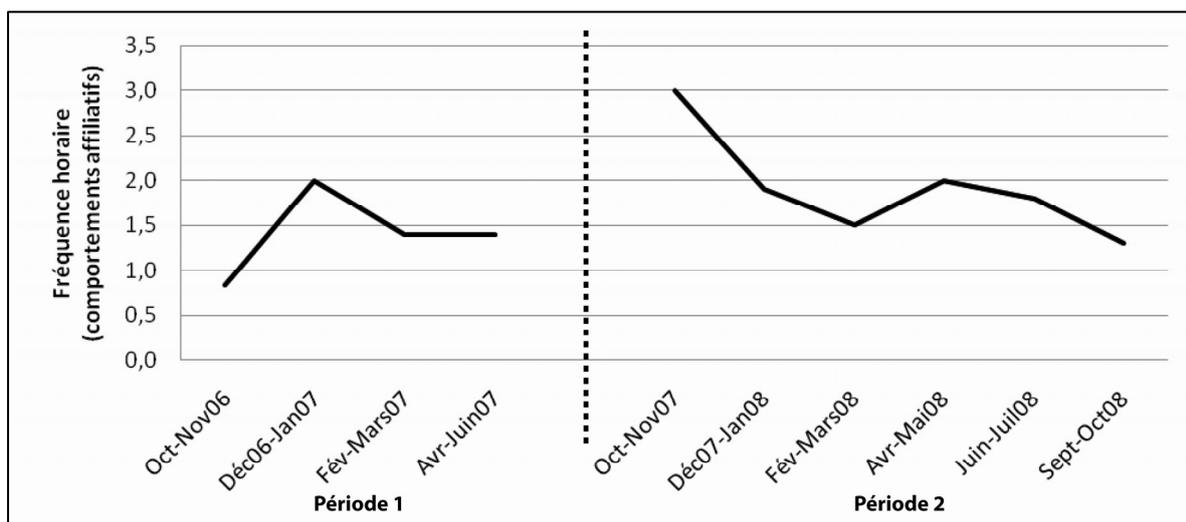


**Figure II.2 :** Initiation des comportements affiliatifs des femelles **F74** et **F72** (\*\*: Test binomial,  $p < 0.01$  ; \*:  $p < 0.05$ )

## B- La femelle dominante et la deuxième femelle adulte du groupe 4

Concernant le groupe 4, la femelle la plus âgée (**F41**) est morte en septembre 2006, juste avant le début des observations (figure 1). De ce fait, seules 2 femelles adultes sont présentes tout au long de l'étude : la femelle dominante **F42** et la deuxième femelle **F43**.

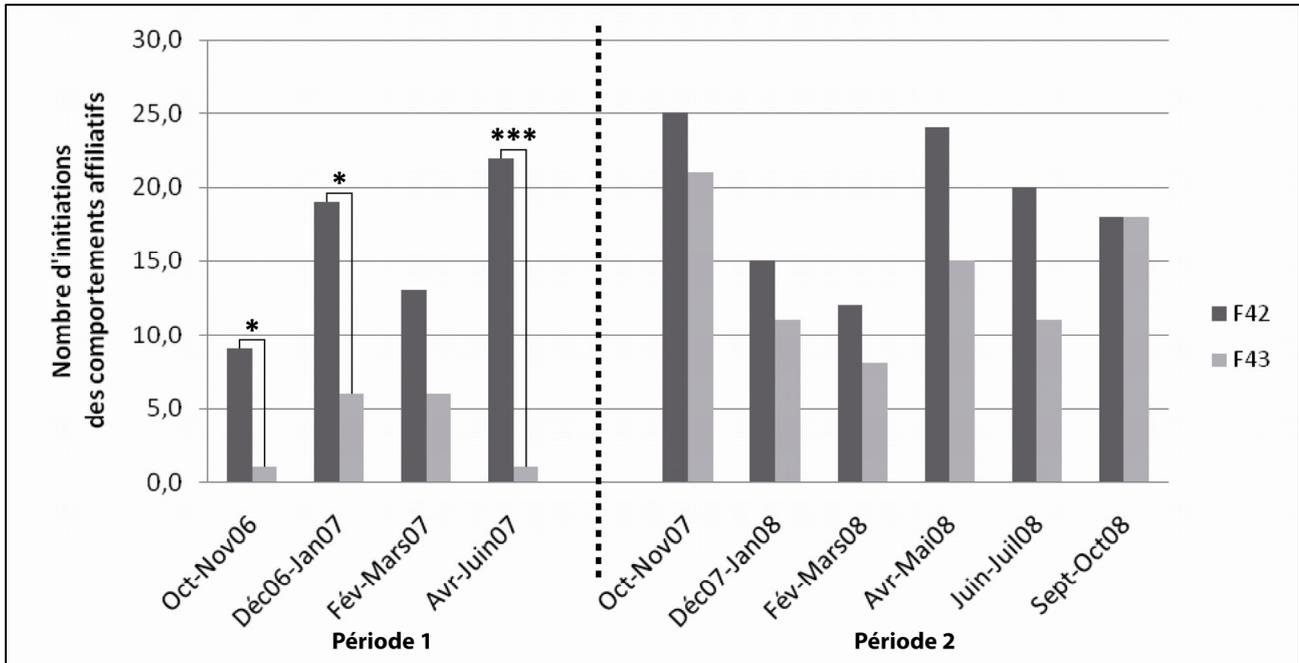
Lors de la première période, la fréquence horaire des comportements affiliatifs varie de 0.8 à 2 (figure II.3). Lors de la seconde période, elle varie de 1.3 à 3. Globalement, les comportements affiliatifs entre **F42** et **F43** sont plus nombreux lors de la deuxième période.



**Figure II.3 :** Fréquence horaire des comportements affiliatifs entre **F42** et **F43**

Lors de la première période, **F42** initie la majorité des comportements affiliatifs avec **F43** (figure II.4) : la différence est significative pour 3 des intervalles considérés (Test binomial : oct-nov06 :  $p = 0.022$  ; déc06-jan07 :  $p = 0.015$  ; avr-juin07 :  $p < 0.0001$ ).

L'initiation des comportements affiliatifs s'équilibre au cours de la seconde période : aucune différence significative n'est observée.



**Figure II.4 :** Initiation des comportements affiliatifs de **F42** et **F43** (\*\*\*: Test binomial,  $p < 0.001$  ; \*:  $p < 0.05$ )

**Synthèse : Les relations affiliatives des femelles résidentes**

- La deuxième femelle adulte du groupe 7 (**F72**) initie significativement plus de comportements affiliatifs avec la femelle dominante (**F74**) avant la dispersion des autres membres du groupe.
- Dans le groupe 4, après la mort de la femelle **F41**, c'est la femelle dominante **F42** qui initie la majorité des comportements affiliatifs avec la femelle **F43**. Lors de la deuxième période, l'initiation s'équilibre entre les 2 individus.

# Discussion

---

En raison de la durée de notre étude, les résultats présentés dans ce chapitre sont fragmentaires et ne concernent qu'un nombre restreint d'individus. Bien qu'ils doivent être complétés, ces résultats préliminaires nous ont néanmoins permis de préciser le rôle des individus résidents sur les phénomènes de dispersion concernant d'une part les phénomènes d'émigration, et d'autre part les phénomènes d'immigration.

## ***Influences sociales des femelles résidentes sur l'émigration des femelles***

Concernant les femelles, nous n'avons observé de dispersions qu'au sein du groupe 7. Les événements de dispersion se sont succédé à partir du moment où le groupe contenait 4 mâles et 6 femelles.

Il semble que la femelle dominante **F74** ait été directement impliquée dans le départ de la femelle juvénile f73. En effet, c'est après avoir été violemment agressée à plusieurs reprises par **F74** que f73 a quitté le groupe (figure I.24). Par contre, **F74** n'aurait pas influencé l'émigration des 2 autres femelles (F71 et f75) : elle n'entretenait avec aucune d'elles de relation agonistique particulière.

A l'inverse, la deuxième femelle adulte F72 ne serait pas impliquée dans l'émigration de f73 alors qu'elle serait directement responsable de celle des 2 autres femelles (F71 et f75). En effet, avant que F71 ne disperse, F72 entretenait avec elle une relation agonistique nettement plus soutenue qu'avec les autres individus du groupe (figure I.24). Ce dernier résultat est probablement à l'origine de la distension progressive des liens affiliatifs entre ces 2 femelles, F71 évitant nettement toute rencontre avec F72 (figure I.3). De même, en octobre 2007, juste avant son émigration, f75 n'a initié aucune interaction affiliative avec F72 (figure I.6). Nous n'avons pas observé de relation agonistique particulière entre ces 2 individus mais f75 a néanmoins été blessée à plusieurs reprises au cours de cette période, probablement à la suite d'agressions. Il semblerait donc que l'une ou l'autre des femelles résidentes soit activement responsable des dispersions des femelles. Ces dispersions, plutôt que d'être volontaires, semblent ainsi résulter d'exclusions dues à des agressions ciblées de la part de l'une des femelles résidentes. Ces agressions ciblées peuvent être concentrées sur quelques jours (*e.g.*, **F74/f73**) ou réparties sur plusieurs mois (*e.g.*, F72/F71). D'après les analyses génétiques (chapitre 2 : tableau III.2), les femelles F71 et f75 sont probablement les filles de la femelle dominante **F74** alors qu'un tel résultat n'a pu être établi concernant f73. Les femelles résidentes développeraient ainsi une relation agonistique intense vers d'autres femelles dans la mesure où elles ne sont pas liées par une relation mère-fille. A ce stade, cette hypothèse doit être confirmée par des résultats génétiques complémentaires. Concernant les femelles, les phénomènes d'exclusion sont courants chez les lémuriens et notamment chez le lémur catta (*Lemur catta*) (Sauther, 1991 ; Jolly, 1998), le lémur brun (*Eulemur fulvus*) (Vick et Pereira, 1989), le vari noir et blanc (*Varecia variegata*) (Pereira et Kappeler, 1997) et aussi chez *Propithecus edwardsi* dans le Parc National de Ranomafana (Wright, 1995 ; Overdorff, 1998 ; Morelli *et al.*, 2009). Selon Wright (1999), ils permettraient de limiter la compétition alimentaire au sein du groupe. Les femelles résidentes pourraient ainsi optimiser leurs apports énergétiques en augmentant leur prise alimentaire. Cette hypothèse a été soutenue par plusieurs auteurs qui ont observé chez différentes espèces des phénomènes d'exclusion pendant la période de lactation, la plus coûteuse en énergie (*Lemur catta* : Taylor, 1986 ; *Eulemur fulvus* : Vick et Pereira, 1989 ; *Propithecus edwardsi* : Wright, 1995 ; *Varecia variegata* : Pereira et Kappeler, 1997). Dans la présente étude, les dispersions des 3 femelles du groupe 7 ont eu lieu après la mise bas de chacune des 2 femelles résidentes **F74** et F72. Et si les agressions de F72 sur F71 ont été réparties sur l'année, celles de **F74** sur f73 ont été concentrées durant le mois de janvier, période de lactation tardive.

Concernant les femelles, aucun phénomène d'immigration n'a été observé dans notre site d'étude. Dans le Parc National de Ranomafana, de tels événements se sont produits (Morelli *et al.*, 2009). Ils restent néanmoins rares et ne se produisent que dans les groupes contenant une seule femelle résidente qui est

systématiquement remplacée par la femelle immigrante. Il est possible qu'en s'associant, les 2 femelles résidentes puissent résister à l'immigration d'une nouvelle femelle. Chez le propitèque de Verreaux (*Propithecus verreauxi*), les femelles résidentes décourageraient l'intégration de femelles immigrantes (Brockman *et al.*, 2001 ; Lewis, 2008). **Les femelles semblent donc contrôler leur effectif par des phénomènes d'exclusion et probablement en empêchant l'intégration de nouvelles femelles.** De cette façon, les femelles limiteraient tout type de compétition (*i.e.*, alimentaire et sexuelle). Kubzdela (1997) a en effet mis en évidence les effets négatifs d'une augmentation du nombre de femelles sur l'accès aux ressources et la reproduction. La même hypothèse peut être proposée pour *Propithecus edwardsi*.

### ***Influences sociales des femelles résidentes sur l'émigration des mâles***

Il semblerait que les dispersions des mâles ne soient pas directement liées aux agressions des femelles résidentes puisque les interactions observées ont été peu nombreuses et n'ont que rarement dépassé le niveau 2 (*i.e.*, contact physique) (figure 1.24/figure 1.30). Néanmoins au sein du groupe 4, la deuxième femelle adulte F43 intensifie nettement sa relation agonistique avec le mâle résident M41 lors de la deuxième période. Ce dernier résultat est probablement dû à la forte compétition alimentaire qu'implique la surface disponible par individu, particulièrement restreinte (chapitre 3 : figure 1.9).

Pour chacun des 3 mâles émigrants, la diminution de la fréquence horaire des comportements affiliatifs avec la femelle dominante révèle la distension progressive de leurs liens affiliatifs. Au sein de 2 des 3 dyades concernées, cet éloignement est dû aux 2 individus (M41 et **F42** : figure 1.8/ M72 et **F74** : figure 1.14) alors qu'au sein de la troisième, le mâle semble en être majoritairement responsable (M71 et **F74** : figure 1.11). L'émigration d'un mâle semble donc associée à une distension des liens affiliatifs qu'il entretient avec la femelle dominante. Néanmoins, la femelle dominante ne semble pas être activement responsable d'un tel phénomène puisqu'elle n'intensifie pas ses comportements agonistiques et qu'elle ne diminue pas plus que le mâle ses approches et ses contacts. Plus qu'une relation affiliative particulière, la proximité régulière d'un mâle avec une femelle peut révéler un comportement de « gardiennage » de la part du mâle. Cette stratégie, couramment utilisée par le mâle résident, lui permettrait de limiter l'accès des autres mâles à cette femelle (Brockman, 1999 ; Lewis et van Schaik, 2007). En plus de sa présence à proximité de la femelle, le mâle peut contre-marquer systématiquement les marquages effectués par la femelle afin de dissimuler toute information relative à son état reproductif (Lewis, 2005). De tels comportements ont effectivement été observés lors de la présente étude. La distension des liens affiliatifs observée entre la femelle dominante et le mâle avant son émigration pourrait en réalité révéler l'abandon progressif du comportement de gardiennage. L'abandon d'un tel comportement pourrait, par exemple, résulter de son inefficacité dans le cas où le choix de la femelle se serait porté sur un autre mâle lors des accouplements. Chez les propitèques, les mâles pourraient donc, dans une certaine mesure, contraindre le comportement des femelles qui resteraient néanmoins les individus les plus influents au sein du groupe (Brockman, 1994, 1999 ; Kubzdela, 1997 ; Richard, 1992).

Avant leur dispersion, les interactions affiliatives des mâles avec la deuxième femelle adulte sont beaucoup plus variables : alors qu'elles diminuent entre M41 et F43 au sein du groupe 4 (figure 1.7), elles augmentent entre F72 et chacun des 2 mâles du groupe 7 (M71 : figure 1.10/ M72 : figure 1.13). Dans chacun de ces cas, les 2 individus sont responsables de l'éloignement (figure 1.9) ou du rapprochement observé (figure 1.12/ figure 1.15). Quoi qu'il en soit, les 3 mâles émigrants étaient dominés par la deuxième femelle adulte (figure 1.25/figure 1.31). En terme de prédiction, le changement de rang de la deuxième femelle adulte semble annoncer à plus ou moins long terme l'émigration du mâle résident, sans pour autant que la deuxième femelle adulte soit activement responsable de ce phénomène.

**D'après ces résultats, il semble que l'influence sociale des femelles résidentes sur les émigrations des mâles soit minime. Il est donc très probable que d'autres paramètres entrent en jeu et notamment l'accès aux femelles lors de la période d'accouplement, qui dépend d'une part du choix des femelles**

**elles-mêmes (i.e., sélection inter-sexuelle) et d'autre part de la compétition entre mâles (i.e., sélection intra-sexuelle).**

Concernant la sélection inter-sexuelle, si des accouplements entre individus directement apparentés peuvent survenir (chapitre 2 : cas de F72 et M72), il semble qu'ils soient dans la mesure du possible évités, notamment par les stratégies de reproduction mises en place par les femelles (i.e., accouplements avec des mâles étrangers au groupe). Cette dernière hypothèse est confirmée d'une part par les analyses génétiques et d'autre part par l'observation de femelles qui quittent transitoirement leur groupe lors de la saison de reproduction quand le seul mâle adulte du groupe leur est directement apparenté (chapitre 2). Si, au sein du groupe 4, des analyses génétiques complémentaires sont nécessaires pour déterminer les relations de parenté de chacune des 2 femelles résidentes avec le mâle émigrant M41, il semble qu'au sein du groupe 7, M71 soit le père de F72 et M72 soit le fils de **F74** (chapitre 2 : tableau III.2). Il est ainsi possible que l'émigration de chacun de ces mâles puisse s'expliquer par l'absence ou la quasi absence d'opportunité d'accouplement. Cependant, F72 a initié la majorité des comportements affiliatifs avec son supposé père M71, lors de la saison de reproduction (décembre 06-janvier 07) (figure I.12). Bien que F72 ait mis bas en juin 2007, nous n'avons pu déterminer si son comportement envers M71 a conduit à un accouplement puisqu'elle a perdu son petit avant l'âge d'un an. A ce stade, le suivi comportemental et génétique doit se poursuivre pour évaluer si l'émigration des mâles résulte en effet de l'absence d'opportunités d'accouplement au sein du groupe ou si d'autres mécanismes sont impliqués.

Concernant la sélection intra-sexuelle, la compétition entre les mâles pourrait effectivement être une des causes des dispersions. En effet, les mâles résidents qui ont émigré ont été systématiquement remplacés par un autre mâle. Les 2 mâles ont cohabité (e.g., groupe 4) ou se sont succédé immédiatement (e.g., groupe 7). Ainsi, l'émigration d'un mâle serait systématiquement associée à la présence d'un nouveau mâle au sein même du groupe ou à sa périphérie.

### ***Intégration des mâles immigrants***

Dans le groupe 7, l'intégration du mâle immigrant Mb a succédé à la dispersion du mâle résident M71 et du deuxième mâle adulte M72. De ce fait, seule l'évolution de ses relations sociales avec les 2 femelles résidentes a été évaluée. La fréquence horaire de ses interactions affiliatives avec la femelle dominante **F74** est faible lors du premier intervalle de temps considéré (novembre-décembre 2007 : figure I.16) puis augmente et se stabilise. Avec la deuxième femelle adulte F72, les variations sont plus marquées jusqu'en avril 2008, probablement du fait de la relation agonistique soutenue que la femelle entretient avec le mâle (figure I.26). Quoi qu'il en soit, ce sont majoritairement les femelles qui initient les proximités et les contacts avec le mâle immigrant, ces différences étant significatives lors de certains des intervalles précédant la période de reproduction ou inclus dans celle-ci (figure I.17/figure I.18). Ce dernier résultat révèle probablement l'acceptation du nouveau mâle pour les accouplements.

Dans le groupe 4, le mâle résident M41 et le mâle immigrant M23 ont cohabité pendant 18 mois. Et de façon inattendue, c'est entre ces 2 individus que la relation affiliative est la plus intense, les contacts et les proximités étant majoritairement initiés par le mâle immigrant (figure I.23). Pourtant, lors de la première période, M41 agresse fréquemment M23, mais ces agressions semblent insuffisantes pour décourager les approches du mâle immigrant, probablement du fait de leur faible intensité (figure I.28). De façon similaire, Lewis (2008) a observé chez *Propithecus verreauxi verreauxi* qu'un mâle nouvellement intégré au sein d'un groupe toiletait plus fréquemment le mâle résident que les femelles.

Dans le groupe 4, les relations affiliatives du mâle immigrant avec chacune des 2 femelles résidentes sont différentes de celles observées au sein du groupe 7 : la relation affiliative de M23 est en effet plus intense avec la deuxième femelle adulte F43 qu'avec la femelle dominante **F42** (figure I.19). Ici encore, les relations agonistiques entretenues par chacune des 2 femelles avec le mâle sont probablement la cause de ces différences, les agressions initiées par **F42** étant plus intenses que celles initiées par F43 lors de la première période (figure I.28). Au terme de cette première période, chacune des 2 femelles a mis bas. Pour aucune

d'elles, nous n'avons pu déterminer précisément l'identité du géniteur de leurs jeunes respectifs. Cependant, M23 est un des pères potentiels du bébé de F43 alors qu'il n'en est pas un pour le bébé de F42 (chapitre 2 : tableau III.1). Il est donc possible que l'intensité de la relation affiliative entre un mâle et une femelle détermine la survenue d'un accouplement.

Lors de la seconde période, seule F43 entretient une relation agonistique intense avec M23 (figure I.30), probablement du fait de la forte compétition alimentaire à laquelle est soumis le groupe (chapitre 2 : figure I.9). Enfin, chacune des 2 femelles devient majoritairement initiatrice des contacts et des proximités avec le mâle immigrant à partir du mois qui précède d'une part la saison de reproduction et d'autre part le départ définitif du mâle résidant. Par conséquent, il semble qu'au sein du groupe 4, l'émigration du mâle résidant soit directement liée au rapprochement du mâle immigrant avec chacune des 2 femelles résidentes. Ici encore, ce résultat suggère que le choix du mâle reproducteur par les femelles influence probablement les événements de dispersion.

A ce stade, des données supplémentaires sont nécessaires pour préciser l'influence des femelles résidentes sur la composition en mâles du groupe. D'après nos observations, il semble qu'un groupe puisse contenir un ou plusieurs mâles adultes (chapitre 2). Lorsqu'un groupe contient plusieurs mâles, il peut s'agir du mâle résidant et de jeunes mâles adultes nés dans le groupe, ou du mâle résidant et d'un mâle immigrant récemment intégré dans le groupe. Dans le premier cas, nous avons observé l'accouplement d'un de ces jeunes mâles avec une femelle résidente de son groupe natal et seule une étude à plus long terme nous permettrait de savoir si une telle composition peut perdurer. Dans le second cas, il semble que les 2 mâles ne puissent cohabiter à long terme au sein du groupe. La résidence d'un mâle au sein d'un groupe dépendrait de ses possibilités d'accouplement mais, à ce stade, des données comportementales et génétiques complémentaires sont nécessaires pour préciser les mécanismes de régulation de la composition en mâles. Chez *Propithecus verreauxi verreauxi*, les femelles résidentes inciteraient les mâles subordonnés à rester au sein du groupe (Brockman *et al.*, 2001 ; Lewis, 2008). Elles leur offriraient ainsi des opportunités d'accouplement et bénéficieraient en contrepartie de plusieurs avantages tels que leur vigilance pour la détection des prédateurs et leur assistance lors des conflits intergroupes (Kappeler, 2000 ; Lewis, 2004). En outre, dans les groupes contenant plusieurs mâles, le choix des femelles est plus large lors des accouplements (Lewis, 2004) et les risques d'infanticide seraient réduits du fait de l'incertitude de chaque mâle quant à sa propre paternité (Lewis, 2008) et du moindre risque d'intégration d'un mâle supplémentaire, comme cela a été proposé pour le lémur à front roux (*Eulemur fulvus rufus*) (Ostner et Kappeler, 2004). Enfin, les femelles étant prioritaires pour l'accès aux ressources (Richard, 1978 ; 1987), la présence de plusieurs mâles n'aurait pas d'implications majeures en terme de compétition alimentaire (Kappeler, 2000 ; Lewis, 2004). Chez *Propithecus edwardsi*, les femelles résidentes ne semblent pas être directement responsables des émigrations des mâles. Elles influeraient néanmoins sur le temps de résidence d'un mâle, d'une part en incitant l'intégration de mâles étrangers et d'autre part en acceptant ou en refusant les accouplements. Nous avons en effet observé à plusieurs reprises des femelles qui quittaient leur groupe transitoirement (chapitre 2). En plus de répondre à d'éventuelles possibilités d'accouplement à l'extérieur du groupe, ces événements transitoires permettraient aux femelles d'encourager l'immigration de mâles étrangers. En effet, en l'absence du mâle résidant, les femelles pourraient marquer sans contre-marquage de sa part, communiquant ainsi aux mâles étrangers des informations telles que leur nombre et leur état reproductif.

### **Relations affiliatives entre les femelles résidentes**

Au sein du groupe 7, les interactions affiliatives de la femelle dominante F74 et de la deuxième femelle adulte F72 sont globalement plus fréquentes lors de la période 1 avant que la composition du groupe ne soit fortement modifiée (figure II.1). La deuxième femelle adulte semble être responsable de ces variations. En effet, de février à novembre 2007, c'est elle qui initie majoritairement les contacts et les proximités avec

**F74** (figure II.2). C'est au cours de cette période que les dispersions vont se succéder. Par la suite, l'initiation des interactions affiliatives entre les 2 femelles résidentes s'équilibre à nouveau. **Il semble donc que le rapprochement des 2 femelles résidentes à l'initiative de la deuxième femelle adulte influence les événements de dispersion des autres individus.**

Les relations affiliatives des femelles résidentes du groupe 4 sont différentes. En effet, lors de la première période, c'est la femelle dominante **F42** qui initie la majorité des contacts et des proximités avec la deuxième femelle adulte F43. Ce résultat suggère que F43 évite les rencontres avec **F42**. De tels comportements peuvent probablement s'expliquer par la mort récente de la femelle F41. En effet, cette femelle était la plus âgée du groupe et donc certainement l'ancienne femelle dominante. Dans une telle configuration, **F42** avait le statut de deuxième femelle adulte alors que F43 était la troisième femelle adulte. Or, comme cela a été montré au sein du groupe 7, il semble que la deuxième femelle adulte (*i.e.*, F72), en entretenant une relation agonistique soutenue avec la troisième femelle adulte (*i.e.*, F71) ait été directement responsable de son émigration. Au sein du groupe 4, il est donc possible qu'avant la mort de F41, **F42** ait entretenu avec F43 une relation agonistique soutenue qui aurait, à terme, mené à sa dispersion. Or la mort de F41, en réduisant l'effectif des femelles, a probablement contribué à modifier le comportement de **F42** dont la relation avec F43, de majoritairement agonistique, est devenue affiliative. Il semble ainsi que **F42** ait incité F43 à rester au sein du groupe. Comme cela a été suggéré dans les chapitres précédents, l'effectif optimal des femelles serait de 2. Pour chacune des 2 femelles, les bénéfices d'une telle association doivent donc compenser les coûts énergétiques en terme notamment de compétition alimentaire. Ces coûts sont probablement plus importants pour la deuxième femelle adulte que pour la femelle dominante qui est prioritaire sur tous les membres du groupe pour l'accès aux ressources (chapitre 3). Cependant, il est probablement plus avantageux pour la deuxième femelle adulte de rester au sein de son groupe natal que de disperser et d'encourir ainsi les nombreux risques associés à cet événement. Concernant les bénéfices d'une telle association, plusieurs hypothèses peuvent être proposées. La plus évidente découle des observations réalisées dans le Parc national de Ranomafana : lorsqu'une seule femelle adulte est présente au sein d'un groupe, elle risque d'être remplacée par une femelle immigrante (Morelli *et al.*, 2009). **La femelle dominante inciterait donc la deuxième femelle adulte à rester au sein du groupe pour éviter d'être évincée par une nouvelle femelle.** Par ailleurs, l'alliance des 2 femelles peut leur permettre d'affirmer leur dominance sur les autres membres du groupe. Néanmoins, si une seule femelle est présente au sein d'un groupe (*e.g.*, F52 : groupe 5/période 2), son statut de dominante n'en est pas plus instable. La présence de ces 2 femelles peut aussi leur conférer une meilleure protection contre les prédateurs grâce à une détection plus efficace. Cette dernière hypothèse n'aurait pourtant de sens qu'en termes évolutifs du fait de l'absence de prédateur au sein de la station forestière de Ialatsara. Enfin, par la relation privilégiée qu'elles entretiennent lors des périodes d'instabilité du groupe, ces 2 femelles influeraient sur sa composition (chapitre 3).

**Compte tenu de l'ensemble de ces résultats, il semble que les 2 femelles résidentes jouent un rôle central au sein du groupe et soient capables de modifier la dynamique sociale du groupe. Les mécanismes impliqués semblent pourtant différents selon le sexe des autres individus du groupe.** Ainsi, en développant entre elles une relation affiliative intense, et par les interactions agonistiques que l'une ou l'autre dirige vers les autres femelles du groupe, elles provoqueraient leurs émigrations de façon active. Concernant les mâles, elles influeraient sur les phénomènes d'émigration et d'immigration. Il semble que seuls des mécanismes passifs soient impliqués dans les phénomènes d'émigration puisqu'ils ne sont associés qu'à la distension progressive des liens affiliatifs avec la femelle dominante. Cet éloignement est dû soit au mâle seul, soit aux 2 individus concernés. L'intensité des relations affiliatives qu'entreprendrait le mâle avec la femelle serait en grande partie tributaire de ses possibilités d'accouplement. Autrement dit, si la femelle permet au mâle d'assurer son succès reproducteur en acceptant l'accouplement, le mâle développerait envers elle un comportement de « gardiennage » par le maintien de relations affiliatives

intenses. Inversement, si la femelle refuse l'accouplement, le mâle s'éloignerait progressivement jusqu'à disperser. A l'inverse, les femelles résidentes semblent être impliquées de façon active dans les phénomènes d'immigration des mâles. Il se pourrait en effet qu'en quittant leurs groupes transitoirement (chapitre 2), les femelles attirent les mâles étrangers en les informant de leur état reproductif, au moyen de marquages. A ce stade, les suivis démographique (concernant notamment les dispersions), génétique et comportemental doivent se poursuivre pour mieux comprendre l'influence sociale des femelles résidentes sur la dynamique des groupes.

## Références

---

- Albert S.C. and Altmann J. (1995). Balancing costs and opportunities : dispersal in male baboons. *The American Naturalist* 145(2): 279-306
- Altmann J. (1974). Observational study of behavior : sampling methods. *Behaviour* 49(3-4): 227-267
- Altmann S.A. and Altmann J. (1979). Demographic constraints on behavior and social organization. In *Primate Ecology and Human Origins: Ecological Influences on Social Organization*, pp 47-63. Bernstein I.S. and Smith E.O. Eds. Garland STPM Press, New York
- Altmann J. (1990). Primate males go where the females are. *Animal Behaviour* 39: 193-195
- Bekoff M. (1977). Mammalian dispersal and the ontogeny of individual behavioural phenotypes. *The American Naturalist* 111: 715-732
- Boutin S., Gilbert B.S., Krebs C.J., Sinclair A.R.E. and Smith J.N.M. (1985). The role of dispersal in the population dynamics of snowshoe hares. *Canadian Journal of Zoology* 63: 106-115
- Brockman D.K. (1994). Reproduction and mating system of Verreaux's sifaka, *Propithecus verreauxi*, at Beza Mahafaly, Madagascar. Doctoral dissertation. Yale University, New Haven
- Brockman D.K. (1999). Reproductive behavior of female *Propithecus verreauxi* at Beza-Mahafaly, Madagascar. *International Journal of Primatology* 20: 375-398
- Brockman D.K., Whitten P.L., Richard A.F. and Benander B. (2001). Birth season testosterone levels in male Verreaux's sifaka, *Propithecus verreauxi*: Insights into socio-demographic factors mediating seasonal testicular function. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49: 117-127
- Cheney D.L. (1978). Interactions of immature male and female baboons with adult females. *Animal Behaviour* 26: 389-408
- Cheney D.L. and Seyfarth R.M. (1983). Nonrandom dispersal in freeranging vervet monkeys: social and genetic consequences. *The American Naturalist* 122: 392-412
- Clarke M.R. and Glander K.E. (1984). Female reproductive success in a group of free-ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. In *Female Primates: Studies by women Primatologists*, pp 111-126. Small M.F. Ed. Alan R. Liss. Inc., New York
- Clutton-Brock T.H. and Harvey P.H. (1977). Species differences in feeding and ranging behaviour in primates. In *Primate ecology*, pp 557-584. Clutton-Brock T.H. Ed. Academic Press, London
- Clutton-Brock T.H., Harvey P.H. and Rudder B. (1977). Sexual dimorphism, socionomic sex ratio and body weight in primates. *Nature* 269: 797-800
- Colvin J.D. (1983). Influences of the social situation on male emigration. In *Primate Social Relationship*, pp 160-170. Hinde R.A. Ed. Blackwell, Oxford
- Cooper M.A., Bernstein I.S., Fragazy D.M. and de Waal F.B. (2001). Integration of new males into four social groups of tufted capuchins (*Cebus apella*). *International Journal of Primatology* 22: 663-683
- Crockett C.M. (1984). Emigration by female red howler monkeys and the case for female competition. In *Female Primates: Studies by women Primatologists*, pp 159-173. Small M.F. Ed. Alan R. Liss. Inc., New York
- Crockett C.M. and Pope T.R. (1993). Consequences of sex differences in dispersal for juvenile red howler monkeys. In *Juvenile Primates*, pp 104-118. Pereira M.E. and Fairbanks L.A. Eds. Oxford University Press, New York
- Digby L.J. (1999). Targeting aggression in blue-eyed black lemurs. *Primates* 40: 613-617
- Douglas-Hamilton I. and Douglas-Hamilton O. (1975). *Among the Elephants*. Viking Press, New York

- Dunbar R.I.M. (1987). Demography and reproduction. In *Primate Societies*, pp 240-249. Smuts B.B., Cheney D.L., Seyfarth R.M., Wrangham R.W., and Struhsaker T.T. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Ekernas L.S. and Cords M. (2007). Social and environmental factors influencing natal dispersal in blue monkeys, *Cercopithecus mitis stuhlmanni*. *Animal behavior* 73: 1009-1020
- Enomoto T. (1974). The sexual behavior of Japanese monkeys. *Journal of Human Evolution* 3: 351-372
- Frank L.G. (1986). Social organization of the spotted hyaena (*Crocuta crocuta*): I. Demography. *Animal Behaviour* 34: 1500-1509
- Glander K.E. (1992). Dispersal patterns in Costa Rican mantled howling monkeys. *International Journal of Primatology* 13: 415-436
- Goodall J. (1986). Social rejection, exclusion, and shunning among the Gombe chimpanzees. *Ethology and Sociobiology* 7: 227-236
- Gould L. (1996). Male-female affiliative relationships in naturally occurring ringtailed lemurs (*Lemur catta*) at the Beza-Mahafaly Reserve, Madagascar. *American Journal of Primatology* 39: 63-78
- Greenwood P.J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behavior* 28: 1140-1162
- Harris S. and White P.C.L. (1992). Is reduced affiliative rather than increased agonistic behaviour associated with dispersal in red foxes? *Animal Behaviour* 44: 1085-1089
- Henzi S.P. and Lucas J.W. (1980). Observations of the inter-troop movement of adult vervet monkeys. *Folia Primatologica* 33: 220-235
- Hill D.A. (1994). Affiliative behaviour between adult males of the genus *Macaca*. *Behaviour* 130: 293-308
- Holekamp K.E. (1986). Proximal causes of natal dispersal in Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*). *Ecological Monographs* 56: 365-391
- Isbell L.A. and van Vuren D. (1996). Differential costs of locational and social dispersal and their consequences for female group-living primates. *Behaviour* 133: 1-36
- Janson C.H. (1988). Intra-specific food competition and primate social-structure: a synthesis. *Behaviour* 105: 1-17
- Johnstone R.A. and Cant M.A. (1999). Reproductive skew and the threat of eviction: A new perspective. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 266: 275-279
- Jolly A. (1998). Pair-bonding, female aggression and the evolution of lemur societies. *Folia Primatologica* 69(Suppl 1): 1-13
- Jones C.B. (1980). The functions of status in the mantled howler monkey, *Alouatta palliata* Gray: Intraspecific competition for group membership in a folivorous neotropical primate. *Primates* 21: 389-405
- Kappeler P.M. (2000). Causes and consequences of unusual sex ratios among lemurs. In *Primate males: Causes and consequences of variation in group composition*, pp 55-63. Kappeler P.M. Ed. Cambridge University Press, Cambridge UK
- Kubzdela K.S. (1997). Sociodemography in diurnal Primates: the effects of group size and female dominance rank on intra-group spatial distribution, feeding competition, female reproductive success, and female dispersal patterns in White Sifaka, *Propithecus verreauxi verreauxi*. Doctoral dissertation. University of Chicago, Chicago
- Lewis R.J. (2004). Sources of variation in male-female relationships: Power, conflict, and cooperation. Doctoral dissertation. Duke University, Durham NC

- Lewis R.J. (2005). Sex differences in scent-marking in Sifaka: Mating conflict or male services. *American Journal of Physical Anthropology* 128: 389-398
- Lewis R.J. and van Schaik C.P. (2007). Bimorphism in male Verreaux's sifaka in the Kirindy Forest of Madagascar. *International Journal of Primatology* 28: 159-182
- Lewis R.J. (2008). Social Influences on Group Membership in *Propithecus verreauxi verreauxi*. *International Journal of Primatology* 29: 1249-1270
- Lindfors P., Froberg L., and Nunn C.L. (2004). Females drive primate social evolution. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 271: S101-S103
- Melnick D.J. (1981). Microevolution in a population of Himalayan rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). Doctoral dissertation. Yale University, New Haven CT
- Melnick D.J. and Pearl M.C. (1987). Cercopithecines in multimale groups: genetic diversity and population structure. In *Primate Societies*, pp 121-134. Smuts B.B., Cheney D.L., Seyfarth R.M, Wrangham R.W. and Struhsaker T.T. Ed. University of Chicago Press, Chicago
- Mitani J.C., Gros-Louis J. and Manson J.H. (1996). Number of males in primate groups: Comparative tests of competing hypotheses. *American Journal of Primatology* 38: 315-332
- Moore J. and Ali R. (1984). Are dispersal and inbreeding avoidance related? *Animal Behavior* 32: 94-112
- Moore J. (1992). Dispersal, nepotism and primate social behavior. *International Journal of Primatology* 13: 361-378
- Morelli T.L., King S.J., Pochron S.T. and Wright P.C. (2009). The rules of disengagement: takeovers, infanticide, and dispersal in a rainforest lemur, *Propithecus edwardsi*. *Behaviour*. 146(4-5): 499-523
- Nishida T. (1989). Social interactions between resident and immigrant female chimpanzees. In *Understanding chimpanzees*, pp 68-89. Heltne P.G. and Marquardt L.A. Eds. Harvard University Press, Cambridge MA
- Nunes S., Ha C.T., Garrett P.J., Mueke E., Smale L. and Holekamp K.E. (1998). Body fat and time of year interact to mediate dispersal behaviour in ground squirrels. *Animal Behaviour* 55: 605-614
- Nunn C.L. (1999). The number of males in primate social groups: a comparative test of the socioecological model. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46: 1-13
- Olupot W. and Waser P.M. (2001). Correlates of intergroup transfer in male grey-cheeked mangabeys. *International Journal of Primatology* 22: 169-187
- Ostner J. and Kappeler P.M. (2004). Male life history and the unusual adult sex ratios of redfronted lemur (*Eulemur fulvus rufus*) groups. *Animal Behaviour* 67: 249-259
- Overdorff D.J. (1998). Are Eulemur species pairbonded? Social organization and mating strategies of *Eulemur fulvus rufus* in Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology* 105: 153-166
- Packer C. (1979). Inter-troop transfer and inbreeding avoidance in *Papio anubis*. *Animal Behaviour* 27: 1-36
- Payne H.F.P., Lawes M.J. and Henzi S.P. (2003). Fatal attack on an adult female *Cercopithecus mitis erythrarchus*: implications for female dispersal in female-bonded societies. *International Journal of Primatology* 24: 1245-1250
- Pereira M.E. and Kappeler P.M. (1997). Divergent systems of agonistic behaviour in lemurid primates. *Behaviour* 134(3-4): 225-27
- Pochron S.T. and Wright P.C. (2003). Variability in adult group compositions of a prosimian primate. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54: 285-293
- Pusey A.E. (1980). Inbreeding avoidance in chimpanzees. *Animal Behavior* 28: 543-582

- Pusey A.E. and Packer C. (1987). Dispersal and philopatry. In *Primate Societies*, pp 250-266. Smuts B.B, Cheney D.L., Seyfarth R.M., Wrangham R.W. and Struhsaker T.T. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Rajpurohit L.S. and Sommer V. (1993). Juvenile male emigration from natal one-male troops in hanuman langurs. In *Juvenile Primates*, pp 86-103. Pereira M.E. and Fairbanks L.A. Eds. Oxford University Press, New York
- Richard A.F. (1978). Behavioral variation: case study of Malagasy lemur, pp 213. Associated University Press, New Jersey
- Richard A.F. (1985). Social boundaries in a Malagasy prosimian, the sifaka (*Propithecus verreauxi*). *International Journal of Primatology* 6: 553-568
- Richard A.F. (1987). Malagasy prosimians: female dominance. In *Primate societies*, pp 25-33. Smuts B.B., Cheney D.L., Seyfarth R.M., Wrangham R.W. and Struhsaker T.T. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Richard A.F. (1992). Aggressive competition between males, femalecontrolled polygyny and sexual monomorphism in a Malagasy primate, *Propithecus verreauxi*. *Journal of Human Evolution* 22: 395-406
- Richard A.F., Rakotomanga P. and Schwartz M. (1993). Dispersal by *Propithecus verreauxi* at Beza Mahafaly, Madagascar: 1984-1991. *American Journal of Primatology* 30: 1-20
- Robbins A.M. and Robbins M.M. (2005). Fitness consequences of dispersal decisions for male mountain gorillas (*Gorilla beringei beringei*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58: 295-309
- Rudran R. (1978). Sociology of the blue monkeys (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*) of the Kibale Forest, Uganda. *Smithsonian Contributions to Zoology* 249: 1-88
- Sauther M.L. (1991). Reproductive behavior of free-ranging *Lemur catta* at Beza Mahafaly Special Reserve, Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology* 84(4): 463-477
- Schaller G.B. (1972). The Serengeti Lion: a Study of Predatore Prey Relations. University of Chicago Press, Chicago
- Setchell J.M., Knapp L.A. and Wickings E.J. (2006). Violent coalitionary attack by female mandrills against an injured alpha male. *American Journal of Primatology* 68: 411-418
- Shields W.M. (1987). Dispersal and mating systems: Investigating their causal connections. In *Mammalian dispersal patterns: the effects of social structure on population genetics*, pp 3-26. Chepko-Sade B.D. and Halpin Z.T. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Sicotte P. (1994). Effect of male competition on male-female relationships in bi-male groups of mountain gorillas. *Ethology* 97: 47-64
- Silk J.B., Samuels A. and Rodman P.S. (1981). The influence of kinship, rank, and sex on affiliation and aggression between adult female and immature bonnet macaques (*Macaca radiata*). *Behaviour* 78: 111-178
- Smith E.O. (1992). Dispersal in sub-Saharan baboons. *Folia Primatologica* 59: 177-185
- Smuts B.B. (1985). Sex and friendship in baboons. Aldine, Hawthorne NY
- Steenbeek R. and van Schaik C.P. (2001). Competition and group size in Thomas's langurs (*Presbytis thomasi*): the folivore paradox revisited. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49: 100-110
- Strier K.B. (1994). The myth of the typical primate. *Yearbook of Physical Anthropology* 37: 233-271
- Sugiyama Y. (1976). Life history of male Japanese monkeys. In *Advances in the Study of Behavior*, Vol. 7, pp 255-284. Rosenblatt J.S., Hinde R.A., Shaw E. and Beer C. Ed. Academic Press, New York
- Strum S.C. (1987). Almost human: A journey into the world of baboons. W.W. Norton, New York
- Taylor L. (1986). Kinship, dominance and social organization in a semi free-ranging group of ringtailed lemurs (*Lemur catta*). Doctoral dissertation. Washington University, St Louis MO

- Terborgh J. and Janson C.H. (1986). The socioecology of primate groups. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 111-135
- van Schaik C.P. (1983). Why are diurnal primates living in groups? *Behaviour* 87: 120-144
- Vick L.G. and Pereira M.E. (1989). Episodic targeting aggression and the histories of Lemur social groups. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 25(1): 3-12
- Watts D.P. (1991). Harassment of immigrant female mountain gorillas by resident females. *Ethology* 89: 135-153
- Watts D.P. (1992). Social relationships of immigrant and resident female mountain gorillas. I. Male-female relationships. *American Journal of Primatology* 28: 159-181
- Wright P.C. (1995). Demography and life history of free-ranging *Propithecus diadema edwardsi* in Ranomafana National Park, Madagascar. *International Journal of Primatology* 16: 835-854
- Wright P.C. (1999). Lemur traits and Madagascar ecology: Coping with an island environment. *Yearbook of Physical Anthropology* 42: 31-72



# DISCUSSION GENERALE

---

## - Synthèse -

A Madagascar, la destruction des habitats, et notamment la déforestation, constitue une menace majeure pour de nombreuses espèces, dont les lémuriers (Ganzhorn *et al.*, 2003). Elle provoque la fragmentation de la forêt restante en parcelles isolées de surface plus ou moins restreinte qui peuvent être très éloignées de la forêt originelle. La station forestière de Ialatsara est l'exemple type d'une telle situation. Elle constituait à l'origine la frange occidentale du Parc National de Ranomafana. Du fait de la déforestation, elle en a été peu à peu isolée et a été fragmentée en différentes parcelles. Bien que les impacts négatifs de la fragmentation forestière sur la viabilité des espèces animales soient évidents, les mécanismes impliqués dans un tel processus sont mal connus, et ce, d'autant plus que la sensibilité à la destruction de l'habitat est variable selon l'espèce considérée (Irwin, 2006).

Dans la présente étude, la combinaison des approches démographique, génétique et comportementale nous a permis de mieux comprendre le fonctionnement de la communauté de *Propithecus edwardsi* au sein de la station forestière de Ialatsara. Par cette démarche pluridisciplinaire, nous avons évalué les impacts de la fragmentation forestière sur les paramètres démographiques et génétiques de la communauté et appréhendé de manière globale et à différents niveaux la dynamique sociale de l'espèce dans un habitat fragmenté. Bien que l'étude ne concerne qu'une période de 3 ans, une tolérance à court terme de l'espèce *Propithecus edwardsi* face à la fragmentation forestière a été mise en évidence.

### I/ L'adaptation à la fragmentation de l'habitat

A l'heure actuelle, la communauté de *Propithecus edwardsi* présente au sein de la station forestière de Ialatsara ne semble pas être en déclin. Son effectif a légèrement augmenté de 2005 à 2008.

La station forestière de Ialatsara n'est pas un système clos puisque des échanges sont possibles avec des parcelles extérieures. Des individus adultes non observés auparavant ont en effet intégré la station au cours de la période d'étude. Ces individus ayant intégré les parcelles 4 et 5-6, sont probablement originaires du nord de la station.

Malgré les effets négatifs de la fragmentation forestière sur la viabilité des espèces, elle peut dans quelques circonstances présenter certains avantages. A Ialatsara, l'absence du fossa (*Cryptoprocta ferox*), seul prédateur connu de *Propithecus edwardsi*, a sans doute des implications sur l'évolution de la communauté, d'une part en réduisant le taux de mortalité, d'autre part en permettant des déplacements au sol fréquents. En effet, et malgré la faible connectivité spatiale, des échanges appréciables sont possibles tant au sein de la station qu'avec des individus extérieurs. Ils assurent ainsi un brassage génétique indispensable à la survie de la communauté à long terme.

Au sein de la station, l'homogénéité de la structure génétique de la communauté de *Propithecus edwardsi* résulte effectivement de ces échanges inter-parcelles. Néanmoins, la diversité génétique de la communauté semble extrêmement faible comparativement à d'autres espèces de Primates. A ce jour, seule l'utilisation d'une même technique pour comparer les paramètres relatifs à la structure et à la variabilité génétique de la communauté présente à Ialatsara à ceux d'une autre population de *Propithecus edwardsi* serait réellement informative. Au terme de cette étude, comme nous ne disposons pas de données de référence, nos résultats doivent être interprétés avec précaution, en matière de prédiction pour le devenir de la communauté. Quoi qu'il en soit, la diversité génétique a légèrement augmenté de

2005 à 2008 grâce notamment aux individus nouveau-nés. Il est aussi probable que les individus provenant de l'extérieur de la station, s'ils sont plus nombreux, puissent constituer un apport de diversité non négligeable. Cependant, si les individus se sont adaptés à la faible connectivité entre les parcelles, la perte d'habitat, en limitant l'effectif au sein de chaque parcelle, peut avoir des conséquences dramatiques. Dans ces conditions, les échanges au sein de la station ou avec des individus originaires de parcelles proches ne peuvent suffire à augmenter significativement la diversité génétique de la communauté.

## II/ La perte d'habitat : une menace sérieuse

La perte d'habitat semble représenter un réel danger pour la communauté. La densité au sein de chaque parcelle est supérieure à celle mesurée dans le Parc National de Ranomafana et notamment au sein de la parcelle 5-6 qui abrite 2 groupes supplémentaires depuis 2008. La parcelle 1 semble être particulièrement soumise aux pressions écologiques inhérentes à la limitation spatiale. La compétition alimentaire y est intense et d'après les données de référence du Parc National de Ranomafana (Wright, 1995 ; Pochron *et al.*, 2004), certains mécanismes de régulation du nombre d'individus seraient déjà en place (*i.e.*, taux de natalité plus faible, taux de mortalité infantile plus élevé, sex-ratio des individus immatures en faveur des mâles).

Par ailleurs, si l'organisation des groupes et les événements de dispersion à lalatsara sont dans leur ensemble comparables à ceux du Parc National de Ranomafana (Wright, 1995 ; Pochron *et al.*, 2004 ; Morelli *et al.*, 2009), certaines différences apparaissent néanmoins entre les 2 sites. A lalatsara, le nombre moyen d'individus au sein d'un groupe est légèrement supérieur à celui de Ranomafana, du fait du nombre de femelles adultes plus important. Certaines modifications des mécanismes de dispersion liés aux contraintes spatiales pourraient en être la cause. Concernant les dispersions des femelles, la seule issue observée à lalatsara a été la formation d'un nouveau groupe. Or, la limitation spatiale réduit les possibilités d'issue favorable du fait du nombre restreint de partenaires sexuels potentiels et du peu de surface disponible pour établir un nouveau domaine vital. Ainsi, concernant les femelles, il semble qu'à lalatsara les dispersions ne soient pas systématiques dans les groupes contenant 3 femelles et qu'elles soient plus tardives qu'à Ranomafana. Concernant les mâles, 2 des 3 issues observées ont été mentionnées à Ranomafana : la formation d'un nouveau groupe et l'intégration d'un groupe existant. Par contre, à lalatsara, certains mâles restent solitaires après avoir quitté leur groupe d'origine. A ce stade, nous ne pouvons déterminer si un tel comportement est provisoire ou définitif. Enfin, nous n'avons jamais observé d'immigration de la part des femelles ni aucun infanticide, alors que de tels événements surviennent à Ranomafana (Morelli *et al.*, 2009).

Contrairement à Ranomafana, il semble qu'à lalatsara des accouplements entre individus directement apparentés surviennent. La limitation spatiale, en réduisant les possibilités d'accouplement entre individus non apparentés, pourrait expliquer les moindres exigences concernant le degré d'apparentement du partenaire sexuel. Le taux de consanguinité élevé au sein de la communauté résulterait de tels accouplements.

Dans chacun des 2 sites, la résidence au sein d'un groupe avec un individu de sexe opposé et non directement apparenté est, pour les mâles comme pour les femelles, la meilleure stratégie pour assurer un succès reproducteur optimal. Cependant, face aux contraintes imposées par la limitation spatiale, la survenue d'une telle situation peut être fortement compromise. A lalatsara, les individus semblent avoir développé certaines stratégies de reproduction qui leur permettraient d'assurer leur succès reproducteur tout en limitant la consanguinité. Ainsi, en quittant transitoirement leur groupe, les femelles peuvent s'accoupler avec des mâles étrangers et inciter l'immigration d'un nouveau mâle au sein de leur groupe. Les

mâles quant à eux, s'ils restent solitaires ou qu'ils quittent leur groupe transitoirement, peuvent être des partenaires potentiels pour les femelles qui s'accouplent à l'extérieur de leur groupe.

La forte variabilité du système de reproduction résulte de ces différentes stratégies. Selon le groupe et l'année considérés, le système de reproduction est de type monogame, polygynandre ou polygyne, les mâles reproducteurs faisant partie ou non du groupe. Il est fortement influencé par l'organisation sociale du groupe et les relations de parenté des différents individus.

### **III/ Evolution de l'organisation sociale d'un groupe**

Il semble que la composition en femelles adultes ne dépende pas des mâles présents et que les phénomènes d'émigration ne surviennent que si les groupes contiennent 3 femelles. Par contre, la composition en mâles adultes semble directement liée à celle des femelles. Une telle configuration caractérise la plupart des espèces de Primates. La distribution des femelles dépend des ressources et des dangers de leur environnement alors que celle des mâles est déterminée par la distribution spatiotemporelle des femelles réceptives (Kappeler et van Schaik, 2002). Ainsi, un jeune mâle pourrait se reproduire avec une femelle de son groupe natal s'il ne lui est pas directement apparenté. Par contre, il disperserait entre 4 et 6 ans s'il n'a pas d'opportunité d'accouplement au sein de son groupe natal. De l'issue de cette dispersion natale dépendrait une éventuelle dispersion de reproduction. Si le mâle forme un nouveau groupe, il devrait disperser lorsque son premier descendant femelle devient sexuellement mature. Par contre, s'il intègre un groupe dans lequel le mâle résidant est directement apparenté à l'une des 2 femelles adultes, il pourrait se reproduire avec chacune d'entre elles. Dans le cas où le groupe contient un jeune mâle adulte qui n'est pas directement apparenté à l'une des 2 femelles, il y aura compétition sexuelle et les opportunités d'accouplement pour chacun des mâles dépendront du choix de cette femelle. Cette configuration ne peut être a priori déstabilisée que par la mort d'une des femelles. Dans un tel cas, le mâle immigrant se retrouverait dans la situation précédente : il serait amené à disperser si la femelle, qui occupe le statut de deuxième femelle adulte, est sa fille.

### **IV/ Une structure sociale particulière : l'association de 2 femelles adultes**

Il semble qu'au sein d'un groupe seule l'association de 2 femelles adultes liées par une relation mère-fille ou sœur-sœur puisse perdurer sur le long terme. Dans une telle configuration, les autres femelles seront amenées à disperser. Dans le cas où une seule femelle est présente, elle risque de se faire remplacer par une femelle immigrante (Morelli *et al.*, 2009). L'association de 2 femelles apparentées est la structure sociale qui semble être recherchée. Elle définit l'organisation sociale de la plupart des groupes présents au sein de la station. Ce type d'association, associée à la dominance des femelles, se retrouve chez d'autres espèces de lémuriers telles que le propitèque de Verreaux (*Propithecus verreauxi verreauxi*) (Richard *et al.*, 1993), le lémur noir (*Eulemur macaco macaco*) (Fornasieri *et al.*, 1993) et le lémur noir aux yeux bleu turquoise (*Eulemur macaco flavifrons*) (Hermas Randriatahina et Roeder, sous presse).

Ces 2 femelles ont un statut particulier au sein du groupe. La femelle la plus âgée est la femelle dominante. Le « pouvoir » de cette femelle a été mis en évidence. Par ses comportements agressifs, elle affirme sa dominance sur tous les autres membres du groupe et bénéficie de la priorité alimentaire. Elle peut également influencer les autres individus sans recourir à de tels comportements, notamment en initiant les progressions et en recevant leurs toilettes. La deuxième femelle adulte est en général la première fille de la femelle dominante. Elle acquiert aussi un statut particulier lorsqu'elle atteint la maturité sexuelle. Elle occupe alors le second rang de dominance et devient prioritaire pour l'accès aux ressources alimentaires sur tous les autres individus, excepté la femelle dominante. Elle est aussi capable d'influencer les autres individus puisqu'elle reçoit aussi plus de toilettes qu'elle n'en initie.

Ces 2 femelles ont un rôle central au sein du groupe et semblent pouvoir contrôler sa composition. Les événements d'émigration des femelles et les dispersions de reproduction des mâles ne se sont ainsi produits que dans les groupes basés sur une telle association. Les 2 femelles résidentes influeraient sur la dynamique sociale du groupe d'une part en développant entre elles une relation privilégiée et d'autre part par la relation que chacune entretient avec les autres membres du groupe. Les mécanismes impliqués seraient différents selon le sexe des autres individus. Ainsi, les événements d'émigration des femelles résidentes résulteraient d'exclusions provoquées de façon active par des relations agonistiques intenses. A l'inverse, il semble que seuls des mécanismes passifs soient impliqués dans les phénomènes d'émigration des mâles puisqu'ils ne sont associés qu'à la distension progressive des liens affiliatifs avec la femelle dominante. Néanmoins, les femelles résidentes pourraient être impliquées de façon active dans les phénomènes d'immigration des mâles. En quittant leurs groupes transitoirement, elles informeraient (par leurs marquages) les mâles étrangers de leur état reproductif et les inciteraient ainsi à immigrer au sein de leur groupe.

Au sein d'un groupe, les relations d'affinité interindividuelles évoluent selon une dynamique dans laquelle la composition du groupe revêt une importance particulière. Ainsi, lorsqu'un mâle et une femelle forment un groupe, ils auraient probablement une relation de couple privilégiée jusqu'à ce que leur premier descendant femelle atteigne la maturité sexuelle et acquière le second rang de dominance. La cohésion au sein du groupe reposerait alors sur une relation privilégiée entre la femelle dominante et sa première fille, relation dont l'intensité dépendrait de la stabilité du groupe. Les 2 femelles résidentes provoqueraient l'émigration des autres femelles et l'immigration de nouveaux mâles de façon active alors que l'émigration des mâles résidents se produirait de façon passive.

L'association de 2 femelles adultes liées par une relation mère-fille ou sœur-sœur semble être la clé du fonctionnement du groupe social chez *Propithecus edwardsi*. Les bénéfices d'une telle association compensent probablement les coûts énergétiques en terme notamment de compétition alimentaire. Ainsi, cette alliance leur permettrait de contrôler la composition du groupe et d'éviter d'être évincée par une femelle immigrante. En effet, d'après les observations réalisées dans le Parc National de Ranomafana, lorsqu'une seule femelle adulte est présente au sein d'un groupe, elle risque d'être remplacée par une femelle immigrante qui, si la femelle résidente a récemment mis bas, commet de surcroît un infanticide (Morelli *et al.*, 2009). Chez *Propithecus edwardsi*, il semble donc que certaines contraintes sociales (*e.g.*, risque d'éviction de la seule femelle résidente par une femelle immigrante) déterminent le type de relations sociales au sein du groupe.

## - Perspectives -

Bien qu'ils doivent être complétés, ces résultats préliminaires sont essentiels pour orienter les recherches ultérieures et pour aider à la mise en place d'un programme de gestion approprié en vue de maintenir la communauté de *Propithecus edwardsi* sur le long terme.

A ce stade, les suivis démographique, génétique et comportemental doivent continuer pour valider certaines des hypothèses avancées et pour apporter des éléments de réponse aux nouvelles questions soulevées par cette première étude. En terme de conservation, la mise en place d'un programme de gestion basé sur des introductions artificielles d'individus dépendra de l'évaluation précise du risque d'extinction encouru. Si un tel programme est effectivement réalisé, nous disposons maintenant d'éléments essentiels pour réaliser ces introductions dans de bonnes conditions.

### I/ Orientation des recherches futures

#### A- Réalisation d'inventaires floristiques et détermination du régime alimentaire

Des inventaires floristiques doivent être réalisés sur chacune des parcelles de la station pour évaluer avec précision la quantité et la qualité des ressources offertes par chacune d'elles. De cette façon, en fonction de la distribution des ressources consommées par *Propithecus edwardsi*, nous serons en mesure d'estimer les différences de capacités d'accueil de chaque parcelle. Par ailleurs, les différents paramètres relatifs au comportement de fourragement de *Propithecus edwardsi* doivent être évalués au sein de la station et comparés à ceux de la population présente à Ranomafana. Ces paramètres sont en effet largement tributaires de la composition de la forêt. Ainsi, chez *Propithecus diadema*, une étude comparative entre une forêt fragmentée et une forêt continue a révélé certaines divergences quant au comportement de fourragement (Irwin, 2006). Au sein des fragments, les individus se contentent des seules ressources présentes, moins énergétiques qu'en forêt continue. Ils passent plus de temps à se nourrir et leurs domaines vitaux sont plus restreints. Ces modifications quant au comportement de fourragement peuvent avoir des implications majeures sur les paramètres socioécologiques qui caractérisent l'espèce (Irwin, 2006). En effet, en terme de conservation et concernant notamment la mise en place d'un plan de gestion basé sur le transfert d'individus d'un site à un autre, l'adaptation d'un nouvel individu sera largement tributaire de sa capacité à modifier son régime alimentaire.

#### B- Evaluation du potentiel d'accroissement de la communauté

Le suivi démographique régulier de tous les groupes doit être maintenu pour connaître avec précision tous les événements influant sur la structure et l'évolution de la communauté. Ces données sont primordiales parce qu'elles permettront d'évaluer le potentiel d'accroissement de la communauté et d'observer dans quelles circonstances elle atteint son point d'équilibre. C'est dans cette dernière situation que la mise en place de mécanismes de régulation de son effectif pourra être vérifiée.

#### C- Dynamique des groupes

Concernant les flux d'individus, nous disposons à présent d'éléments importants pour prédire les dispersions imminentes. Pour améliorer notre connaissance de ces phénomènes, il est maintenant indispensable d'équiper les individus susceptibles de disperser de colliers émetteurs, et de suivre leurs déplacements. Nous connaissons ainsi le devenir de chacun d'eux puisque, même s'ils parcourent de longues distances, nous serons en mesure de les localiser. De cette façon, nous pourrions obtenir des informations sur l'ensemble de l'événement de dispersion et en particulier sur la phase de mouvement

lorsque l'individu est solitaire. Les différents paramètres qui conditionnent le départ du groupe d'origine et l'installation dans un nouveau lieu pourront être précisés.

#### **D- Evaluation de la diversité génétique en comparaison avec une autre population**

La technique des microsatellites a été utilisée pour évaluer les paramètres relatifs à la structure et à la variabilité génétiques concernant 50 individus du Parc National de Ranomafana (Tony Linn Morelli : comm. pers.). De tels résultats peuvent servir de référence et autoriser des comparaisons réellement informatives si les paramètres génétiques de la communauté présente à lalatsara sont évalués par cette même technique.

#### **E- Détermination de la filiation : utilisation de microsatellites supplémentaires**

D'après les données du Parc National de Ranomafana, il n'y a pas d'accouplement entre individus directement apparentés (Morelli *et al.*, 2009). Nos résultats génétiques ont révélé que de tels accouplements peuvent se produire à lalatsara. La filiation peut être particulièrement difficile à déterminer dans des conditions de forte consanguinité. Dans la présente étude, seule l'utilisation de marqueurs hautement polymorphes (microsatellites) nous a permis de déterminer les relations de parenté de certains des individus de la communauté et d'évaluer ainsi le succès reproducteur des différents mâles adultes. Ces premiers résultats ont révélé des différences majeures quant aux stratégies de reproduction utilisées par les individus selon le site considéré. Des analyses complémentaires basées sur l'utilisation de microsatellites supplémentaires doivent être réalisées pour confirmer ces résultats préliminaires. Ainsi, nous pourrions vérifier certaines des hypothèses proposées concernant d'une part l'évolution de la composition du groupe social :

- 1) La deuxième femelle adulte peut se reproduire au sein de son groupe en s'accouplant avec un mâle étranger lorsque le seul mâle adulte résidant du groupe est son père ;
- 2) Au sein d'un groupe, le mâle adulte résidant sera remplacé à terme par un mâle immigrant lorsque sa première fille devient sexuellement mature et occupe le statut de deuxième femelle adulte résidante ;
- 3) Un jeune mâle peut s'accoupler au sein de son groupe natal avec une femelle qui ne lui est pas directement apparentée ;

et d'autre part, le fonctionnement de l'ensemble de la communauté au sein d'une forêt fragmentée :

- 1) Dans des conditions de limitation spatiale, des accouplements entre individus directement apparentés peuvent survenir ;
- 2) Dans un habitat fragmenté, un mâle « satellite » peut assurer son succès reproducteur dans la mesure où certaines femelles s'accouplent à l'extérieur de leur groupe.

Des informations supplémentaires doivent être obtenues d'une part sur la compétition entre les mâles pour l'accès aux femelles au sein d'un groupe (*i.e.*, sélection intra-sexuelle) et d'autre part sur le choix du partenaire sexuel par les femelles (*i.e.*, sélection inter-sexuelle). Pour ce faire, les observations comportementales doivent s'intensifier juste avant et pendant la saison de reproduction. Par ailleurs, une attention particulière doit être accordée aux comportements de marquage lors de cette même saison pour évaluer l'importance de la communication olfactive concernant les mécanismes de reconnaissance sociale et son implication quant aux stratégies de reproduction.

## F- Analyse de viabilité

Les flux d'individus, entre les parcelles de la station et avec les quelques parcelles qui la bordent, assurent un brassage génétique au sein de la communauté. Cependant, le degré d'apparentement de tous ces individus semble trop important pour augmenter sensiblement la diversité génétique. La faible diversité génétique d'une population n'annonce pas toujours son déclin (Amos et Hardwood, 1998). Néanmoins, les théories actuelles en génétique des populations, soutenues par des études empiriques, postulent que la variabilité génétique a un impact majeur sur la persistance des populations, et ce, en jouant sur le succès reproducteur et la survie des individus (Lacy, 1997 ; Hansson et Westerberg, 2002, Reed et Frankham, 2003). La diminution de la variabilité génétique d'une population, engendrée par le déclin de son effectif, réduit ses capacités d'accommodation face à des facteurs environnementaux tels que l'apparition de maladies, la prédation et le parasitisme, et peut ainsi augmenter ses risques d'extinction (Amos et Hardwood, 1998).

La station de lalatsara est aujourd'hui trop isolée de la forêt originelle de Ranomafana pour que les processus de dispersion concernent des individus dont le patrimoine génétique diffère significativement de celui des individus constituant la communauté.

Cet isolement peut donc compromettre à terme la viabilité de la communauté. En terme de diversité génétique, une population ne pourrait perdurer à long terme que si elle contient plus de 500 individus (Franklin, 1980). L'effectif de la communauté de *Propithecus edwardsi* présente à lalatsara dépasse à peine 50 individus. A ce stade, seule une analyse de viabilité nous permettrait de juger de la gravité de la menace que représentent de telles caractéristiques. Il existe à l'heure actuelle des outils de modélisation pour prédire le devenir d'une population en fonction des différents paramètres qui la caractérisent (*e.g.*, Vortex : Lacy *et al.*, 1995). De tels outils permettent d'une part d'identifier et de mesurer avec précision les risques encourus par la population et d'autre part d'évaluer les impacts biologiques liés à l'introduction de nouveaux patrimoines génétiques. Les simulations d'introduction permettent de valider ou non leurs effets avant de les effectuer réellement. En fonction des différentes introductions, le gain de diversité génétique peut ainsi être quantifié en évaluant l'évolution des paramètres génétiques (*i.e.*, variabilité intragroupe, nombre de sites monomorphes). Une analyse de viabilité concernant la population de varis noirs et blancs (*Varecia variegata variegata*), présente au sein de la Réserve de Betampona et comptant au total 35 individus, a ainsi présagé de sa probable extinction dans un avenir proche (Britt *et al.*, 2003). Cependant, les simulations d'introduction d'individus génétiquement différents ont révélé la reprise du taux de croissance et l'augmentation du taux d'hétérozygotie impliquant une diminution de la probabilité d'extinction (Britt *et al.*, 2003).

## II/ Proposition d'un plan de gestion

### A- Introduction artificielle d'individus

La diversité génétique d'une population est un paramètre susceptible de varier dans le temps en fonction des processus de disparition (*i.e.*, mortalité et émigration) et des processus de recrutement (*i.e.*, natalité et immigration). Lorsqu'une population a subi une forte perte de diversité génétique, la gestion peut consister à rétablir cette diversité par l'introduction de nouveaux individus, c'est-à-dire l'introduction de nouveaux patrimoines génétiques.

Dans la station forestière de lalatsara, si l'introduction artificielle d'individus s'avère nécessaire, nous disposons maintenant de quelques éléments essentiels pour la réaliser.

L'introduction de groupes sociaux complets pourrait réduire le stress au niveau individuel. Le réseau de relations sociales interindividuelles serait en effet conservé et chaque membre du groupe ne serait confronté qu'à la nouveauté inhérente au changement de lieu. Cependant, l'introduction d'un groupe

nécessite une surface inoccupée d'au moins 30 hectares. Dans les conditions de limitation spatiale de la station forestière de lalatsara, une telle surface n'est pas disponible. Les introductions ne doivent donc concerner que des individus isolés et doivent même être couplées avec le transfert d'individus originaires de la station sur un autre site. En outre, l'introduction d'individus isolés permettrait une transmission génétique beaucoup plus rapide que l'introduction d'un couple ou d'un groupe (Britt *et al.*, 2003). Le choix des individus à introduire doit être optimal d'un point de vue génétique, écologique et social.

**Au niveau génétique**, plus le patrimoine génétique des individus introduits sera différent de celui des individus de la communauté, plus ils seront susceptibles d'augmenter significativement la diversité génétique. Chaque individu (i) à introduire peut être caractérisé par un indice de « qualité génétique » ( $G_i$ ) (Neveu, 1997), par rapport à l'ensemble de la communauté dans laquelle il sera introduit. Cet indice est calculé de la manière suivante :

$$G_i = \frac{N_i}{N_T}$$

avec,  $N_i$  : nombre de sites monomorphes dans la communauté et pour lesquels l'individu (i) est hétérozygote ;

$N_T$  : nombre de sites étudiés dans la communauté ( $N_T=57$ ).

Plus  $G_i$  est élevé, plus l'individu à introduire possède de sites hétérozygotes, qui sont monomorphes dans la communauté. Cet individu est potentiellement le plus à même de diminuer le nombre de sites monomorphes au sein de la communauté, et donc d'en augmenter la diversité génétique.

Le choix optimal des individus à introduire nécessite que les candidats potentiels soient préalablement capturés et analysés génétiquement. Sur le terrain, une procédure de ce type nécessite du temps et requiert des besoins financiers et humains importants. Elle reste de ce fait difficilement réalisable. Cependant, si les individus proviennent d'une forêt continue comme celle du Parc National de Ranomafana, il est très probable qu'ils puissent représenter un apport de diversité appréciable.

Si des introductions sont effectivement réalisées, un suivi génétique de la communauté est indispensable après chaque saison de reproduction afin de vérifier que les individus introduits se sont reproduits et ont transmis leur patrimoine génétique. Ce suivi consiste à compléter le bilan génétique initial pour évaluer la structure génétique de la communauté à un intervalle régulier et apprécier l'évolution de la diversité génétique.

**D'un point de vue écologique**, il est préférable d'éviter toute introduction de femelle au sein de la station. En effet, concernant les dispersions des femelles à lalatsara, la seule issue observée a été la formation d'un nouveau groupe qui nécessite l'établissement d'un nouveau domaine vital. Dans une forêt fragmentée dont la capacité d'accueil est limitée, la réussite d'une telle opération est fortement compromise. Par contre, certaines des femelles de lalatsara pourraient être transférées dans un autre site pour leur permettre d'assurer leur succès reproducteur. Ce site devrait présenter les caractéristiques nécessaires à la formation d'un nouveau groupe (*i.e.*, partenaires sexuels potentiels ; surface inoccupée suffisante ; abondance et diversité des ressources appropriées) aux abords ou au sein même du Parc National de Ranomafana, par exemple.

**D'un point de vue social**, il est primordial de respecter l'évolution naturelle de l'organisation sociale du groupe afin de minimiser les perturbations associées à ces interventions artificielles. Concernant les femelles, si des transferts sont réalisés sur un autre site, ils doivent concerner les femelles dont la dispersion est inéluctable, à plus ou moins long terme, à savoir les plus jeunes des femelles résidant au sein des groupes contenant déjà 2 femelles adultes. Pour limiter le stress inhérent à ces transferts, il est primordial de choisir le moment correspondant à une dispersion naturelle, juste avant la saison de

reproduction. Si la femelle en question est équipée d'un collier émetteur, il est possible d'attendre qu'elle émigre naturellement de son groupe natal. Sinon, une femelle peut être choisie lorsqu'elle est sexuellement mature et particulièrement soumise à des comportements agonistiques de la part de l'une des 2 femelles résidentes. Quoiqu'il en soit, avant de la relâcher sur un nouveau site, elle devra être équipée d'un collier émetteur et régulièrement suivie pour s'assurer de son devenir. A la condition que la composition de chacun des groupes concernés reste basée sur l'association de la femelle dominante et de la deuxième femelle adulte, les femelles suivantes pourraient être choisies pour ces transferts : F24 en 2009 ; F76 et F83 en 2010 ; F44, F45 et F84 en 2011.

Au sein de la station forestière de Lalatsara, l'introduction de nouveaux patrimoines génétiques passent donc par l'introduction d'individus mâles. Pour éviter une trop forte compétition, toute introduction au sein de la station doit être compensée par le transfert d'un mâle originaire de la station sur un autre site. Pour augmenter les chances de succès de ces transferts, certaines règles doivent être respectées quant au choix des individus et au lieu de réintroduction.

A Lalatsara, certains mâles ont quitté leur groupe d'origine et sont à présent solitaires. Cette situation est peut-être provisoire dans l'attente d'intégrer ou de former un nouveau groupe. Quoiqu'il en soit, ces individus sont déjà habitués à leur statut et leur transfert dans un autre site ne les privera pas davantage de relation sociale déjà inexistante. Ces mâles (*i.e.*, M41, M72 et M73) sont des candidats potentiels au transfert. Le statut de solitaire semble pourtant inhabituel et/ou provisoire notamment dans le Parc National de Ranomafana (Wright, 1995). De ce fait, certains individus destinés à être transférés devront être prélevés au sein de leur groupe social. Nous disposons à l'heure actuelle d'éléments importants pour minimiser les perturbations inhérentes à ces interventions artificielles. Les mâles peuvent disperser plusieurs fois au cours de leur vie. Les dispersions se produisent dans les groupes contenant plusieurs mâles adultes juste avant le mois de décembre, pic de la saison de reproduction. Les mâles disperseraient s'ils n'ont aucune opportunité d'accouplement au sein du groupe, à savoir - et hypothétiquement - s'ils sont directement apparentés aux femelles adultes du groupe. Pour prédire ces dispersions, la connaissance de la filiation est donc requise. Elle n'est cependant pas indispensable dans la mesure où les événements de dispersion définitifs semblent être systématiquement précédés d'événements transitoires qui consistent en de brèves expéditions hors du groupe juste avant ou pendant la saison de reproduction. Le choix devra donc se porter sur des jeunes mâles adultes qui ont déjà quitté leur groupe transitoirement. De tels événements ne peuvent être connus que par un suivi régulier des groupes, comme celui mis en place à Lalatsara depuis 2006. Par exemple, 2 jeunes mâles (M12 et M52) ont quitté leur groupe transitoirement en 2008, et sont de ce fait, les plus à même d'être choisis pour un éventuel transfert. Un tel suivi doit maintenant être mis en place dans le site où seront prélevés les individus destinés à être introduits à Lalatsara. Ce suivi peut être limité aux groupes contenant plusieurs mâles et pour être efficace, il nécessite que la femelle dominante soit équipée d'un collier émetteur. Il peut se limiter à un pointage hebdomadaire de février à août mais doit, par contre, être quotidien juste avant et pendant la saison de reproduction (septembre-janvier).

Avant de procéder au transfert, le lieu précis de relâche devra être choisi en respectant différents critères pour augmenter les chances d'intégration ou de formation d'un nouveau groupe. Lorsqu'un groupe contient 2 femelles adultes, dont l'une est directement apparentée au mâle résident, ce dernier serait remplacé par un mâle immigrant. Ainsi, si le nouveau mâle est relâché à proximité d'un groupe arborant une telle configuration, il peut parvenir à l'intégrer. Cependant, il est primordial de choisir un groupe dans lequel les femelles n'ont pas mis bas récemment. En effet, d'après les données du Parc National de Ranomafana, l'immigration d'un mâle au sein d'un groupe est souvent associée à un infanticide (Morelli *et al.*, 2009). Un mâle peut aussi former un nouveau groupe avec une femelle adulte. Ainsi, s'il est relâché à proximité d'un groupe contenant en plus des 2 femelles adultes résidentes, d'autres femelles qui sont déjà ou qui seront bientôt sexuellement matures, il pourra former un nouveau groupe avec l'une d'elles. Ici

encore, pour s'assurer de son devenir, il est indispensable d'équiper l'individu relâché d'un collier émetteur.

Dans le Parc National de Ranomafana, les accouplements ne surviennent pas entre individus directement apparentés (Morelli *et al.*, 2009). Selon ces auteurs, la communication olfactive serait impliquée dans les mécanismes de reconnaissance sociale. Les individus utiliseraient ainsi des indices olfactifs pour connaître leur degré d'apparentement. Si cette hypothèse est vérifiée et vu le taux de consanguinité élevé des individus de la communauté présente à lalatsara, les individus introduits devraient être largement préférés lors des accouplements. Un tel comportement serait en effet sélectionné pour son effet bénéfique sur la variabilité génétique conféré à la descendance (Kurland, 1977).

A l'heure actuelle, nous ne disposons d'aucune donnée précise concernant le régime alimentaire de *Propithecus edwardsi* dans la station forestière de lalatsara. Cependant, la forêt de lalatsara diffère de celle de Ranomafana, et offre des ressources en moindre quantité et de qualité différente. De ce fait, le régime alimentaire de *Propithecus edwardsi* au sein de chacun des 2 sites présente probablement certaines disparités. A ce stade, seule une étude comparative permettrait d'évaluer avec précision ces différences et d'appréhender les implications que pourraient avoir les transferts d'un site à l'autre concernant le comportement de fourragement.

Enfin, le transfert d'individus originaires de lalatsara aux abords ou au sein du Parc National de Ranomafana peut avoir des conséquences dramatiques du fait de la présence du fossa (*Cryptoprocta ferox*). Un individu relâché sera particulièrement vulnérable tant qu'il sera solitaire. Il est de ce fait d'autant plus important qu'il parvienne à intégrer ou à former un groupe rapidement pour profiter de la vigilance de ses congénères. A l'inverse, tous les individus introduits au sein de la station forestière de lalatsara bénéficieront de l'absence de prédateur. Dans la réserve de Betampona, un programme de réintroduction de *Varecia variegata variegata* a été mis en place. Sur 9 individus relâchés, au moins 5 ont été victimes du fossa (Britt *et al.*, 2003). Mais ces individus n'avaient jamais vécu à l'état sauvage, contrairement aux individus de lalatsara.

**L'introduction de nouveaux patrimoines génétiques au sein de notre site d'étude peut effectivement constituer un apport de diversité génétique appréciable et avoir des impacts positifs sur la viabilité de la communauté. Cependant, une telle intervention n'a de sens que si l'habitat restant est préservé, condition qui reste la priorité pour maintenir, voire accroître la communauté.**

## **B- Extension de la zone protégée**

A lalatsara, la limitation spatiale constitue la principale menace pour la survie de la communauté de *Propithecus edwardsi*. L'activité d'écotourisme a été mise en place sur la parcelle 1 où les groupes 1 et 2 sont régulièrement visités. Ainsi, parce qu'elle est proche du camp de base et régulièrement surveillée, elle reste préservée. En revanche, du fait de leur éloignement, les parcelles 4 et 5-6 sont particulièrement soumises aux pressions anthropiques et leurs surfaces diminuent dangereusement. Pourtant, la persistance de ces parcelles est primordiale, d'une part parce qu'elles abritent des groupes de propithèques, et d'autre part parce qu'elles permettent l'intégration d'individus extérieurs à la station qui ne semblent provenir que du nord. La priorité est donc aujourd'hui de mettre en place de réelles mesures de protection au sein de ces parcelles. En outre, les efforts de conservation doivent être étendus à la zone nord, hors des limites de la station, pour préserver les parcelles extérieures, réservoirs de nouveaux patrimoines génétiques. De cette façon, nous pourrions aussi recenser précisément les individus qui peuplent ces parcelles et élargir notre connaissance, actuellement limitée à la communauté au sein de la station, à l'ensemble de la population.

La protection du propithèque de Milne-Edwards est indissociable de la protection de l'ensemble du site et peut mener à terme au développement de la région concernée. Lorsqu'on aborde les particularités de la biodiversité malgache, on a tendance à oublier ses fonctions écologiques qui constituent pourtant des atouts économiques de première importance. En effet, Madagascar est un pays constitué essentiellement de bassins versants, et vu la fragilité des sols, cette biodiversité joue un rôle essentiel dans le processus même de développement de sous-régions, voire même de régions entières. La protection des écosystèmes naturels permet en effet le maintien des fonctions écologiques primaires, comme la restitution progressive et continue de l'eau. La plupart des cours d'eau de Madagascar prennent leurs sources au niveau de massifs forestiers, lesquels apparaissent comme de véritables réservoirs hydriques. Dans un pays à civilisation de riziculture, on mesure aisément les impacts de la disponibilité de cette ressource en eau. En outre, la protection des sols qui en découle évite les conséquences dramatiques liées à l'érosion qui affectent de façon chronique l'économie du pays comme l'ensablement des périmètres agro-rizicoles, des infrastructures hydroélectriques, les affaissements routiers...

A Ialatsara, il est en tout premier lieu indispensable de cesser toute activité destructrice au sein de la forêt naturelle. Depuis la fin des années 50, la croissance démographique, qui réduit au fil des générations les surfaces agricoles, pousse les habitants à rechercher de nouvelles terres. Ils se tournent en premier lieu vers la forêt naturelle qui offre des sols fertiles. La culture sur brûlis est pratiquée sur les pentes et les bas-fonds sont aménagés en rizière. Après quelques années, les rendements deviennent quasi inexistantes et, du fait de l'érosion, les sols sont inutilisables. Le processus recommence alors et c'est ainsi que la surface de la forêt naturelle s'amenuise d'année en année. Outre les pratiques agricoles évoquées, la recherche de certaines essences, destinées à la confection d'outils (angady), à l'artisanat (afotra) et à la fabrication de meubles (bois rouges), contribue à la destruction de la forêt naturelle. Mais la principale cause de destruction de la forêt reste les feux incontrôlés. Quelles que soient leurs origines (défrichement, manque de surveillance des fours à charbon, dissimulation de coupe, négligence...), ces incendies démarrent en général au cours de la saison sèche (octobre-décembre) et sont accentués par les régénérations naturelles de pin qui constituent le combustible essentiel. Le niveau de pauvreté de la population reste le point de départ de ce processus de destruction puisqu'il contraint les habitants à avoir recours aux ressources naturelles de façon ravageuse en privilégiant le court terme au détriment d'une utilisation rationnelle à caractère durable.

Des solutions existent pour stopper ou du moins réduire cette destruction effrénée. En premier lieu, une réelle volonté politique est nécessaire mais, actuellement, les faibles moyens financiers et l'insuffisance, sinon l'inadéquation, de la structure de gestion et de contrôle nuisent à la mise en place d'un programme de protection environnemental adapté à l'échelle nationale (Durbin *et al.*, 2003). Cependant, sur un site donné, une collaboration étroite entre les populations locales et le système de gestion en place peut largement contribuer à inverser la tendance.

La plupart des forêts qui persistent aujourd'hui à Madagascar sont protégées du fait de leur inaccessibilité et donc d'une faible densité humaine (Green et Sussman, 1990). Néanmoins, d'autres lieux attestent d'une certaine efficacité quant au mode de gestion traditionnel mis en place et maintenu par les populations locales qui considèrent ces forêts comme leur propriété. Dans de telles situations, la protection de la forêt par les communautés locales ne dépend pas seulement de raisons économiques mais aussi et surtout de raisons culturelles. La forêt constitue en effet le support et la garantie d'un système de production traditionnel (Durbin *et al.*, 2003). Elle renferme des ressources collectées par les familles et les guérisseurs traditionnels et devient occasionnellement un lieu de cérémonie et de communion avec les ancêtres (Durbin, 1994). La présence d'une forte cohésion sociale au sein d'une communauté contribue fortement à la protection de la forêt. Cette cohésion sociale est en général entretenue par les quelques membres les plus puissants et les plus respectés de la communauté, c'est-à-dire ceux qui possèdent le plus de bétail. Les forêts peuvent être utilisées comme pâturage et constituent un des sites les plus sécurisés pour éviter les vols de zébus. Elles jouent donc un rôle essentiel pour maintenir le pouvoir des propriétaires de bétail

(Rakotoniaina et Durbin, 1998). Le fonctionnement d'une communauté peut être très structuré. Il repose sur la mise en place de lois relatives à l'utilisation des ressources ainsi que des sanctions en cas de violation. L'ensemble de la communauté est ainsi responsable de la gestion des ressources naturelles dont elle est propriétaire. Ce type de gestion peut être particulièrement efficace lorsque le contrôle de l'état est quasi inexistant comme dans la plupart des zones rurales de Madagascar (Durbin *et al.*, 2003). Cette gestion communautaire, basée sur le respect de certaines règles, favorise une utilisation durable des ressources naturelles parce qu'elle est associée à la conservation des valeurs traditionnelles et culturelles.

A Ialatsara, une collaboration entre les gérants de la station et les populations locales qui vivent au sein et aux abords de la station s'avère être la seule solution pour assurer une gestion durable du site. Concrètement, certaines mesures pourraient contribuer à préserver le site. Pour augmenter les rendements et maintenir la fertilité du sol, des techniques naturelles existent et pourraient être utilisées par les populations riveraines (*e.g.*, système de riziculture améliorée, système de riziculture intensive, culture sous couvert végétal, bois raméal fragmenté). En outre, le développement d'activités alternatives devrait être favorisé, comme l'apiculture par exemple, et ce, d'autant plus qu'elle est déjà pratiquée dans cette région. Concernant les incendies, ils pourraient être évités en organisant des patrouilles de surveillance lors de la saison sèche. Cette vigilance accrue permettrait sans aucun doute de contrôler les éventuels départs de feu. Parallèlement à ces actions concrètes sur le terrain, un programme d'éducation environnementale devrait être mis en place, notamment en milieu scolaire, pour sensibiliser les jeunes générations à l'importance de la protection du site. Enfin, le programme de reforestation, destiné à établir des liens entre les différentes parcelles (déjà en place aux abords de la parcelle 1), doit se poursuivre et être étendu aux autres parcelles.

En règle générale, il demeure primordial que tout projet environnemental tienne impérativement compte de la réalité quotidienne des populations locales. La réussite d'un programme de conservation dépend avant tout des possibilités offertes aux habitants de s'y impliquer. Si une collaboration fructueuse est mise en place, un tel projet peut espérer aboutir à des résultats positifs en terme de conservation, et à plus long terme, participer au développement de la région concernée.



## Références

---

- Amos W. and Harwood J. (1998). Factors affecting levels of genetic diversity in natural populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 353: 177-186
- Britt A., Iambana B.R., Welch C.R. and Katz A.S. (2003). Restocking of *varecia variegata variegata* in the Réserve Naturelle Intégrale de Betampona. In *The natural history of Madagascar*, pp 1545-1551. Goodman S.M. and Bedstead J. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Durbin J. (1994). Integrating conservation and development : the role of local people in the maintenance of protected areas in Madagascar. Doctoral dissertation. University of Kent, Canterbury
- Durbin J., Bernard K. and Fenn M. (2003). The role of socioeconomic factors in loss of Malagasy biodiversity. In *The natural history of Madagascar*, pp 142-146. Goodman S.M. and Bedstead J. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Fornasieri I., Caubere M. and Roeder J.J. (1993). Social dominance and priority of access to drinking in *Lemur macaco*. *Aggressive Behavior* 19(6): 455-464
- Franklin I.R. (1980). Evolutionary change in small populations. In *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*, pp 135-149. Soule M.E. and Wilcox B.A. Eds. Sinauer, Sunderland, Massachusetts
- Ganzhorn J.U., Goodman S.M. and Dehgan A. (2003). Effects of forest fragmentation on small mammals and lemurs. In *The natural history of Madagascar*, pp 1228-1234. Goodman S.M., Benstead J.P. Eds. University of Chicago Press, Chicago
- Green G.M. and Sussman R.W. (1990). Deforestation history of the eastern rain forests of Madagascar from satellite images. *Science* 248: 212-215
- Hansson B. and Westerberg L. (2002). On the correlation between heterozygosity and fitness in natural populations. *Molecular Ecology* 11: 2467-2474
- Hermas Randriatahina G. and Roeder J.J. Group size, group composition and group stability in a wild population of blue-eyed lemurs (*Eulemur macaco flavifrons*) at Ankarafa, Sahamalaza National Park. In *Leaping ahead: Advances in Prosimian Biology. Developments in Primatology*. Masters J., Gamba M. and Guenin F. Eds. Springer Science, New-York (in press)
- Irwin M.T. (2006). Ecological impacts of forest fragmentation on diademed sifaka (*Propithecus diadema*) at Tsinjoarivo, eastern Madagascar: Implications for conservation in fragmented landscape. Doctoral dissertation. Stony Brook University, Stony Brook NY
- Kappeler P.M. and van Schaik C.P. (2002). Evolution of Primate Social Systems. *International Journal of Primatology* 23(4): 707-739
- Kurland J.A. (1977). Kin selection in the Japanese monkey. *Contributions to Primatology* 12: 1-145
- Lacy R.C., Hughes K.A. and Miller P.S. (1995). Vortex : a stochastic simulation of the extinction process. Version 7 user's manual. Apple Valley MN
- Lacy R.C. (1997). Importance of genetic variation to the viability of mammalian populations. *Journal of Mammalogy* 78: 320-335
- Morelli T.N., King S.J., Sharon T.P. and Wright P.C. (2009). The rules of disengagement : takeovers, infanticide, and dispersal in a rainforest lemur, *Propithecus edwardsi*. *Behaviour* 146: 499-523
- Neveu H. (1997). Etude génétique comparative de groupes captifs et sauvages de 2 espèces de lémurien : *Microcebus murinus* et *Eulemur macaco macaco*. Thèse de doctorat. Université Paris 6, Paris

Pochron S. T., Tucker W.T., Wright P.C., 2004. Demography, life history, and social structure in *Propithecus diadema edwardsi* from 1986-2000 in Ranomafana National Park, Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology* 125: 61-72

Rakotoniaina L. and Durbin J. (1998). Development through forest conservation : the example of Zombitse-Vohibasia, Madagascar. Jersey Wildlife Preservation Trust, Antananarivo

Reed D.H. and Frankham R. (2003). Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology* 17: 230-237

Richard A.F., Rakotomanga P. and Schwartz M., 1993. Dispersal by *Propithecus verreauxi* at Beza Mahafaly, Madagascar: 1984-1991. *American Journal of Primatology* 30: 1-20

Wright P.C. (1995). Demography and life history of free-ranging *Propithecus diadema edwardsi* in Ranomafana National Park, Madagascar. *International Journal of Primatology* 16: 835-854

## - Résumé -

La destruction des habitats constitue une menace majeure pour la biodiversité. Du fait de leur complexité, les relations entre destruction de l'habitat et extinction des espèces sont néanmoins peu comprises. Notre étude a été réalisée dans la station forestière de Lalatsara située au centre-est de Madagascar. D'une surface totale de 2500 hectares, la forêt naturelle ne couvre aujourd'hui plus que 500 hectares. Elle est divisée en 6 parcelles qui ne communiquent plus entre elles. Malgré son état, cette forêt abrite le propitèque de Milne-Edwards (*Propithecus edwardsi*). Ce primate strepsirrhinien de la famille des Indridae est menacé d'extinction selon l'IUCN (EN(A2cd)). En 2005, 43 individus répartis en 8 groupes ont été recensés.

La présente étude s'inscrit dans un projet de conservation dont l'objectif est de maintenir voire d'accroître la communauté de *Propithecus edwardsi*. Par notre démarche pluridisciplinaire, nous avons évalué les impacts de la fragmentation forestière sur les paramètres démographiques et génétiques de la communauté, et appréhendé de manière globale et à différents niveaux la dynamique sociale de l'espèce dans un habitat fragmenté. Si les individus semblent s'être adaptés à la discontinuité de l'habitat, la perte d'habitat, par la limitation spatiale qu'elle implique, représente une réelle menace. En comparant avec des études menées dans une forêt continue, nous avons ainsi mis en évidence certains ajustements démographiques probablement liés à l'adaptation à un habitat fragmenté. Les analyses génétiques ont révélé une faible diversité génétique. L'analyse des flux d'individus a mis en évidence les contraintes imposées par la limitation spatiale et les stratégies de reproduction particulières qui en résultent.

Sur le plan comportemental, nous avons analysé la structure sociale de 4 groupes identifiés afin de mettre en évidence le « pouvoir » des femelles à travers divers paramètres, et de déterminer les liens d'affinité sur lesquels pourraient reposer la cohésion sociale. Aucun « pattern » particulier ne se retrouve systématiquement. Il semble en réalité que les relations d'affinité évoluent selon une dynamique dans laquelle la composition du groupe revêt une importance particulière. L'analyse des relations sociales interindividuelles a amélioré notre compréhension des mécanismes de dispersion et l'évolution de la composition d'un groupe a pu être en partie décrite.

Ces résultats sont primordiaux pour ajuster nos efforts de conservation en vue de mettre en place un plan de gestion approprié.

**Mots clés :** *Propithecus edwardsi*, fragmentation forestière, diversité génétique, dispersion, stratégie de reproduction, système social, conservation

## - Summary -

Habitat destruction represents a major threat to biodiversity. Nonetheless, the highly complex interactions between habitat destruction and species extinction are poorly understood. The present study was conducted at the Lalatsara forest's station, located in the east center of Madagascar. The total surface of this forest station is of 2500 hectares, but nowadays the natural forest only covers 500 hectares. It is divided into 6 fragments that are not connected to each other anymore. In spite of its critical state, this forest shelters the Milne-Edwards' sifaka (*Propithecus edwardsi*), a strepsirrhine primate that belongs to the Indridae family. According to recent IUCN evaluations, this species is threatened with extinction (EN(A2cd)). In 2005, a preliminary census of the Lalatsara's sifaka community counted 43 individuals divided into 8 groups.

Our study is part of a conservation program aimed at maintaining and even increasing the population of *Propithecus edwardsi*. By means of a multi disciplinary approach we assessed the impact of forest fragmentation on the demographic and genetic parameters of the sifaka community. We also analyzed the social dynamic of this species in such a fragmented habitat both globally and at different levels of analysis. Our observations seem to indicate that the different groups are well adapted to a discontinuous environment, nevertheless the destruction of their habitat through the reduction of living area represents a real threat to this species.

In comparison to similar studies run in a continuous forest, we could argue that some of the described demographic adjustments probably result from the adaptation to a fragmented habitat. The analysis of the genetic structure of the community revealed a low genetic diversity. The analysis of individual flows highlighted that a possible consequence of habitat loss would be the development of specific reproductive strategies.

From a behavioural point of view, we analyzed the social structure of 4 identified social groups so as to highlight "female power" through various parameters and to determine the particular bonds that could enhance social cohesion. No particular pattern was systematically found and social relationships seem to evolve according to a group dynamics in which its composition plays a particular role. The assessment of individual relationships in a group improved our comprehension of dispersal mechanisms and the development of social group structures could be partially described.

Taken together our results are essential to adjust our conservation efforts in order to set up a suitable and long-term management program.

**Key-words :** *Propithecus edwardsi*, forest fragmentation, genetic diversity, dispersion, reproductive strategies, social system, conservation