

Variation de la masse et des caractères morphologiques des lémuriens nocturnes dans les forêts primaires et dégradées de Menabe Sud, Belo sur Mer, Madagascar

Jean Elvis Rakotomalala¹, Rebecca J. Lewis², Edward E. Louis³, Hajanirina F. Rakotomanana¹

Correspondence:

Jean Elvis Rakotomalala
Mention Zoologie et Biodiversité Animales
Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo, BP 906
Antananarivo 101, Madagascar
Email: j.e.rakotomalala@gmail.com

RÉSUMÉ

La perte d'habitat due à l'activité humaine est une menace qui affecte tous les primates à Madagascar. Les lémuriens, primates arboricoles, ont des réponses variées face au changement de leur habitat. La présente recherche vise à déterminer le lien entre la dégradation forestière, la masse et les caractères morphologiques des lémuriens nocturnes de Menabe Sud : *Lepilemur ruficaudatus* et *Microcebus murinus*. L'étude a été effectuée dans cinq sites dont deux sites sont des forêts primaires et trois autres sont des forêts perturbées. La capture et la mesure des caractères morphologiques des lémuriens ont été réalisées entre novembre et décembre 2014, puis entre juillet et septembre 2015. Des parcelles botaniques (5m x 5m) ont été utilisées pour décrire les caractéristiques des sites dont l'abondance des arbres, le diamètre à hauteur de poitrine ou la hauteur et le diamètre de la couronne. La masse de *M. murinus* n'était pas influencée par la saison de capture ($P > 0,05$), mais elle variait avec le sexe ($P < 0,005$) et le site ($P < 0,001$). Tous les caractères morphologiques de *M. murinus* dans les deux forêts primaires étaient similaires ($P > 0,05$). Par contre, dans les forêts perturbées, les femelles de *M. murinus* étaient plus lourdes et avaient des corps plus longs que les mâles ($P < 0,05$). La masse et la longueur du corps de *L. ruficaudatus* entre les différents sites étaient similaires ($P > 0,05$). Comparé à *L. ruficaudatus*, *M. murinus* répondrait davantage à la dégradation forestière. Comprendre l'étendue de la réponse morphologique des lémuriens face à la dégradation de leur habitat pourrait être utilisé comme outil pour prioriser leur conservation.

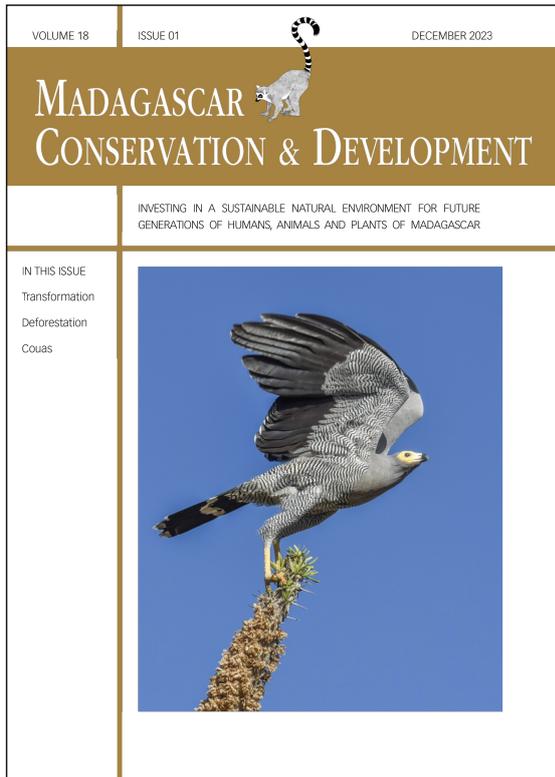
ABSTRACT

Forest structure effects primate morphology because it determines the availability and characteristics of resources, such as substrates for locomotion, sleeping trees, and trees food. However, forest degradation may alter environmental condition of habitats and influence lemur behavior and morphology. We evaluated the links between forest degradation, lemur body mass, and lemur morphometric. We surveyed red-tailed sportive lemurs (*Lepilemur ruficaudatus*) and gray mouse lemurs (*Microcebus murinus*) in the dry, deciduous forest of southern Menabe, Morondava, Madagascar. The study was conducted in the dry season in 2014 (November–December) and 2015 (July–September). Lemur captures were conducted in five forest sites: two primary forest and three disturbed forest. Sherman and Tomahawk style traps were used to capture mouse lemurs. We conducted three capture sessions in site B in 2014 and three capture sessions for each site in 2015, for a total of 5616 night traps. During each capture session, 80 Sherman traps and 24 Tomahawk traps were installed for three consecutive nights. To capture the red-tailed sportive lemur, we used a gun (Dan Inject Model JM air rifle) with a tranquilizer dart to immobilize the animal. We collected morphometric measurements from 232 mouse lemurs and 31 red-tailed sportive lemurs. Botanic plots (5m x 5m) allowed us to characterize the forest characteristics: tree diameter at breast height (DBH), tree height, tree abundance, tree crown height and diameter. Tree abundance with DBH ≥ 5 cm and trees diversity varied significantly between sites ($P < 0.001$). Mouse lemur body mass did not vary with seasonality of the capture ($P > 0.05$). For mouse lemurs, all morphometric from two populations in the pristine forest were similar ($P > 0.05$). Mouse lemurs in one disturbed habitat had greater body length and body

1 Mention Zoologie et Biodiversité Animales, Faculté de Sciences, Université d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo 101, Madagascar

2 Department of Anthropology 2201 Speedway, Stop C3200 University of Texas at Austin, Austin, TX 78712-1723, USA

3 Department of Conservation Genetics, Omaha's Henry Doorly Zoo & Aquarium, 3701 S 10th St, Omaha, NE 68107, USA



Madagascar Conservation & Development is the journal of Indian Ocean e-Ink. It is produced under the responsibility of this institution. The views expressed in contributions to MCD are solely those of the authors and not those of the journal editors or the publisher.

All the Issues and articles are freely available at <https://www.journalmcd.com>



Contact Journal MCD
info@journalmcd.net for general inquiries regarding MCD
funding@journalmcd.net to support the journal

Madagascar Conservation & Development
 Institute and Museum of Anthropology
 University of Zurich
 Winterthurerstrasse 190
 CH-8057 Zurich
 Switzerland

io@i

Indian Ocean e-Ink
 Promoting African Publishing and Education
www.ioeink.com



MISSOURI BOTANICAL GARDEN

Missouri Botanical Garden (MBG)
 Madagascar Research and Conservation Program
 BP 3391
 Antananarivo, 101, Madagascar

mass than mouse lemurs in the pristine forest ($P < 0.05$). The difference may be linked with fruit abundance of two trees species (*Tamarindus indica* and *Ziziphus mauritiana*) and more insect availability in the disturbed site. In the altered habitat, mouse lemur females had longest body size and heavier than males ($P < 0.05$). Red-tailed sportive lemur body mass and length did not change between sites ($P > 0.05$). Our study is consistent with the hypothesis that lemur morphometric and body mass may change with forest degradation in southern forest of Menabe. Additionally, the range of the response varies between species and sex: mouse lemurs had a wider reaction norm to the habitat disturbance than did red-tailed sportive lemurs. Mouse lemurs may have higher ecological flexibility and tolerance for forest changes, specifically the alteration of forest habitats. Understanding how lemur morphology responds to habitat disturbance may be used as a tool to prioritize lemur conservation.

INTRODUCTION

Les rôles des environnements externes, biotiques et abiotiques, sont souvent utilisés pour expliquer la variation des caractères morphologiques des espèces (Allen et al. 2006, Lahann et al. 2006, Rakotondranary et al. 2011, Gordon et al. 2016). Par conséquent, plusieurs facteurs ont été déterminés pour expliquer la variation morphologique des mammifères et particulièrement les primates. La masse et les caractères morphologiques de primates auraient varié avec la dégradation forestière dans la mesure où la dégradation modifie plusieurs variables forestières comme la disponibilité et la qualité de la nourriture (Pavelka et Behi 2005, Ganzhorn et al. 2006, Chapman et al. 2015), les caractéristiques des arbres (Mammides et al. 2009, Chapman et al. 2010, Marshall 2010) et la température ambiante (Ganzhorn et Schmid 1998). Or, dans un habitat donné, ces variables auraient défini la masse et les traits morphologiques de lémuriens (Lahann et al. 2006, Burke et Lehman 2014, Gordon et al. 2016, Agostini et al. 2017). Dans une forêt où les supports pour se déplacer sont essentiellement formés par de petits arbres, *Microcebus griseorufus* a des doigts et des orteils plus longs (Agostini et al. 2017). De plus, la réduction de ressources alimentaires disponibles due à la perte des arbres dans la forêt secondaire aurait conduit à la baisse de la masse de *M. murinus* (Ganzhorn et Schmid 1998).

De rares études ont été effectuées pour examiner les relations entre les caractéristiques forestières, la masse et les caractères morphologiques de lémuriens (ex., Irwin et al. 2019, Andriatsitohaina et al. 2020). Ces études ont montré que les lémuriens avaient des réponses morphologiques différentes suivant la qualité et les caractéristiques forestières. Ainsi, Irwin et al. (2019) avaient examiné comment la fragmentation modifiait la masse, la longueur du corps et la structure squelettique de *Propithecus diadema*, et Andriatsitohaina et al. (2020) avaient quant à eux déterminé l'influence du changement des caractéristiques des arbres de la lisière et de l'intérieur des forêts sur la masse de *Microcebus ravelobensis*.

La présente étude visait à déterminer si la masse et les caractères morphologiques de différentes populations de *Microcebus murinus* et de *Lepilemur ruficaudatus* variaient avec la dégradation de la forêt dans la région Sud de Menabe. Entre la forêt primaire et la forêt dégradée, l'abondance, la caractéristique et la diversité des arbres sont différentes (Ganzhorn et Schmid 1998, Irwin et al. 2019). Par conséquent, l'étude prévoyait une

variation significative pour la richesse spécifique, les caractéristiques et la densité des arbres entre les cinq sites étudiés (hypothèse 1). Or, la densité et la diversité des arbres ont souvent été utilisées comme indice pour estimer l'abondance et la qualité de la nourriture consommée par les animaux (Chapman et al. 2010, 2015). Toutefois, la qualité et l'abondance de la nourriture avaient influencé la masse, la croissance ainsi que la morphologie de certains primates, comme la masse de *Papio cynocephalus* (Altmann et al. 1993), la masse de *L. ruficaudatus* (Ganzhorn 2002), et la masse et la longueur du corps de *Propithecus diadema* (Irwin et al. 2019). L'étude anticipait ainsi des variations significatives de la masse et des caractères morphologiques entre les populations de lémuriens des forêts dégradées et des forêts primaires du Menabe Sud (hypothèse 2). Dans la mesure où la distribution des ressources alimentaires est saisonnière (Dammhahn et Kappeler 2008), l'étude envisageait que la masse des lémuriens pourrait changer en fonction de la saison de capture (hypothèse 3).

MÉTHODES

SITES D'ÉTUDES. L'étude dans le Parc National de Kirindy Mité (Figure 1) a été focalisée sur quatre sites : site A (E044°10'12.3", S20°47'16.0"), site B (E044°10'15.4", S20°47'57.9"), site C (E044°05'22.7", S20°46'45.4") et site D (E043°57'07.0", S21°09'23.6"). Un cinquième site à l'extérieur du parc est le site E (E044°34'17.4", S20°37'46.9"). Les sites A et D étaient couverts de forêts intactes alors que les forêts étaient perturbées par les activités humaines dans les trois autres sites. Le site C était perturbé par la coupe sélective (Goodman et al. 2008) pour la production de pirogue (Jean E. Rakotomalala, Rebecca J. Lewis et Edwards E. Louis, données non publiées). Le site B était perturbé suite à un feu en 2013 (Axel 2018). Le site E était une forêt secondaire avec des cultures sur brûlis et des coupes sélectives (Jean E. Rakotomalala, Rebecca J. Lewis et Edwards E. Louis, données non publiées). L'ensemble des sites présentait une forêt sèche de l'Ouest (Moat et Smith 2007). Les données météorologiques de la station de recherche Ankoatsifaka de Kirindy Mité indiquent une température annuelle moyenne de 25°C (minima = 12°C, maxima = 39°C, N = 36 mois, Jean E. Rakotomalala, Rebecca J. Lewis et Edwards E. Louis, données non publiées). La précipitation annuelle est faible, de l'ordre de 850 mm (Lewis et Axel 2019).

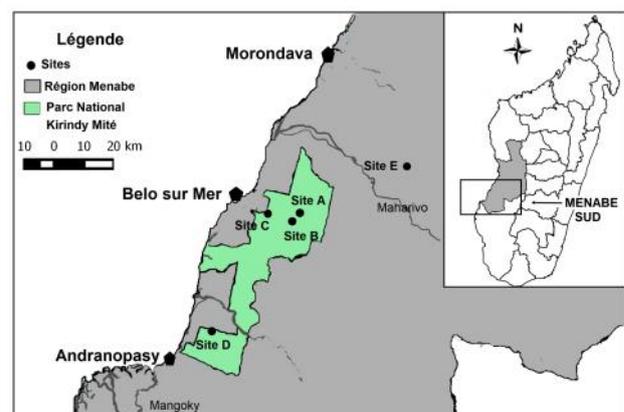


Figure 1. Localisation des cinq sites d'études dans le sud Menabe. (Site A = Ankoatsifaka, Site B = Ampamaliabao, Site C = Amponiloaka, Site D = Ankoba et Site E = Antsiridrano)

DESCRIPTION DE L'HABITAT. Caractéristiques des arbres.

Pour décrire la structure de l'habitat, la méthode de Schwab et Ganzhorn (2004) a été utilisée afin de faciliter la comparaison avec les autres études antérieures. Des parcelles de 5 m x 5 m ont été installées dans les zones de capture de lémuriens. Pour chaque parcelle, tout arbre dont le diamètre à hauteur de poitrine (DHP) était supérieur ou égal à 5 cm a été recensé. Pour chaque arbre, l'espèce ou le nom vernaculaire, le DHP, la hauteur et les diamètres de la couronne ont été relevés. Le DHP a été mesuré à l'aide d'un DHP mètre mais les autres variables ont été estimées visuellement. Ces variables ont été récoltées afin d'estimer la disponibilité des ressources forestières à savoir la densité et la richesse spécifique de la couverture arborée liées à la disponibilité et la diversité des ressources alimentaires (Ganzhorn et al. 2006, Chapman et al. 2010).

DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE. Indice de Jaccard. Basé sur la présence et l'absence des espèces dans chaque site, l'indice de Jaccard a été calculé pour déterminer si la composition spécifique des communautés végétales dans les différents sites était similaire ou non. Cet indice est donné par la formule suivante (équation 1) :

$$I = \frac{C}{N1 + N2 - C}$$

Avec N1 pour la richesse spécifique présente dans le site 1, N2 pour la richesse spécifique présente dans le site 2 et C pour le nombre d'espèces communes aux deux sites. Ces coefficients ont ensuite été traités avec le logiciel MYSTAT.12 afin de produire un dendrogramme basé sur les affinités des plantes des sites considérés.

Indice de Shannon-Wiener. Les structures d'abondance relative des espèces déterminent l'équitabilité ou la composante de dominance de la diversité. L'évaluation de l'équitabilité est utile pour détecter les changements dans la structure d'une communauté et parfois très utile pour détecter les changements d'origine anthropique. La mesure de l'équitabilité correspondant à l'indice de Shannon selon les formules suivantes (équations 2 et 3) :

$$H' = \sum_{i=1}^S \frac{n_j}{N} \log_2 \frac{n_j}{N} \quad E = \frac{H'}{\log_2 S}$$

Avec S pour le nombre total d'espèces, n_j/N pour la fréquence relative des espèces, n_j pour la fréquence relative de l'espèce j dans l'unité d'échantillonnage, N pour la somme des fréquences relatives spécifiques, et E pour l'équitabilité.

CAPTURE ET COLLECTE DES DONNÉES MORPHOLOGIQUES.

Les captures de lémuriens nocturnes ont été réalisées à l'aide de pièges ou avec un fusil tranquillisant, ce dernier ayant été utilisé par l'équipe de Madagascar Biodiversity Partnership au cours du mois de novembre 2014, plus particulièrement pour les plus grands lémuriens nocturne comme *Lepilemur ruficaudatus*. Les pièges Sherman et Tomahawk avaient été utilisés pour capturer *Microcebus murinus* lors d'une session de capture dans

le site B entre le 30 novembre et le 12 décembre 2014, puis lors de trois sessions de capture par site au cours de la saison sèche en 2015, du 2 au 12 juillet 2015 dans le site E ; du 17 au 26 juillet 2015 dans le site C ; du 2 au 12 août 2015 dans le site B ; du 14 au 23 août 2015 dans le site A ; et du 14 au 23 septembre dans le site D avec un total, 5616 nuits-pièges effectué. Les pièges avaient été appâtés par des morceaux de banane mure avant le coucher du soleil et contrôlés avant l'aube. Pour chaque animal capturé, les coordonnées GPS avaient été enregistrées pour relâcher les animaux avant le coucher du soleil au point de capture et permettre la description ultérieure de l'habitat au cours de la journée.

La masse corporelle et les caractères morphologiques ont été collectés suivant les techniques de Rasoloarison et al. (2000, 2013) et Zimmermann et al. (1998) (Tableau S4). La masse corporelle a été mesurée à l'aide de balance à ressort « Pesola » (100 g pour *Microcebus murinus* et 1000 g pour *Lepilemur ruficaudatus*). Les mesures des caractères morphologiques ont été effectuées à l'aide d'un mètre ruban souple (précision ± 1 mm) ou à l'aide d'un pied à coulisse électronique (précision $\pm 0,01$ mm). Conformément aux méthodes préconisées par Louis et al. (2006), chaque animal avait été anesthésié avant la pesée et les mesures morphologiques.

ANALYSE DE DONNÉES. La normalité de données a été vérifiée à l'aide de test Kolmogorov-Smirnov. Des transformations logarithmiques (base 10) ont été réalisées pour les données non paramétriques. Un test de variance, ANOVA à un facteur, a été utilisé pour vérifier si la biomasse forestière et la richesse spécifique des arbres variaient entre les différents sites. Le test de Kruskal-Wallis a été réalisé pour savoir si les caractéristiques des arbres variaient avec les sites.

À l'exception de la masse, une analyse de variance à deux facteurs a été réalisée pour vérifier si le facteur sexe ou celui du site avait une influence sur les traits morphologiques des lémuriens nocturnes. L'analyse de variance, ANOVA à trois facteurs, a été réalisée pour déterminer si la saison de capture, le site et le sexe étaient à l'origine de la variation de la masse. La session de capture avait couvert deux saisons (i) juin – septembre, au cours de la saison sèche pendant laquelle la disponibilité des fruits et celle des arthropodes est faible (Dammhahn et Kappeler 2008) et (ii) novembre – décembre, la saison de transition entre saisons sèche et humide lorsque la disponibilité des arthropodes est élevée mais que les fruits sont encore rares (Dammhahn et Kappeler 2008).

Une analyse discriminante a été utilisée afin de mieux classer et séparer les populations de lémuriens. Pour *Microcebus murinus*, seuls les individus adultes qui avaient une masse supérieure ou égale à 45 g avaient été pris en compte pour éviter l'effet de l'âge sur la variation de la morphologie (Lahann et al. 2006). Les femelles enceintes avaient été écartées lors des analyses morphologiques (Rasoazanabary 2006).

Tableau 1. Variation des caractéristiques des arbres au DHP ≥ 5 cm dans les sites d'études. (Site A = Ankoatsifaka, Site B = Ampamaliabao, Site C = Amponiloaka, Site D = Ankoba et Site E = Antsiridrano ; résultats du test de Kruskal-Wallis avec χ^2 = valeur du khi-deux calculée et P = risque d'erreur dont la valeur seuil est égale à 0,05 ; valeur entre parenthèse pour l'étendue de la médiane)

Caractéristiques des arbres	Site A	Site B	Site C	Site D	Site E	χ^2	P
N	1107	1004	682	901	533		
DBH (cm)	7,6 (5–173)	7,9 (5–157)	7,8 (5–83)	9,3 (5–179)	10,1 (5–88)	162.52	< 0,0001
H (m)	6 (2–18)	6 (2–18)	6 (1–18)	7 (2–20)	6 (2–20)	120.22	< 0,0001
CH (m)	3 (1–12)	3 (1–16)	2 (1–11)	3 (1–14)	3 (1–14)	66.01	< 0,0001
CD (m)	2 (0–11)	1,5 (0–10)	2 (0–11)	2,5 (0–13)	3 (0–15)	412.09	< 0,0001

RÉSULTATS

HABITATS. Caractéristiques des arbres. Plus de 4227 pieds d'arbres incluant plus de 117 espèces ont été recensés sur les 306 parcelles botaniques. Les changements des caractéristiques des arbres entre les sites ont été significatifs ($P < 0,001$, Tableau 1). Le diamètre des arbres étaient les plus grands dans le site E (médiane = 10,1 cm, étendue = 5–87,8 cm) et les plus petits dans le site A (médiane = 7,6 cm, étendue = 5–173 cm). Les arbres étaient les plus hauts dans le site D (médiane = 7 m, étendue = 2–20 m) et les plus courts dans le site C (médiane = 6 m, étendue = 1–18 m). La hauteur de couronne des arbres était la plus élevée dans le site D (médiane = 3 m, étendue = 1–14 m) et la plus basse dans le site C (médiane = 2 m, étendue = 1–11 m). Les diamètres des couronne des arbres étaient les plus courts dans le site B (médiane = 1,5 m, étendue = 0–10 m) et les plus larges dans le site E (médiane = 3 m, étendue = 0–15 m).

Densité, richesse spécifique et diversité des arbres. La densité des arbres changeait selon les sites ($P < 0,001$, Tableau 2) avec la plus haute valeur dans le site C ($17,49 \pm 5,04$ arbres/parcelle, $N = 39$). Le nombre d'espèces d'arbres variait de manière significative entre les sites ($P < 0,001$, Tableau 2) avec la plus grande valeur dans le site D (10 ± 3 espèces/parcelle, $N = 62$) et la plus petite dans le site E (5 ± 3 espèces/parcelle, $N = 63$). L'indice de Jaccard a montré que la composition floristique du site E était différente de celles des sites A, B, C et D (Tableau S1). Le nombre total d'espèces d'arbre recensées sur l'ensemble des sites variait de 54 à 66 (Tableau S2). L'indice de Shannon a montré que la dominance des espèces d'arbres variait selon les sites (Tableau S2). La distribution des espèces d'arbres du site D était la plus équitable, l'espèce dominante ne représentant guère que 7,90% de l'effectif total. Les sites A, B et C avaient des indices d'équité faibles avec une espèce dominante *Strychnos decussata* avec une abondance respective de 16,65%, 24,05% et 20,80% (Tableau S3). Dans le site E, *Ziziphus mauritiana* (9,6%) et *Tamarindus indica* (17,3%) étaient les espèces dominantes. L'indice de Jaccard a révélé deux clades (i) un clade à l'intérieur de l'aire protégée et (ii) un second pour le site non protégé E (Figure 2).

Tableau 2. Variation de la densité et de la richesse spécifique des arbres des sites. (Site A = Ankoatsifaka, Site B = Ampamaliabao, Site C = Amponiloaka, Site D = Ankoba et Site E = Antsirirano ; résultats du test ANOVA ; F = rapport de Fisher, P = risque d'erreur dont la valeur seuil est égale à 0,05 ; la moyenne est donnée avec la déviation standard)

Qualité de la forêt	N	Nombre d'arbres/parcelle	RS (espèces/parcelle)
Site A Intact	73	15,16 ± 4,76	9 ± 3
Site B Dégradée	69	14,57 ± 5,15	8 ± 3
Site C Dégradée	39	17,49 ± 5,04	9 ± 2
Site D Intact	62	14,53 ± 3,97	10 ± 3
Site E Dégradée	63	8,44 ± 4,72	5 ± 3
F		38,208	30,271
P		< 0,0001	< 0,0001

Tableau 3. Influence de la saison, du sexe et du site sur la masse de *Microcebus murinus* et *Lepilemur ruficaudatus*. (Site A = Ankoatsifaka, Site B = Ampamaliabao, Site C = Amponiloaka, Site D = Ankoba et Site E = Antsirirano ; résultats du test ANOVA ; F = rapport de Fisher, P = risque d'erreur dont la valeur seuil est égale à 0,05 ; la moyenne est donnée avec la déviation standard)

	<i>Microcebus murinus</i>	<i>Lepilemur ruficaudatus</i>
sexe	F 8,230 ; P = 0,005	F 0,026 ; P = 0,873
sites	F 8,173 ; P < 0,001	F 0,668 ; P = 0,524
saison	F 0,801 ; P = 0,372	
sexe * site	F 3,911 ; P = 0,004	F 0,357 ; P = 0,704
sexe * saison	F 2,906 ; P = 0,090	
sites * saison	F 1,881 ; P = 0,115	
sexe * sites * saison	F 0,525 ; P = 0,593	

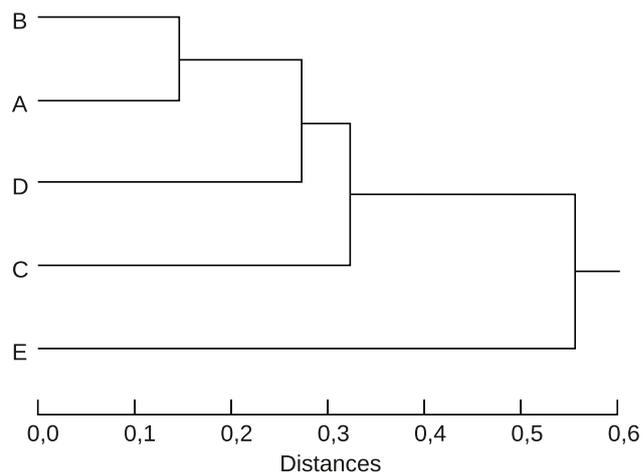


Figure 2. Dendrogramme de similarité de Jaccard pour les différents habitats. (La distance est 1 — coefficient de Jaccard : mesure la différence de composition floristique entre les sites).

VARIATION DE LA MASSE. *Microcebus murinus*. La masse de *M. murinus* n'a pas changé avec la saison ($P = 0,372$, Tableau 3) mais avec les sites ($P < 0,001$) et le sexe ($P = 0,005$). Le facteur sexe et celui du site ont interagi sur la variation de la masse de *M. murinus* ($P = 0,004$, Tableau 3). La masse corporelle de *M. murinus* était plus élevée dans le site E ($64,4 \pm 9,9$ g) mais elle était plus basse dans le site B ($55,3 \pm 7,5$ g, Tableau 4). La masse moyenne des *M. murinus* dans le site E était la plus élevée en comparaison de la masse moyenne de *M. murinus* dans le parc Kirindy Mite ($P < 0,05$, Tableau S5). A l'inverse des sites A et D, les femelles de *M. murinus* capturés dans les sites B, C et E ont été plus lourds que les individus mâles (Tableau 5).

Lepilemur ruficaudatus. L'absence de capture de *L. ruficaudatus* dans les sites A, D et E a limité les analyses. Tous les individus de *L. ruficaudatus* avaient été capturés pendant le mois de novembre 2014 entravant toute analyse saisonnière. La masse de *L. ruficaudatus* n'a changé ni avec le sexe ni avec le site ($P > 0,05$, Tableau 3).

VARIATION DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES. *Microcebus murinus*. La longueur du corps de *M. murinus* variait avec le site ($P = 0,003$, Tableau 4) et le sexe ($P < 0,001$, Tableau 5). La longueur du corps de *M. murinus* dans les sites A et D était plus courte que celle dans les sites B et C ($P < 0,05$, Tableau S5). Les mesures de la largeur et la longueur de la tête, du membre postérieur et la largeur de la queue de *M. murinus* variait avec le site ($P < 0,05$, Tableau 4). La largeur de la tête de *M. murinus* dans le site B était plus petite que dans le site E ($P < 0,05$, Tableau S5). La largeur de la queue de *M. murinus* dans les sites A et D était plus grande que dans les autres sites ($P < 0,05$). Le membre postérieur des individus capturés dans le site C était plus long que dans les sites A et E ($P < 0,05$).

Lepilemur ruficaudatus. Seules trois mesures de caractères morphologiques de *L. ruficaudatus* ont été significatives (Tableau 6), à savoir la longueur de l'oreille ($P = 0,038$), la longueur du pied ($P = 0,046$) et la longueur du tibia ($P = 0,004$). Les longueurs de l'oreille et du tibia des individus capturés dans le site A étaient différentes de ceux des animaux capturés dans le site E ($P < 0,05$). L'oreille de *L. ruficaudatus* dans le site E était plus longue que celle dans le site A ($P = 0,035$). Le tibia de *L. ruficaudatus* dans le site E était plus long que celui dans le site A ($P = 0,005$).

Tableau 4. Variation de la masse et des caractères morphologiques de *Microcebus murinus*. (MC = masse corporelle, LC = longueur du corps, LT = longueur de la tête, IT = largeur bizygomatique de la face ou largeur de la tête, LP = longueur du pied, LM = longueur de la main, LMA = longueur du membre antérieur, LMP = longueur du membre postérieur, MZ = longueur du trait du plan médian de la tête, LO = longueur de l'oreille, IO = largeur de l'oreille ou largeur du pavillon, LQ = longueur de la queue, IQ = largeur de la queue ; F = rapport de Fisher, P = risque d'erreur dont la valeur seuil est égale à 0,05 ; la moyenne est donnée avec la déviation standard)

	Site A	Site B	Site C	Site D	Site E	Facteur sites ANOVA
MC (g)	55,7 ± 5,4	55,3 ± 7,5	59,3 ± 10,0	57,4 ± 6,1	64,4 ± 9,9	$F_{8,230}$; $P < 0,001$
LC (mm)	55,7 ± 5,4 (N = 52)	55,3 ± 7,5 (N = 52)	59,3 ± 10,0 (N = 27)	57,4 ± 6,1 (N = 60)	64,4 ± 9,9 (N = 41)	$F_{8,970}$; $P = 0,003$
LT (mm)	87,4 ± 6,3 (N = 49)	91,0 ± 5,7 (N = 52)	91,9 ± 4,8 (N = 27)	86,9 ± 4,6 (N = 60)	90,0 ± 5,7 (N = 41)	$F_{7,208}$; $P < 0,001$
IT (mm)	36,6 ± 2,9 (N = 49)	37,5 ± 2,2 (N = 52)	39,2 ± 2,5 (N = 27)	36,5 ± 2,4 (N = 60)	37,6 ± 2,6 (N = 41)	$F_{3,644}$; $P = 0,007$
LP (mm)	19,8 ± 0,9 (N = 42)	19,6 ± 0,9 (N = 52)	19,9 ± 0,8 (N = 26)	20,0 ± 0,7 (N = 50)	20,3 ± 1,0 (N = 41)	$F_{2,104}$; $P = 0,081$
LMP (mm)	31,6 ± 2,0 (N = 48)	32,1 ± 1,5 (N = 51)	32,5 ± 1,6 (N = 27)	32,2 ± 1,5 (N = 60)	32,3 ± 1,4 (N = 41)	$F_{4,883}$; $P = 0,001$
MZ (mm)	87,2 ± 6,1 (N = 49)	87,7 ± 4,6 (N = 66)	91,1 ± 5,1 (N = 27)	89,3 ± 5,1 (N = 60)	85,5 ± 5,6 (N = 41)	$F_{4,977}$; $P = 0,001$
LQ (mm)	16,2 ± 2,4 (N = 49)	15,5 ± 1,9 (N = 52)	17,5 ± 2,9 (N = 27)	16,2 ± 2,1 (N = 60)	17,3 ± 2,8 (N = 44)	$F_{2,203}$; $P = 0,07$
IQ (mm)	142,4 ± 6,2 (N = 50)	140,9 ± 7,2 (N = 67)	143,6 ± 9,1 (N = 27)	145,0 ± 9,5 (N = 57)	140,7 ± 7,8 (N = 40)	$F_{7,251}$; $P < 0,001$
LO (mm)	14,1 ± 1,9 (N = 41)	12,9 ± 1,6 (N = 40)	11,9 ± 2,5 (N = 27)	13,6 ± 1,2 (N = 47)	12,7 ± 2,5 (N = 35)	$F_{2,143}$; $P = 0,099$
IO (mm)	23,4 ± 2,7 (N = 7)	24,1 ± 1,0 (N = 12)		22,1 ± 2,3 (N = 13)	23,6 ± 2,3 (N = 6)	$F_{1,682}$; $P = 0,179$
LM (mm)	16,5 ± 1,9 (N = 7)	17,4 ± 0,8 (N = 12)		17,2 ± 2,4 (N = 13)	15,4 ± 2,2 (N = 6)	$F_{1,527}$; $P = 0,218$
LMA (mm)	19,9 ± 1 (N = 8)	21,8 ± 3,4 (N = 12)		20,8 ± 0,8 (N = 13)	20,3 ± 1,5 (N = 6)	$F_{2,479}$; $P = 0,126$

Tableau 5. Variation des mesures avec une différence significative entre les individus mâles et femelles. (Site A = Ankoatsifaka, Site B = Ampamaliabao, Site C = Amponiloaka, Site D = Ankoba et Site E = Antsirirano ; MC = masse corporelle, LP = longueur du pied, LC = longueur du corps ; F = rapport de Fisher, P = risque d'erreur dont la valeur seuil est égale à 0,05 ; la moyenne est donnée avec la déviation standard)

	Sexe	Site A	Site B	Site C	Site D	Site E	Facteur sexe ANOVA
MC	Femelle	55,2 ± 5,9 (N = 26)	58,5 ± 9,3 (N = 20)	63,2 ± 12,6 (N = 13)	56,5 ± 6,5 (N = 33)	68,1 ± 14,1 (N = 16)	$F_{8,230}$; $P = 0,005$
	Mâle	56,2 ± 4,9 (N = 26)	53,2 ± 5,3 (N = 32)	5,7 ± 5,1 (N = 14)	58,5 ± 5,6 (N = 27)	62,1 ± 5,2 (N = 25)	
LP	Femelle	31,5 ± 2,3 (N = 25)	32,9 ± 0,9 (N = 19)	33,1 ± 1,8 (N = 13)	32,4 ± 1,4 (N = 33)	33,0 ± 1,3 (N = 16)	$F_{10,914}$; $P < 0,001$
	Mâle	31,8 ± 1,6 (N = 23)	31,7 ± 1,6 (N = 32)	31,9 ± 1,3 (N = 14)	32,0 ± 1,5 (N = 27)	31,8 ± 1,4 (N = 25)	
LC	Femelle	87,4 ± 7,9 (N = 25)	93,65 ± 6,0 (N = 20)	93,7 ± 5,2 (N = 13)	87,6 ± 4,2 (N = 33)	92,1 ± 6,5 (N = 16)	$F_{10,377}$; $P = 0,001$
	Mâle	87,4 ± 4,5 (N = 24)	89,3 ± 4,8 (N = 32)	90,2 ± 3,8 (N = 14)	86,2 ± 4,5 (N = 27)	88,7 ± 4,8 (N = 25)	

Tableau 6. Variation de la masse et des caractères morphologiques de *Lepilemur ruficaudatus*. (Site A = Ankoatsifaka, Site B = Ampamaliabao, Site C = Amponiloaka, Site D = Ankoba et Site E = Antsirirano ; MC = masse corporelle, LC = longueur du corps, LQ = longueur de la queue, LO = longueur de l'oreille, IO = largeur de l'oreille ou largeur du pavillon, LT = longueur de la tête, IT = largeur bizygomatique de la face ou largeur de la tête, LP = pieds, LMA = longueur du membre antérieur, LMP = longueur du membre postérieur, LM = main, DPL = longueur du doigt le plus long, LP = longueur du pouce, LH = longueur de l'humérus, LR = longueur du radius, LTB = longueur du tibia, LF = longueur du fémur, CF = circonférence du fémur, GO = longueur du gros orteil, ORL = longueur de l'orteil le plus long et CP = circonférence de la poitrine ; F = rapport de Fisher, P = risque d'erreur dont la valeur seuil est égale à 0,05 ; la moyenne est donnée avec la déviation standard)

	Site A (N = 10)	Site D (N = 5)	Site E (N = 13)	Facteur sites ANOVA
LC (cm)	21,7 ± 3,6	19,6 ± 0,5	20,2 ± 1,0	$F_{2,015}$; $P = 0,156$
GO (cm)	2,0 ± 0,4	2,1 ± 0,5	2,7 ± 1,5	$F_{0,127}$; $P = 0,300$
CP (cm)	15,4 ± 1,8	15,5 ± 1,2	15,4 ± 1,3	$F_{0,203}$; $P = 0,818$
LO (mm)	30,3 ± 1,4	30,9 ± 1,3	31,9 ± 1,9	$F_{3,806}$; $P = 0,038$
IO (mm)	18,3 ± 12,0	22,0 ± 3,8	21,1 ± 1,8	$F_{1,822}$; $P = 0,185$
LMS (cm)	15,1 ± 3,3	15,8 ± 0,9	14,8 ± 1,1	$F_{0,376}$; $P = 0,691$
LM (cm)	5,3 ± 0,3	5,1 ± 0,6	5,6 ± 0,7	$F_{1,315}$; $P = 0,288$
LP (cm)	7,3 ± 0,3	7,5 ± 0,6	7,9 ± 0,4	$F_{3,545}$; $P = 0,046$
LT (cm)	8,0 ± 0,3	8,1 ± 0,3	8,2 ± 0,3	$F_{0,626}$; $P = 0,543$
LH (cm)	6,6 ± 0,6	6,1 ± 0,3	6,4 ± 0,9	$F_{2,433}$; $P = 0,110$
ORL (cm)	2,4 ± 0,2	2,4 ± 0,5	2,6 ± 0,2	$F_{2,471}$; $P = 0,107$
DPL (cm)	2,6 ± 0,8	2,6 ± 0,1	2,6 ± 0,2	$F_{0,347}$; $P = 0,710$
LMP (cm)	23,7 ± 1,5	23,4 ± 0,7	22,9 ± 1,1	$F_{1,787}$; $P = 0,190$
MC (g)	793,3 ± 51,2	780,2 ± 75,8	824,3 ± 122,4	$F_{0,048}$; $P = 0,953$
LTB (cm)	9,4 ± 0,3	9,6 ± 0,4	10,3 ± 0,7	$F_{7,082}$; $P = 0,004$
LP (cm)	1,4 ± 0,2	1,4 ± 0,1	1,6 ± 0,3	$F_{3,289}$; $P = 0,055$
CF (cm)	11,3 ± 0,6	10,2 ± 0,6	10,8 ± 1,1	$F_{3,771}$; $P = 0,083$
LQ (cm)	9,9 ± 0,7	9,1 ± 0,4	9,8 ± 0,6	$F_{2,238}$; $P = 0,129$
LQ (cm)	25,0 ± 1,5	25,4 ± 0,9	25,4 ± 1,8	$F_{0,189}$; $P = 0,829$
LR (cm)	6,0 ± 0,8	5,3 ± 0,2	5,7 ± 0,6	$F_{1,105}$; $P = 0,348$

CLASSIFICATION DES DIFFÉRENTES POPULATIONS. *Microcebus murinus*. Neuf variables ont contribué à la discrimination des cinq populations de *M. murinus* selon les valeurs de Wilks λ (Tableau S6) : la longueur et la largeur de la queue, la longueur et la largeur de la tête, la longueur de la main, la longueur du membre postérieur, la longueur du trait du plan médian de la tête, la masse et la longueur du corps. Les valeurs propres de la fonction 1 et celle de la fonction 2 sont respectivement de 1,015 et 0,549, avec des valeurs respectives de Wilks λ de 0,262 ($P < 0,001$) et 0,527 ($P < 0,001$). Les fonctions 1 et 2 ont la majorité du pouvoir de discrimination. La fonction 1 explique 56,8% de la variation totale avec une forte corrélation canonique ($R = 0,710$). La seconde fonction explique à son tour 30,7% de la variation totale avec un autre coefficient de corrélation canonique élevé ($R = 0,595$). Les deux premières fonctions expliquent ainsi 87,6% des variations totales observées entre les différentes variables. Les différences entre les populations de *M. murinus* sont expliquées par les écarts entre les barycentres des cinq populations (distance de Mahalanobis). Les populations de *M. murinus* des sites A et D ont formé un groupe dont les barycentres des deux populations sont plus ou moins confondus (Figure 3). Les *M. murinus* des sites B, C et E ont formé

respectivement le deuxième, le troisième et le quatrième groupe. L'analyse discriminante n'a pu classer que 60,6% des individus de *M. murinus* dans leur groupe respectif.

Lepilemur ruficaudatus. L'analyse discriminante des mesures morphologiques a montré que la largeur de l'oreille ($\lambda = 0,510$, $P < 0,001$), la longueur du tibia ($\lambda = 0,540$, $P < 0,001$) et la longueur du pouce ($\lambda = 0,770$, $P = 0,038$) contribuent le plus à la distinction et la classification des groupes de *L. ruficaudatus* (Tableau S10). Ces variables ont permis de différencier les groupes de *L. ruficaudatus* des sites A, D et E. Seule la première fonction est significative (Wilks $\lambda = 0,011$, $P = 0,003$), en ayant la valeur propre la plus élevée (17,181) pour représenter la majorité du pouvoir de discrimination (Tableau S11). La fonction 1 explique 81,7 % de la variation totale avec une forte corrélation canonique ($R = 0,972$). Les dissimilarités entre les populations de *L. ruficaudatus* sont expliquées par la distance entre les barycentres de divers groupes. Les populations de *L. ruficaudatus* des sites A, D et E étaient différentes (Figure 4). L'analyse discriminante a pu classer correctement la totalité (100 %) des individus dans leurs groupes respectifs.

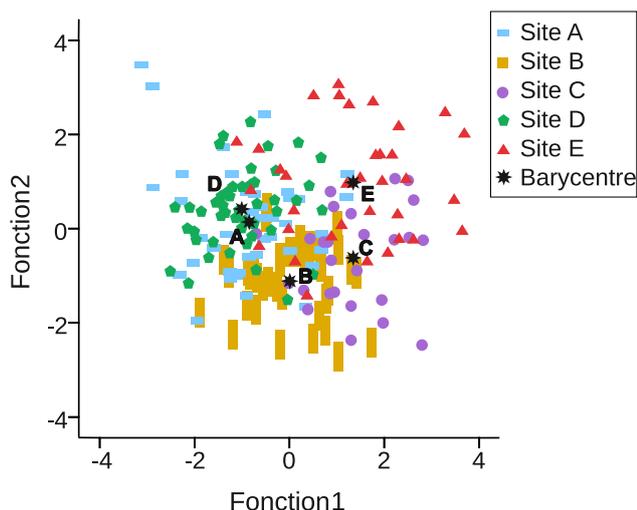


Figure 3. Classification des individus des populations de *Microcebus murinus* suivant l'analyse de discrimination.

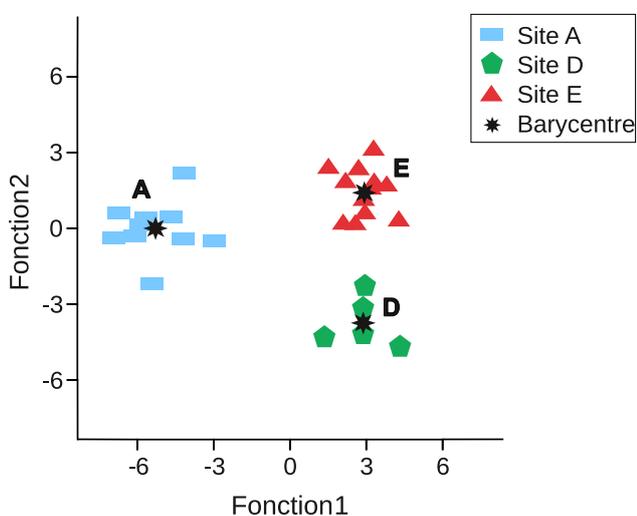


Figure 4. Classification des individus des populations de *Lepilemur ruficaudatus* suivant l'analyse de discrimination.

DISCUSSION

L'objectif de l'étude est de déterminer la relation entre les caractéristiques forestières, la masse et les caractères morphologiques des populations de *Microcebus murinus* et *Lepilemur ruficaudatus* dans deux forêts primaires et trois forêts dégradées de Menabe Sud. L'étude a confirmé la première hypothèse selon laquelle la richesse spécifique, les caractéristiques et la densité des arbres variaient dans les cinq sites étudiés. L'étude a confirmé la deuxième hypothèse qui prévoyait une variation de la masse et des caractères morphologiques entre les populations de lémurien étudiées. La dégradation forestière aurait donc affecté la masse de *M. murinus*. Par ailleurs, la variation de la richesse spécifique et de la densité et des caractéristiques des arbres faisant suite à la dégradation forestière auraient influencé les caractères morphologiques des populations de *M. murinus* et *L. ruficaudatus*. La diversité morphologique de *M. murinus* dans la forêt de Kirindy Mite a poussé certains chercheurs à penser qu'il y avait deux espèces de *Microcebus* dans le parc, dont une espèce semblable à *M. berthae* (Achille P. Raselimanana, Marie Jeanne Raheirilalao, Voahangy Soarimalala et José M. Ralison, données non publiées), alors que la présence de *Microcebus myoxinus* à Amponiloaky, Site C, a été rapportée par Ralison (2008). Compte tenu de ces

éléments, cette étude a s'était attelé dès le départ à vérifier l'existence d'une autre espèce de microcèbes, mais les analyses génétiques réalisées montrent que le parc n'héberge que *M. murinus* (Jean E. Rakotomalala, Rebecca J. Lewis et Edwards E. Louis, données non publiées).

La masse de primates est corrélée avec la disponibilité de nourriture (ex., *Papio cynocephalus*, Altmann et al. 1993) et la masse des lémuriens est certainement influencée par la saison. La masse des *Microcebus murinus* ne variait pas avec la saison de capture mais avec le site et le sexe contrairement aux observations à Kirindy, au nord de Morondava, où la variation de la masse était nettement influencée par la saison et le sexe chez *M. murinus* (Rakotoniaina et al. 2016). Cette différence peut être expliquée par le fait que la présente étude avait couvert deux saisons sèches avec de faibles précipitations entre octobre et décembre qui n'auraient pas pu augmenter significativement la productivité de la forêt pour les ressources alimentaires telles les fruits (Dammhahn et Kappeler 2008). D'une part, la fluctuation saisonnière de l'abondance et de la qualité des ressources pourrait avoir un impact sur la masse des lémuriens (*Propithecus verreauxi*, Richard et al. 2000 ; *Lepilemur ruficaudatus*, Ganzhorn 2002 ; *M. murinus*, Rakotoniaina et al. 2016), d'autre part, la variation de la longueur du jour entre les différentes saisons aurait influencé directement l'activité de *M. murinus* ainsi que la variation de sa masse (Perret et Aujard 2001).

La masse de lémuriens pourrait augmenter avec la taille et la densité des arbres (*Microcebus ravelobensis*, Andriatsitohaina et al. 2020). Ces variables sont des indices caractérisant à la fois la disponibilité de sites de repos et de nourritures pour les lémuriens (*M. murinus*, Ganzhorn et Schmid 1998, Rakotoniaina et al. 2016). Par conséquent, la masse des lémuriens dans la forêt dégradée serait inférieure à celle dans la forêt primaire comme cela a été observé chez *M. murinus* (Ganzhorn et Schmid 1998) et *Propithecus diadema* (Irwin et al. 2019). La dégradation forestière conduit à un changement structural de la forêt avec une variation de la densité des arbres (Ganzhorn et Schmid 1998) et de la couverture de la canopée (Ganzhorn et al. 2006). Ce changement agirait sur la disponibilité des fruits et des insectes (Levey 1990) et la qualité de la nourriture comme la teneur en protéine et en sucre des fruits (Ganzhorn 2002, Ganzhorn et al. 2006) en agissant sur la masse de lémuriens. Selon Ganzhorn et Schmid (1998), la baisse de l'abondance des arbres qui se traduit par une diminution des ressources alimentaires disponibles dans les forêts dégradées expliquerait la réduction de la masse de *M. murinus*. Les résultats de la présente étude ont cependant montré que les individus de *M. murinus* dans la forêt dégradée étaient plus lourds et plus longs que les individus de la forêt primaire. La perturbation aurait ainsi changé la qualité et la disponibilité des ressources alimentaires comme les feuilles et les fruits (Ganzhorn 2002) suite à la réduction de la couverture forestière ainsi que l'augmentation de la pénétration de la lumière (Ganzhorn 2002, Ganzhorn et al. 2006). Ces différences pourraient aussi s'expliquer par la disponibilité importante de tamarin (*Tamarindus indica*) et de jujubier, espèce allochtone (*Ziziphus mauritiana*) dans la forêt perturbée, particulièrement dans le site E (Tableau S3). En effet, les fruits de jujubier sont riches en sucre, en vitamines C, en calcium et en fer (Danthu et al. 2002) alors que les fruits de tamarin sont riches en sucre, en protéine, en vitamine C, en magnésium et en calcium (Hamacek et al. 2013). Par conséquent, dans la forêt perturbée, l'abondance de fruits de jujubier et de

tamarin a probablement conduit à une croissance de la masse et de la longueur du corps de *M. murinus*.

Les deux sites de forêts primaires A et D sont distants de 60 km mais tous les caractères morphologiques des deux populations de *Microcebus murinus* étaient similaires. Par contre, un à quatre caractère(s) différenciaient les individus de *M. murinus* des forêts primaires et perturbées. Dans les sites A et E, les populations de *Lepilemur ruficaudatus* différaient sur deux mesures morphologiques. Ces résultats suggèrent que les caractères morphologiques de *M. murinus* et *L. ruficaudatus* varieraient avec la dégradation forestière. Les variations observées, notamment pour la taille de *M. murinus*, pourraient être liées à la différence de productivité des sites (Lahann et al. 2006) et la qualité de la nourriture disponible comme cela a été observé pour *Propithecus diadema* (Irwin et al. 2019). La structure forestière influence directement la qualité nutritionnelle des ressources et les contraintes énergétiques liées à la recherche de nourriture (Ganzhorn et al. 1997, Irwin 2008).

La variation structurale de la végétation et son lien avec les facteurs environnementaux semblent influencer la morphologie de primates. La structure forestière détermine les supports utilisés par les primates pour se mouvoir en étant liée par le DHP des arbres, la densité des arbres et la densité de la végétation dans les diverses strates, et pourrait ainsi agir sur les comportements des primates (Dagosto et Yamashita 1998, Manduell et al. 2012, Blanchard et al. 2015) et affecter leurs caractères morphologiques comme les particularités des doigts et des orteils de *Microcebus griseorufus* (Agostini et al. 2017). Cette étude converge dans ce sens en montrant que les caractéristiques des arbres ou des supports étaient des facteurs déterminant pour expliquer la variation de la longueur de l'oreille et du pied de primates. Dans le site E, l'oreille et le pied de *L. ruficaudatus* étaient plus larges que dans les autres sites. Dans la forêt secondaire (site E), *Lepilemur ruficaudatus* exploitait généralement des habitats caractérisés par des grands arbres et hauts arbres (Rakotomalala et al. 2022). Le changement des caractéristiques de la forêt aurait favorisé la sélection d'une population de *L. ruficaudatus* qui s'adapte à l'utilisation de petites branches comme moyen de locomotion dans les arbres élevés lors de la recherche de nourriture. Cela signifie que les individus qui auraient éventuellement développé de longues pattes et de larges oreilles seraient privilégiés. L'avantage d'une oreille large chez les primates nocturnes se trouve dans les stratégies pour éviter les prédateurs en améliorant l'audition pour mieux localiser les risques (Orkin et Pontzer 2011, Young et Chadwell 2020). L'absence de variation de la longueur de l'oreille et du pied des *M. murinus* dans les sites indique que d'autres facteurs que la structure forestière auraient influencé ces traits, cela pourrait être la température ou l'humidité (Lahann et al. 2006).

Cette recherche n'a identifié aucune variation de la masse et des caractères morphologiques entre les individus mâles et femelles des populations de *Lepilemur ruficaudatus*, contrairement à *Microcebus murinus*. Chez *M. murinus*, l'influence de la qualité de l'habitat et le sexe sur la variation de la masse des populations de *M. murinus* témoigne d'une différence de réaction entre les individus mâles et femelles par rapport à la dégradation forestière. Les résultats de cette étude ont montré que les femelles de *M. murinus* qui vivent dans la forêt perturbée étaient plus lourdes et plus larges que les mâles (Tableau 5). Les femelles de *M. murinus* sont dominantes et ont ainsi un accès privilégié

aux ressources comme la nourriture et les sites de repos (Hohenbrink et al. 2016), phénomène observé pour *Propithecus diadema* dans les forêts fragmentés (Irwin et al. 2019). Ce phénomène semble ainsi avoir alors l'influence de la dégradation de la forêt sur la masse et les caractères morphologiques des femelles.

Les limites de ce travail sont dans les études génétiques et comportementales des populations de lémuriens nocturnes qui auraient pu renseigner les variations morphologiques observées par rapport aux variations génétiques (Kappeler et al. 2005) ou simplement une morphologie normale par rapport à des facteurs externes comme l'humidité et la disponibilité de nourriture (Zvariková et al. 2016) ou les caractéristiques des supports (Agostini et al. 2017), autrement dit sans modification génétique (Ah-King et Nylin 2010). Les variations des caractères morphologiques observées chez les lémuriens nocturnes de Menabe Sud témoignent de l'existence de réactions adaptatives normales face aux variations des facteurs écologiques et environnementaux comme la température et la disponibilité de ressources. Toutefois, l'intensité de la variation des réponses morphologiques observées variait avec les espèces étudiées, en étant plus nette chez *M. murinus* que chez *L. ruficaudatus*.

Comme tous les lémuriens, *Microcebus murinus* et *Lepilemur ruficaudatus* sont menacées par la perte de l'habitat naturel. *L. ruficaudatus* est classé en danger critique d'extinction selon l'UICN (2022). Pour la conservation des lémuriens, la compréhension des liens entre la dégradation forestière, la masse et les morphologies est cruciale. Cela devrait permettre d'identifier l'habitat viable pour le lémurien face à la dégradation croissante de son habitat, particulièrement dans la région de Menabe (ex., Zinner et al. 2014, Axel 2018).

REMERCIEMENTS

Nous tenons tout particulièrement à remercier l'équipe Ankoatsifaka pour nous avoir accueilli pendant les périodes de travail et pour nous avoir aidé avec ses soutiens matériels, moraux et logistiques. Nos vifs remerciements s'adressent aussi à MICET, MBP, CAFF/CORE et Madagascar National Park pour nous avoir facilité la réalisation de ce projet. Un grand merci à Daniel, Dadany, Veà, Filaza, Lezandry, Elysé et Kalovo qui ont fait les captures de lémuriens et la description de l'habitat avec nous tout au long des études sur le terrain. Pour le financement, nous remercions Margot March Biodiversity Fund et Omaha Doorly Zoo and Aquarium.

BIBLIOGRAPHIE

- Agostini, G., Rasoazanabary, E. & Godfrey, L. R. 2017. The befuddling nature of mouse lemur hands and feet at Beza Mahafaly, SW Madagascar. *American Journal of Primatology* 79, 9: e22690. <<https://doi.org/10.1002/ajp.22680>>
- Ah-King, M. & Nylin, S. 2010. Sex in an evolutionary perspective: just another reaction norm. *Evolutionary Biology* 37, 4: 234–246. <<https://doi.org/10.1007%2Fs11692-010-9101-8>>
- Allen, C. R., Havlicek, T. D., Garmestani, A. S., Peterson, G. D., Stow, C. A., et al. 2006. Patterns in body mass distributions: sifting among alternative hypotheses. *Ecology Letters* 9, 5: 630–643. <<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00902.x>>
- Altmann, J., Schoeller, D., Altmann, S. A. Muruthi, P. & Sapolsky, R. M. 1993. Body size and fatness of free-living baboons reflect food availability and activity levels. *American Journal of Primatology* 30, 2: 149–161. <<https://doi.org/10.1002/ajp.1350300207>>

- Andriatsitohaina, B., Romero-Mujalli, D., Ramsay, M. S., Kiene, F., Rasoloharijaona, S. et al. 2020. Effects of habitat edges on vegetation structure and the vulnerable golden-brown mouse lemur (*Microcebus ravelobensis*) in northwestern Madagascar. *BMC Ecology* 20: 69. <<https://doi.org/10.1186/s12898-020-00337-z>>
- Axel, A. C. 2018. Burned area mapping of an escaped fire into tropical dry forest in western Madagascar using multi-season landsat OLI data. *Remote Sensing* 10, 3: 371. <<https://doi.org/10.3390/rs10030371>>
- Blanchard, M. L., Furnell, S., Sellers, W. I. & Crompton, R. H. 2015. Locomotor flexibility in *Lepilemur* explained by habitat and biomechanics. *American Journal of Physical Anthropology* 156, 1: 58–66. <<https://doi.org/10.1002/ajpa.22627>>
- Burke, R. J. & Lehman, S. M. 2014. Edge effects on morphometrics and body mass in two sympatric species of mouse lemurs in Madagascar. *Folia Primatologica* 85, 5: 277–291. <<https://doi.org/10.1159/000360082>>
- Chapman, C. A., Struhsaker, T. T., Skorupa, J. P., Snaith, T. V. & Rothman, J. M. 2010. Understanding long-term primate community dynamics: implications of forest change. *Ecological Applications* 20, 1: 179–191. <<https://www.jstor.org/stable/27797797>>
- Chapman, C. A., Schoof, V. A. M., Bonnell, T. R., Gogarten, J. F. & Calmé, S. 2015. Competing pressures on populations: long-term dynamics of food availability, food quality, disease, stress and animal abundance. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 370, 1669: 20140112. <<https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0112>>
- Dagosto, M. & Yamashita, N. 1998. Effect of habitat structure on positional behavior and support use in three species of lemur. *Primates* 39: 459–472. <<https://doi.org/10.1007/BF02557569>>
- Dammhahn, M. & Kappeler, P. M. 2008. Comparative feeding ecology of sympatric *Microcebus berthae* and *M. murinus*. *International Journal of Primatology*, 29: 1567–1589. <<https://doi.org/10.1007/s10764-008-9312-3>>
- Danthu, P., Soloviev, P., Totté, A., Tine, E., Ayessou, N., et al. 2002. Caractères physico-chimiques et organoleptiques comparés de jujubes sauvages et des fruits de la variété Gola introduite au Sénégal. *Fruits* 57, 3: 173–182. <<https://doi.org/10.1051/fruits:2002016>>
- Ganzhorn, J. U. 2002. Distribution of folivorous lemur in relation to seasonally varying food resources: integrating quantitative and qualitative aspects of food characteristics. *Oecologia* 131, 3: 427–435. <<https://doi.org/10.1007/s00442-002-0891-y>>
- Ganzhorn, J. U. & Schmid, J. 1998. Different population dynamics of *Microcebus murinus* in primary and secondary deciduous dry forests of Madagascar. *International Journal of Primatology* 19: 785–796. <<https://doi.org/10.1023/A:1020337211827>>
- Ganzhorn, J. U., Malcomber, S., Andrianantoana, O. & Goodman, S. M. 1997. Habitat characteristics and lemur species richness in Madagascar. *Biotropica* 29, 3: 331–343. <<https://www.jstor.org/stable/2389148>>
- Ganzhorn, J. U., Goodman, S. M., Nash, S. & Thalmann, U. 2006. Lemur biogeography. In *Primate Biogeography*. S. M. Lehman & J. G. Fleagle (eds.), pp 229–254. Springer, New York. <https://doi.org/10.1007/0-387-31710-4_8>
- Goodman, S. M., Raheirilalao, M. J., Raselimanana, A., Ralison, J., Soarimalala, V. et Wilmé, L. 2008. Introduction. In *Les Forêts Sèches de Madagascar*. S.M. Goodman & L. Wilmé (eds.). Malagasy Nature 1: 2–32.
- Gordon, A. D., Johnson, S. E. & Louis, E. E. 2016. Environmental correlates of body mass in true lemurs (*Eulemur* spp.). *International Journal of Primatology* 37: 89–108. <<https://doi.org/10.1007/s10764-015-9874-9>>
- Hamacek, F. R., Santos, P. R. G., Cardoso, L. M. & Pinheiro-Sant'Ana, H. M. 2013. Nutritional composition of tamarind (*Tamarindus indica* L.) from the Cerrado of Minas Gerais, Brazil. *Fruits* 68, 5: 381–395. <<https://doi.org/10.1051/fruits/2013083>>
- Hohenbrink, S., Schaarschmidt, F., Katharina Bünemann, K., Gerberding, S., Zimmermann, E. & Radespiel, U. 2016. Female dominance in two basal primates, *Microcebus murinus* and *Microcebus lehilahytsara*: variation and determinants. *Animal Behaviour* 122: 145–156. <<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.10.008>>
- 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, 2: 231–240. <<https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00368.x>>
- Irwin, M. T., Samonds, K. E., Raharison, J.-L., Junge, R. E., Mahefarisoa, K. L., et al. 2019. Morphometric signals of population decline in diademed sifakas occupying degraded rainforest habitat in Madagascar. *Scientific Reports* 9: 8776. <<https://doi.org/10.1038/s41598-019-45426-2>>
- Kappeler, P. M., Rasoloarison, R. M., Razafimanantsoa, L., Walter, L. & Roos, C. 2005. Morphology, behavior and molecular evolution of giant mouse lemurs (*Mirza* spp) Gray, 1870, with description of a new species. *Primate Report*, 71: 3–26.
- Lahann, P., Schmid, J. & Ganzhorn, J. U. 2006. Geographic variation in populations of *Microcebus murinus* in Madagascar: Resource seasonality or Bergmann's rule? *International Journal of Primatology* 27: 983–999. <<https://doi.org/10.1007/s10764-006-9055-y>>
- Levey, D. J. 1990. Habitat-dependent fruiting behavior of an understory tree, *Miconia centrodesma*, and tropical treefall gaps as keystone habitats for frugivores in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 6, 4: 409–420. <<https://doi.org/10.1017/S026646740000479X>>
- Lewis, R. & Axel, A. C. 2019. Using vegetation phenology and long-term demographic data to assess the impact of Cyclone Fanele on a lemur population in Madagascar. In *Primate Research and Conservation in the Anthropocene*. A. M. Behie., J. A. Teichroeb & N. Malone (eds.), pp 216–236. Cambridge University Press, Cambridge. <<https://doi.org/10.1017/9781316662021.013>>
- Louis, Jr. E. E., Coles, M. S., Andriantompohavana, R., Sommer, J. A., Engberg, S. E., et al. 2006. Revision of the mouse lemurs (Primates, *Microcebus*) of eastern Madagascar. *International Journal of Primatology*, 27: 347–389. <<https://doi.org/10.1007/s10764-006-9036-1>>
- Mammides, C., Cords, M. & Peters, M. K. 2009. Effects of habitat disturbance and food supply on population densities of three primate species in the Kakamega forest, Kenya. *African Journal of Ecology* 47, 1: 87–96. <<https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2007.00921.x>>
- Marshall, J. A. 2010. Effect of habitat quality on primate populations in Kalimantan: Gibbons and leaf monkeys as case studies. In *Indonesian Primates*. S. Gursky-Doyen & J. Supriatna (eds.), pp. 157–177. Springer, New York.
- Moat, J. & Smith, P. 2007. Atlas of the vegetation of Madagascar. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Manduell, K. L., Harrison, M. E. & Thorpe, S. K. S. 2012. Forest structure and support availability influence orangutan locomotion in Sumatra and Borneo. *American Journal of Primatology* 74, 12: 1128–1142. <<https://doi.org/10.1002/ajp.22072>>
- Orkin, J. D. & Pontzer, H. 2011. The Narrow Niche Hypothesis: Gray squirrels shed new light on primate origins. *American Journal of Physical Anthropology* 144, 4: 617–24. <<https://doi.org/10.1002/ajpa.21450>>
- Pavelka, M. S. M. & Behi, A. M. 2005. The effect of hurricane Iris on the food supply of black howlers (*Alouatta pigra*) in southern Belize. *Biotropica* 37, 1: 102–108. <<https://www.jstor.org/stable/30045512>>
- Perret, M. & Aujard, F. 2001. Regulation by photoperiod of seasonal changes in body mass and reproductive function in gray mouse lemurs (*Microcebus murinus*): differential responses by sex. *International Journal of Primatology* 22: 5–24. <<https://doi.org/10.1023/A:1026457813626>>
- Rakotomalala, J. E., Rakotomanana, H. F., Louis, J. E. E. et Lewis, J. R. 2022. Effets des structures forestières sur l'occurrence et la préférence en microhabitat des lémuriens nocturnes de la forêt sèche de Menabe Sud, Madagascar. *Afrique Science* 20, 3: 1–12.
- Rakotondranary, S. J., Hapke, A. & Ganzhorn, J. U. 2011. Distribution and morphological variation of *Microcebus* spp. along an environmental gradient in southeastern Madagascar. *International Journal of Primatology* 32: 1037–1057. <<https://doi.org/10.1007/s10764-011-9521-z>>
- Rakotoniaina, J. H., Kappeler, P. M., Ravoniarimbina, P., Pechouskova, E., Hämäläinen, A. M., et al. 2016. Does habitat disturbance affect stress, body condition and parasitism in two sympatric lemurs? *Conservation Physiology* 4, 1: cow034. <<https://doi.org/10.1093/conphys/cow034>>
- Ralison, J. 2008. Les lémuriens des forêts sèches malgaches. In *Les Forêts Sèches de Madagascar*. S.M. Goodman & L. Wilmé (eds.). Malagasy Nature 1: 135–156.
- Rasoazanabary, E. 2006. Male and female activity patterns in *Microcebus murinus* during the dry season at Kirindy forest, western Madagascar. *International Journal of Primatology* 27: 437–464. <<https://doi.org/10.1007/s10764-006-9017-4>>

- Rasoloarison, R. M., Goodman, S. M. & Ganzhorn, J. U. 2000. Taxonomic revision of mouse lemurs (*Microcebus*) in the western portions of Madagascar. *International Journal of Primatology* 21: 963–1019. <<https://doi.org/10.1023/A:100551129475>>
- Rasoloarison, R. M., Weisrock, D. W., Yoder, A. D., Rakotondravony, D. & Kappeler, P. M. 2013. Two new species of mouse lemurs (Cheirogaleidae: *Microcebus*) from eastern Madagascar. *International Journal of Primatology* 34: 455–469. <<https://doi.org/10.1007/s10764-013-9672-1>>
- Richard, A. F., Dewar, R. E., Schwartz, M. & Ratsirarson, J. 2000. Mass change, environmental variability and female fertility in wild *Propithecus verreauxi*. *Journal of Human Evolution* 39, 4: 381–391. <<https://doi.org/10.1006/jhev.2000.0427>>
- Schwab, D. & Ganzhorn, J. U. 2004. The distribution and population structure of *Microcebus berthae*, the smallest known primate and its habitat use in relation to other sympatric cheirogaleids. *International Journal of Primatology* 25, 2: 307–330. <<http://dx.doi.org/10.1023/B:IJOP.0000019154.17401.90>>
- IUCN. 2022. Red List of Threatened Species. <<https://www.iucnredlist.org>>
- Young, J. W. & Chadwell, B. A. 2020. Not all fine-branch locomotion is equal: Grasping morphology determines locomotor performance on narrow supports. *Journal of Human Evolution* 142: 102767. <<https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2020.102767>>
- Zimmermann, E., Cepok, S., Rakotoarison, N., Zietemann, V. & Radespiel, U. 1998. Sympatric mouse lemurs in North-West Madagascar: A new rufous mouse lemur species (*Microcebus ravelobensis*). *Folia Primatologica* 69: 106–114. <<https://doi.org/10.1159/000021571>>
- Zinner, D., Wygoda, C., Razafimanantsoa, L., Rasoloarison, R., Andrianandrasana, H. T., et al. 2014. Analysis of deforestation patterns in the central Menabe, Madagascar, between 1973 and 2010. *Regional Environmental Change* 14, 1: 157–166. <<http://dx.doi.org/10.1007/s10113-013-0475-x>>
- Zvaríková, M., Kiseľák, J., Zvarík, M., Masarovič, R., Prokop, P. & Fedor, P. 2016. Ecological gradients and environmental impact in the forest dwelling *Haplothrips subtilissimus* (Thysanoptera: Phlaeothripidae) phenotypic variability. *Ecological Indicators* 66: 313–320. <<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.01.038>>