

Effets des structures forestières sur l'occurrence et la préférence en microhabitat des lémuriens nocturnes de la forêt sèche de Menabe Sud, Madagascar

Jean Elvis RAKOTOMALALA^{1*}, Hajanirina Fanomezantsoa RAKOTOMANANA¹, Edward LOUIS² et Rebecca LEWIS³

¹Département de Zoologie et Biodiversité Animale, Faculté des Sciences, BP 906, Université d'Antananarivo, Antananarivo, Madagascar

² Department of Conservation Genetics, Center for Conservation and Research, Omaha's Henry Doorly Zoo and Aquarium, 3701 S 10 th St, Omaha, NE 68107 USA

³Department of Anthropology, University of Texas, 2201 Speedway Stop C3200, Austin, TX 78712 USA

(Reçu le 02 Décembre 2020 ; Accepté le 02 Février 2022)

Résumé

La présente étude vise à comprendre l'influence de la structure forestière sur le choix des microhabitats de trois espèces de lémuriens nocturnes : Lepilemur ruficaudatus, Microcebus murinus et Phaner pallescens. Des observations nocturnes et à pieds sur des transects ont été effectuées entre 4 novembre et 18 décembre 2014 dans la forêt sèche du Menabe, au sud-ouest de Madagascar. L'étude s'est déroulée dans deux sites différents, Ankoatsifaka (forêt primaire) et Antsiridrano (forêt secondaire). Des plots botaniques (5m x 5m) ont été utilisés pour caractériser les microhabitats de ces lémuriens nocturnes. Les trois espèces de lémuriens ont utilisé des microhabitats similaires dans la forêt primaire. Dans la forêt secondaire, L. ruficaudatus et P. pallescens ont sélectionné des microhabitats qui ont une abondance élevée en grands et hauts arbres alors que M. murinus a exploité l'ensemble des microhabitats disponibles. Ainsi, M. murinus aurait une capacité élevée pour survivre dans une forêt perturbée. Pour conclure, afin d'entreprendre des programmes pour la conservation de primates, les différences sur la plasticité écologique des espèces cibles devraient être prises en compte.

Mots-clés : qualité forestière, plasticité écologique, microhabitats, primates, Madagascar.

Abstract

Effects of forest structure on nocturnal lemur occurrence and microhabitat preference in the dry forest of southern Menabe, Madagascar

The current study assessed how forest structure influenced microhabitats choices for three lemurs species: Lepilemur ruficaudatus, Microcebus murinus and Phaner pallescens. Nocturnal observation and transect walks were conducted from 4 November to 18 December 2014 in the dry and deciduous forest of southern Menabe, Madagascar. Two sites were surveyed, Ankoatsifaka (primary forest) and Antsiridrano (secondary forest). Botanic squares (5m x 5m) were used to characterize nocturnal lemur microhabitats. Nonparametric tests (Kruskal-Wallis and Mann Whitney) were used for the data analysis. All three lemur species used similar

^{*} Correspondance, courriel: j.e.rakotomalala@gmail.com

microhabitats in the primary forest. In the secondary forest, *L. ruficaudatus* and *P. pallescens* were found in similar microhabitats characterized by tall and large trees; however, *M. murinus* used mainly all microhabitats available. Indeed, *M. murinus* may have a higher capacity to survive in disturbed forest. In conclusion, scientists involved in primate conservations need to take into account the difference in ecological plasticity for choosing target species.

Keywords: primates, forest quality, microhabitats, ecological plasticity, Madagascar.

1. Introduction

La distribution et l'abondance des primates arboricoles sont déterminées par la qualité et la structure forestière [1]. La qualité forestière reflète la distribution et l'abondance des ressources à savoir le site de repos [2], les arbres pour les supports de locomotion [3] et les nourritures [4]. La distribution de ces ressources, principalement les nourritures, est considérée comme un facteur majeur qui détermine l'abondance et la distribution des primates arboricoles [5]. Comme exemple, la biomasse des primates frugivores est corrélée positivement avec la densité des grands arbres [6]. Toutefois, l'altération des zones forestières par les activités anthropogéniques modifie la structure et la qualité des forêts [7]. Ces modifications affectent la survie et l'abondance des primates [8] dues aux pertes de grands arbres, de la diversité floristique et de la couverture des canopées [1, 4]. Les régimes alimentaires et la taille [9] des primates jouent aussi un rôle plus important sur leur distribution et leur préférence à des microhabitats particuliers. Par conséquent, les espèces généralistes (omnivores) utilisent souvent une large gamme de microhabitats et ont une abondance remarquablement élevée due à une tolérance plus élevée aux perturbations anthropiques que les espèces spécialistes [6]. Ainsi, la flexibilité écologique pourrait influencer le choix de l'habitat et l'occurrence des primates [1, 10]. Alors, les primates plus flexibles pourraient s'épanouir même dans une zone forestière dégradée [11]. Comme tous les primates, les lémuriens ont aussi des exigences particulières concernant leurs microhabitats. L'occurrence et le choix de microhabitat chez les lémuriens semblent profondément affectés par les caractéristiques des arbres, l'abondance des ressources alimentaires et des supports et la structure verticale des forêts [12, 13].

En effet, en sympatrie, les lémuriens utilisent différemment les microhabitats disponibles suivant la stratification verticale de la forêt et selon leur exigence écologique [14]. La présente étude vise à déterminer l'influence de structure forestière sur le choix de microhabitats de trois espèces de lémuriens nocturnes de Menabe Sud à savoir *Lepilemur ruficaudatus, Microcebus murinus* et *Phaner pallescens.* En effet, les études sur les lémuriens nocturnes de Menabe Sud et plus particulièrement en dehors des aires protégées sont rares. Alors, le présent travail est crucial pour améliorer la connaissance sur les lémuriens nocturnes de la forêt sèche de l'ouest de Madagascar. L'hypothèse principale de cette étude suggère que l'occurrence des primates et leurs choix de microhabitats varient avec leur régime alimentaire et leur taille [1, 9], puis avec la qualité forestière (forêt primaire vs forêt secondaire [12]). Lepilemur ruficaudatus est une espèce folivore. Elle se nourrit généralement des feuilles [15]. Elle a une masse inférieure à 1 kg (moyenne \approx 800g [15]). Comme les autres lepilémurs, *L. ruficaudatus* utilise principalement des cavités à l'intérieur de grands arbres comme sites de repos [15, 16]. *Microcebus murinus* est une espèce de petite taille (moyenne \approx 60g [17]). *Microcebus* murinus est omnivore, elle se nourrit de gomme, des fruits, des insectes et même des petits lézards [17]. Elle utilise généralement des trous d'arbres, mais elle utilise parfois de nid en feuilles ou de dense végétation comme site de repos [17, 18]. Phaner pallescens est une espèce à un régime spécialisé, car elle se nourrit principalement des gommes et des produits de sécrétion des insectes [19]. Elle est aussi une espèce de petite taille dont leur masse ne dépasse pas de 0,5 kg (moyenne ≈ 330g [20]). Elle utilise généralement des trous d'arbres comme site de repos, mais elle utilise parfois de nid en feuilles [19, 20]. Par conséquent, face à l'utilisation des ressources disponibles, nous suggérons les hypothèses suivantes :

(1) *M. murinus* et *L. ruficaudatus* exploitent une large gamme des microhabitats alors que *P. pallescens* n'utilise que des microhabitats bien spécifiques ; (2) en sympatrie, les lémuriens utilisent des microhabitats différents afin d'éviter la compétition directe entre les différentes espèces [14] ; et (3) *M. murinus* a une capacité élevée de s'accommoder à des forêts perturbées [12].

2. Matériel et méthodes

2-1. Sites d'études

La recherche a été effectuée sur deux sites cibles dans la partie sud de la région Menabe (Figure 1).

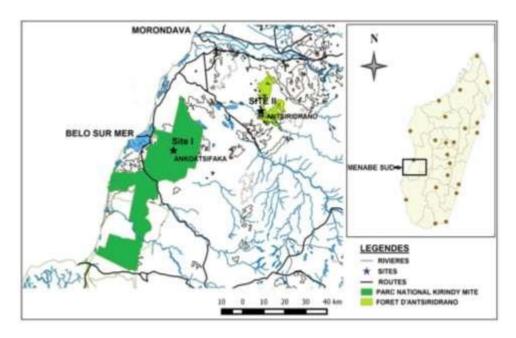


Figure 1 : Localisation des sites d'étude dans la région sud de Menabe, Morondava, Madagascar (Source : BD500 FTM, modifiée par J.E. Rakotomalala, 2020)

L'étude dans le parc Kirindy Mité a été réalisée dans la forêt primaire de l'Ankoatsifaka (site I). Le site hors du parc est Antsiridrano (site II), ce site est une forêt secondaire qui se trouve au nord de la rivière Maharivo. L'ensemble de la zone concernée a des végétations à feuilles caduques, dont la plupart des arbres perdent leurs feuilles pendant la saison sèche. Les sites d'études sont caractérisés par une longue saison sèche (8 - 9 mois) dont la précipitation est seulement plus élevée entre janvier et février (moyenne annuelle : 850 mm [21]). La température annuelle varie entre 7 °C et 40 °C (moyenne annuelle : 24 °C [22]).

2-2. Recensement des lémuriens nocturnes

Des observations nocturnes sur des transects établies par les chercheurs locaux ont été réalisées dans les deux sites vers la fin de période sèche en 2014, plus précisément au mois de novembre et décembre 2014. L'observation dure quatre jours pour chaque site. Chaque jour, des recensements à pied ont été réalisés entre 18h00 et minuit à une vitesse de 0,5 km/h à 1 km/h. Lors de la détection de lémurien, les coordonnées GPS et le nom de l'espèce ont été notés. L'effort d'observation par nuit varie de 2 km à 4 km. L'occurrence ou indice de rencontre de différentes espèces de lémuriens, qui est le nombre d'individus rencontré par kilomètre parcouru sur le transect, a été estimé selon la **Formule** [23] :

$$IK = \frac{Nt}{Dt}$$
 (1)

IK = indice de rencontre ou occurrence;

Nt = nombre d'individus de chaque espèce,

Dt = distance totale parcourue par nuit d'observation en km.

2-3. Description de l'habitat

Pour la description des sites, une légère modification de la méthode décrite par Schwab et Ganzhorn [24] a été utilisée, elle permet de faciliter la recherche et la comparaison entre les sites. Des plots botaniques (5 x 5 m²) font l'objet des descriptions. Pour chaque plot, les paramètres suivants sont enregistrés : hauteur des arbres, diamètre à hauteur de poitrine (DBH), abondance de lianes et couverture de canopée. L'estimation visuelle a été utilisée pour déterminer la hauteur des arbres et la couverture de canopée. L'estimation de couverture de canopée a été déterminée en intervalle de 10 % pour chaque microhabitat ou plot. Le DBH a été mesuré à l'aide de DBH mètre. L'abondance des lianes est obtenue à partir des comptages directs des lianes dans chaque microhabitat.

2-4. Analyse des données

Des tests non paramétriques ont été explorés, car nos données ne sont pas normales même après quelques transformations logarithmiques. Le test de Kruskal-Wallis a été utilisé pour savoir si les caractéristiques des microhabitats utilisés par les lémuriens varient entre les espèces. Le test de Mann-Whitney U a été exploré pour vérifier la source de variation si le test de Kruskal-Wallis est significatif. Ce même test a été utilisé pour vérifier (1) si les caractéristiques forestières entre les deux sites sont différentes ; (2) si les microhabitats utilisés par chaque espèce de lémurien varient entre les sites ; et (3) si l'occurrence des lémuriens varie entre les sites et entre les espèces.

3. Résultats

3-1. Structures forestières et occurrences des lémuriens

Les deux sites diffèrent sur trois variables : la couverture de canopée, l'abondance des grands et hauts arbres (**Tableau 1**). L'abondance des grands arbres (DBH \geq 10 cm) est plus élevée dans le site II (médiane = 5 arbres/plot, étendue = 1-10 arbres/plot) que dans le site I (médiane = 4 arbres/plot, étendue = 1-6 arbres/plot).

Tableau 1 : Différences de structure forestière (médiane avec l'étendue) entre SITE I et SITE II

	SITE I N = 38	SITE II N = 35	Test de Mann-Whitney
Arbres de DBH ≥ 10 cm (arbres/plot)	4 (1 - 6)	5 (1 - 10)	Z = -2,752 ; p = 0,006
Arbres de hauteur > 6m (arbres/plot)	3,5 (1 - 8)	5 (0 - 14)	Z = -2,251 ; p = 0,024
Couverture des canopées (%)	60 (30 - 100)	50 (10 - 100)	Z = -2,543 ; p = 0,011

Gras et italique : test significatif

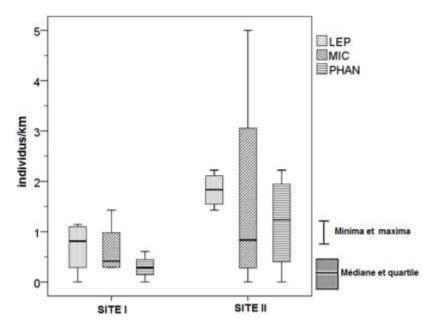


Figure 2 : Variation de l'occurrence de lémuriens nocturnes dans la forêt du sud Menabe, Morondava, Madagascar (LEP : *Lepilemur ruficaudatus* ; MIC : *Microcebus murinus* ; PHAN : *Phaner pallescens*)

Les indices de rencontre (occurrences) avec *L. ruficaudatus* et *M. murinus* sont plus élevés que ceux de *P. pallescens* pour l'ensemble des sites **(Figure 2)**, mais les différences ne sont pas significatives (Site I : Kruskal-Wallis $\chi^2 = 1,571$; df = 2; p = 0,456; Site II : Kruskal-Wallis $\chi^2 = 1,467$; df = 2; p = 0,480). Les différences entre l'occurrence de *L. ruficaudatus* dans les sites I et II sont significatives (Z = -2,323; p = 0,020), l'occurrence de *L. ruficaudatus* dans le site I est inférieure (0,7 \pm 0,4 individus/km) à celle observée dans le site II (1,8 \pm 0,4 individus/km). Les variations de l'occurrence de *M. murinus* et celui de *P. pallescens* dans les deux sites ne sont pas significatives **(Tableau 2)**.

Tableau 2 : Occurrence de lémuriens nocturnes (moyenne avec standard déviation) dans le deux SITE I et SITE II

	Site I	Site II	Test de Mann-Whitney
L. ruficaudatus	07 ± 0,4 N = 10	1,8 ± 0,4 N = 14	Z = - 2,323 ; p = 0,020
P. pallescens	0,3 ± 0,3 N = 4	1,2 ± 1,0 N = 9	Z = -1,315; p = 0,189
M. murinus	0,6 ± 0,5 N = 9	1,7 ± 2,3 N = 10	Z = - 0,581 ; p = 0,561

Gras et italique : test significatif

3-2. Microhabitats utilisés et non utilisés par les lémuriens

Les variations de toutes les variables des microhabitats non utilisés et les microhabitats utilisés par L. ruficaudatus, M. murinus et P. pallescens dans le site I ne sont pas significatives (p < 0.05; **Tableau 3**).

Tableau 3 : Caractéristiques des microhabitats (médiane avec l'étendue) utilisés par les lémuriens nocturnes de la forêt primaire d'Ankoatsifaka (site I)

	Total N = 38	Témoin N = 14	Lepilemur ruficaudatus N = 11	Microcebus murinus N = 9	Phaner pallescens N = 4	Test de Kruskal-Wallis
Total d'arbres (arbres / plot)	11 (5 - 22)	10 (5 - 17)	11 (5 - 15)	10 (6 - 22)	12 (11 - 17)	$\chi^2 = 1,918;$ $df = 2;$ $p = 0,383$
Arbres de DBH = 5 - 9,9 cm (arbres / plot)	7 (3 - 18)	5,5 (3 - 12)	8 (3 - 10)	8 (4 - 18)	8(6-12)	$\chi^2 = 0.520$; df = 2; p = 0.771
Arbres de DBH ≥ 10 cm (arbres / plot)	4 (1 - 6)	4 (1 - 5)	4 (1 - 5)	3,5 (2 - 5)	4,5(3-6)	$\chi^2 = 2,394;$ $df = 2;$ $p = 0,383$
Espèces d'arbres (espèces / plot)	7 (3 - 11)	7,5 (3 - 9)	7 (3 - 8)	7 (5 - 11)	7,5(4-11)	$\chi^2 = 0.263$; df = 2; p = 0.877
Lianes (lianes / plot)	8 (2 - 33)	8,5 (4 - 30)	10 (2 - 33)	8 (3 - 11)	7(4-11)	$\chi^2 = 2,053;$ $df = 2;$ $p = 0,358$
Arbres de hauteur = 1,6-6 m (arbres / plot)	6 (1 - 14)	5 (2 - 14)	6 (1 - 9)	6 (4 - 10)	8(4-9)	$\chi^2 = 1,869;$ $df = 2;$ $p = 0,393$
Arbres de hauteur > 6m (arbres/plot)	3,5 (1 - 8)	3 (1 - 8)	4 (1 - 6)	3 (1 - 8)	4,5(2-6)	$\chi^2 = 0.843$; df = 2; p = 0.656
Couverture des canopées (%)	60 (30 - 100)	65 (30 - 80)	60 (30 - 100)	80 (50 - 100)	75(50-90)	$\chi^2 = 2,061$; df = 2; p = 0,357

DBH: Diamètre à hauteur de poitrine

Dans le site II, *M. murinus* utilise de préférence des microhabitats qui ont une abondance élevée de petits arbres (**Tableau 4**) que les microhabitats non utilisés (Z = -2,043; p = 0,041). En outre, *P. pallescens* utilise de préférence des microhabitats qui contiennent plus d'espèces d'arbres (Z = -2,203; p = 0,028) et plus de lianes (Z = -2,175; P = 0,030) que les microhabitats non utilisés dans le site II.

Tableau 4 : Caractéristiques des microhabitats (médiane avec l'étendue) utilisés par les lémuriens nocturnes de la forêt secondaire d'Antsiridrano (site II)

	Total N = 35	Témoin N = 9	Lepilemur ruficaudatus N = 11	Microcebus murinus N = 8	Phaner pallescens N = 7	Test de Kruskal- Wallis
Total d'arbres (arbres/plot)	11 (3 - 23)	11 (3 - 15)	11 (5 - 23)	6 (3 - 12)	13 (9 - 17)	$\chi^2 = 10,329$; df = 2; $\rho = 0,006$
Arbres de DBH = 5 - 9,9 cm (arbres/plot)	5 (1 - 13)`	6 (1 - 11)	5 (2 - 13)	2,5 (1 - 9)	8 (4 - 12)	$\chi^2 = 8,866;$ $df = 2;$ $p = 0,012$
Arbres de DBH ≥ 10 cm (arbres/plot)	5 (1 - 10)	4 (1 - 7)	7 (3 - 10)	3,5 (2 - 6)	5 (3 - 6)	$\chi^2 = 11,592;$ $df = 2;$ $p = 0,003$
Espèces d'arbres (espèces/plot)	6 (1 - 12)	5 (2 - 10)	7 (4 - 11)	4 (1 - 9)	8 (6 - 12)	$\chi^2 = 8,499;$ $df = 2;$ $p = 0,014$
Lianes (lianes/plot)	10 (3 - 21)	6 (3 - 13)	10 (4 - 18)	9 (3 - 21)	13 (8 - 20)	$\chi^2 = 1,560;$ $df = 2;$ $p = 0,458$
Arbres de hauteur = 1,6 -6 m (arbres/plot)	4 (1 - 11)	4 (2 - 10)	3 (1 - 9)	2,5 (1 - 9)	8 (3 - 11)	$\chi^2 = 5,692$; df = 2; p = 0,058
Arbres de hauteur > 6m (arbres/plot)	5 (0 - 14)	5 (1 - 9)	7 (1 - 14)	3 (0 - 6)	6 (1 - 10)	$\chi^2 = 9,614;$ $df = 2;$ $p = 0,008$
Couverture des canopées (%)	50 (10 - 100)	50 (10 - 90)	50 (10 - 70)	50 (10 - 100)	70 (40 - 90)	$\chi^2 = 3,085;$ $df = 2;$ $p = 0,214$

DBH : Diamètre à hauteur de poitrine ; Gras et italique : test significatif

3-3. Différences des microhabitats utilisés par les trois espèces de lémuriens

Les trois espèces de lémuriens utilisent des microhabitats qui ont des caractéristiques similaires dans le site I (**Tableau 3**). Dans le site II, elles utilisent des microhabitats très différents (**Tableau 4**) qui se distinguent sur cinq variables : abondance totale des arbres (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 10,329$; p = 0,006), abondance de petits arbres (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 8,866$; p = 0,012), abondances de grands arbres (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 11,592$; p = 0,003), nombre d'espèces d'arbres (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 8,499$; p = 0,014), et abondance des arbres émergents (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 9,614$; p = 0,008). Les microhabitats de *L. ruficaudatus* et *M. murinus* diffèrent sur cinq variables dans le site II (**Tableau 5**). *Lepilemur ruficaudatus* a utilisé des microhabitats qui ont une abondance élevée des arbres émergents que les microhabitats utilisés par *M. murinus*.

Tableau 5 : Différences entre les microhabitats (mo	édiane avec l'étendue) utilisés par Lepilemur
ruficaudatus et Microcebus n	<i>nurinus</i> dans le site II

	Lepilemur ruficaudatus N = 11	<i>Microcebus</i> <i>murinus</i> N = 8	Test de Mann-Whitney
Total d'arbres (arbres/plot)	11 (5 - 23)	6 (3 - 12)	Z = - 2,692 ; p = 0,007
Arbres de DBH = 5 - 9,9 cm (arbres/plot)	5 (2 - 13)	2,5 (1 - 9)	Z = -2,258 ; p = 0,024
Arbres de DBH ≥ 10 cm (arbres/plot)	7 (3 - 10)	3,5 (2 - 6)	Z = -2,935 ; p = 0,003
Arbres de hauteur > 6m (arbres/plot)	7 (1 - 14)	3 (0 - 6)	Z = -3,031 ; ρ = 0,002
Espèces d'arbres (espèces/plot)	7 (4 - 11)	4 (1 - 9)	Z = -2,245 ; p = 0,025

DBH : Diamètre à hauteur de poitrine ; Gras et italique : test significatif

Les microhabitats utilisés par *M. murinus* et *P. pallescens* dans le site II diffèrent sur quatre variables **(Tableau 6)**. Phaner pallescens a exploité des microhabitats riches en espèces d'arbres que les microhabitats fréquentés par *M. murinus*.

Tableau 6 : Différences entre les microhabitats (médiane avec l'étendue) utilisés par *Phaner* pallescens et Microcebus murinus dans le site II

	Microcebus murinus N = 8	Phaner pallescens N = 7	Test de Man Whitney
Total d'arbres (arbres/plot)	6 (3 - 12)	13 (9 - 17)	Z = -2,898 ; p = 0,004
Arbres de DBH = 5 - 9,9 cm (arbres/plot)	2,5 (1 - 9)	8 (4 - 12)	Z = -2,800 ; p = 0,005
Arbres de DBH ≥ 10 cm (arbres/plot)	3,5 (2 - 6)	5 (3 - 6)	Z = -2,127 ; p = 0,033
Espèces d'arbres (espèces/plot)	4 (1 - 9)	8 (6 - 12)	Z = -2,681 ; p = 0,007

DBH : Diamètre à hauteur de poitrine ; Gras et italique : test significatif

Les microhabitats utilisés par *L. ruficaudatus* et *P. pallescens* diffèrent seulement sur le nombre de grands arbres au niveau de site II (Z = -2,129; p = 0,033). *Lepilemur ruficaudatus* utilise des microhabitats qui ont plus de grands arbres (Médiane = 7 arbres/plot; étendue = 3 - 10) que les microhabitats fréquentés par *P. pallescens* (Médiane = 5 arbres/plot; étendue = 3 - 6).

3-4. Microhabitats utilisés par les mêmes espèces entre les deux sites

Les microhabitats utilisés par L. ruficaudatus entre les deux sites ne diffèrent que sur deux variables, l'abondance de grands (Z = -3,334; p = 0,001) et hauts arbres (Z = -3,081, p = 0,002). Lepilemur ruficaudatus dans le site II a utilisé de microhabitats qui hébergent plus de grands et hauts arbres que L. ruficaudatus du site I.

4. Discussion

4-1. Structures forestières et occurrences des lémuriens

Les deux sites diffèrent sur l'abondance des arbres et la couverture de canopée. En effet, la dégradation de la forêt suite aux activités humaines s'est caractérisée par la perte d'arbres et de couverture de canopée [12, 25]. Ces modifications de la structure forestière affectent le choix des microhabitats chez les primates arboricoles et modifient certainement leurs occurrences (Colobus angolensis palliatus [25] ; Saguinus bicolor, [26]). Nous ne trouvons pas de différence interspécifique significative entre les indices de rencontre avec les trois espèces de lémuriens dans chaque site. Cependant, la rencontre avec *M. murinus* est plus fréquente que celle avec *L. ruficaudatus*, mais la rencontre avec *P. pallescens* est encore moins fréquente que celle avec L. ruficaudatus. Ainsi l'occurrence des espèces généralistes est la plus importante dans les forêts dégradées ou secondaires (Callicebus donacophilus, [28]; Cebus albifrons, [27]). En contraste, la spécialisation à des ressources particulières réduit la capacité des primates de coloniser les différents microhabitats et réduit leur occurrence dans les zones dégradées (Daubentonia madagascariensis, [29]). La différence sur la capacité des primates à s'acclimater aux changements de leurs habitats aurait alors expliqué les variations de leur distribution dans les zones dégradées [30]. Alors, les primates qui ont un régime alimentaire flexible auraient colonisé tous les habitats disponibles et auraient utilisé fréquemment de milieu perturbé (Eulemur flavifrons, [3] ; Propithecus diadema, [11]). À l'exception de L. ruficaudatus, les différences intraspécifiques d'indice de rencontre avec les lémuriens entre les deux sites ne sont pas significatives. Toutefois, l'occurrence des lémuriens semble plus élevée dans la forêt secondaire que dans la forêt primaire. Les différences structurales de deux zones forestières pourraient être à l'origine de la différence de rencontre avec les lémuriens. En effet, la dense végétation et la canopée plus ou moins fermée dans le site I, forêt primaire, pourraient réduire la détectabilité des primates et leur occurrence [26, 28]. Comme exemple, la détectabilité de *Callithrix* melanura décroit avec la densité de végétation de sous-bois et la maturité forestière [28]. Il est important de noter que notre étude est limitée par l'estimation de la densité de chaque espèce étudiée. En effet, nous avons effectué l'inventaire sur des routes non linéaires dans la forêt secondaire d'Antsiridrano, alors nous ne pouvons pas collecter des données nécessaires (exemple, distance perpendiculaire) pour déterminer la densité de chaque espèce de lémurien. Toutefois, l'indice de rencontre ou l'occurrence ne peut pas refléter l'abondance réelle des primates [1]. Différemment à nos observations, Ganzhorn et Schmid [31] ont montré que l'abondance de *M. murinus* dans la forêt secondaire a été moindre comparée à celle observée dans la forêt primaire.

4-2. Microhabitats utilisés et non utilisés par les lémuriens

Les trois espèces de lémuriens nocturnes ont utilisé tous les microhabitats disponibles dans la forêt primaire. Par contre, elles sélectionnent des microhabitats bien spécifiques dans la forêt secondaire et perturbée. La perte de grands arbres et la chute de la couverture de canopée ont augmenté la pression de l'environnement externe sur les lémuriens dans la forêt secondaire. Par conséquent, dans la forêt secondaire, les lémuriens ont sélectionné des microhabitats qui offrent une meilleure survie contre l'augmentation de risque de

prédation [32], la rareté de ressource alimentaire [8] et l'insuffisance des arbres de repos [3, 33]. La plupart des lémuriens nocturnes sont des proies des plusieurs prédateurs et ils utilisent des trous d'arbres comme sites de repos ou d'hibernation [34]. Par conséquent, la disponibilité de grands arbres et l'ouverture canopée influencent leur choix pour leurs microhabitats [16, 33]. Comme exemple, *Cheirogaleus major* utilise de préférence de microhabitat qui héberge plus de grands arbres pour s'assurer leur hibernation [12, 35] alors que *Microcebus griseorufus* sélectionne des microhabitats qui ont une dense végétation et ayant une meilleure connectivité pour minimiser les risques de prédation ou pour s'assurer la torpeur [34].

4-3. Différences des microhabitats utilisés par les trois espèces de lémuriens

Les trois espèces de lémuriens ont utilisé des microhabitats similaires dans la forêt primaire alors qu'elles ont sélectionné des microhabitats bien différents dans la forêt secondaire. Les deux espèces, L. ruficaudatus et P. pallescens, semblent plus exigeantes que M. murinus. En effet, L. ruficaudatus et P. pallescens ont fréquenté des microhabitats qui ont une abondance élevée de grands et hauts arbres, ou encore des microhabitats qui ont une richesse floristique importante. En outre, L. ruficaudatus utilise des microhabitats qui contiennent plus de grands arbres que *P. pallescens*. Les préférences et les exigences des lémuriens varient alors avec leur taille, leur régime alimentaire et la qualité forestière. *Lepilemur ruficaudatus* a plus de 2 fois de la taille de *P. pallescens* et plus 10 fois de la taille de *M. murinus*, alors elle a plus d'exigence pour la taille des arbres qu'elle utilise comme site de repos. Comme exemple, tous les sites de repos utilisés par Lepilemur sont de grands arbres de DBH > 10 cm [16, 33]) alors que Microcebus peut utiliser de petits arbres (DBH ≥ 7 [16]; DBH ≥ 5 cm [18]). Comme le régime alimentaire de *M. murinus* est plus large que les deux autres espèces (omnivores : [17]), alors elle est moins exigeante concernant la diversité spécifique des arbres. Cependant, P. pallescens a un régime spécialisé et se nourrit principalement des gommes ou des produits de sécrétion d'insectes [19] dont leurs disponibilités sont liées à la distribution d'espèces d'arbres et de lianes. Par conséquent, P. pallescens a sélectionné des microhabitats qui ont une richesse floristique élevée. En effet, la diversité floristique relate la disponibilité de ressources alimentaires qui constituent un facteur primordial pour la sélection des microhabitats chez les primates [5, 10]. La préférence à des microhabitats particuliers pourrait être liée à la séparation de niche pour éviter la compétition à l'accès de site de repos ou de nourriture entre les espèces de primates [9]. Comme exemple, pour les sites de repos, *Lepilemur ruficaudatus* a utilisé des trous d'arbres qui se trouve entre la strate inférieure et la canopée [16], alors que *C. major* a utilisé de trous d'arbres localisés au niveau de la canopée ou dans un arbre émergent [14]. En outre, M. murinus a cherché généralement des nourritures au niveau de la strate basse dans la forêt humide de Mandena, alors que *Cheirogaleus major* et *C. medius* ont exploré la strate supérieure [14].

4-4. Microhabitats utilisés par les mêmes espèces entre les deux sites

Lepilemur ruficaudatus dans la forêt secondaire a utilisé de microhabitats qui hébergent plus de grands et hauts arbres que celle de la forêt primaire. Dans la forêt primaire, M. murinus a sélectionné des microhabitats qui contiennent plus de petits arbres et plus d'espèces d'arbres que celle de la forêt secondaire. Mais aucune différence sur les variables qui caractérisent les microhabitats de P. pallescens entre la forêt primaire et la forêt secondaire n'a été observée. Nos résultats suggèrent que P. pallescens est une espèce exigeante et conservative. Elle requiert ainsi des microhabitats bien spécifiques. En contraste, L. ruficaudatus a utilisé des microhabitats légèrement variés. Quant à M. murinus, elle s'adapte à des microhabitats très diversifiés, mais elle a utilisé de préférence des microhabitats qui hébergent plus de petits arbres. De ce fait, les choix des microhabitats sont liés à la tolérance des espèces au changement de la qualité forestière et à la flexibilité écologique qu'elles possèdent [25, 27]. Les espèces qui ont un régime spécialisé ont sélectionné leurs microhabitats en fonction de la disponibilité de ressource très spécifique. Ainsi, Daubentonia

madagascariensis a sélectionné des microhabitats qui hébergent de bois morts et d'arbres de Canarium sp [29]. Par contre, les espèces généralistes (omnivores) utilisent tous les microhabitats disponibles, mais elles préfèrent des microhabitats qui offrent une meilleure survie quand ces derniers sont présents. Comme exemple, S. bicolor est une espèce généraliste, mais elle a sélectionné des microhabitats riches en amas de végétation qui correspond à de confortables sites de repos [26].

5. Conclusion

En conclusion, la qualité forestière influence les choix des microhabitats chez les lémuriens. Les trois espèces de lémuriens ont utilisé des microhabitats vraiment différents seulement au niveau de la forêt secondaire. Mais la gamme de microhabitats utilisés par chaque espèce aurait varié avec le degré de leur flexibilité écologique c'est-à-dire en relation avec leur régime alimentaire et leur taille. Comparés à *L. ruficaudatus* et à *P. pallescens, M. murinus* s'adapte mieux à la dégradation forestière. Mais en générale, les lémuriens nocturnes sélectionnent de préférence des microhabitats qui hébergent les ressources nécessaires à leurs survies dans la forêt dégradée.

Remerciements

Nous tenons à remercier tout particulièrement l'équipe de la Station ANKOATSIFAKA, pour nous avoir accueilli pendant les périodes du travail et de nous avoir aidé avec ses soutiens matériels et logistiques.

Pour le financement, nous remercions « Margot Marsh Biodiversity Fund ». Nos vifs remerciements s'adressent aussi à MICET, MNP Belo Sur Mer et DREEF Morondava de nous avoir facilité la réalisation de ce projet. Un grand merci à Daniel, Vea, Dadany et Manjara qui ont fait les inventaires avec nous tout au long des études sur le terrain.

Références

- [1] A. J. MURPHY, S. KARPANTY, M. J. KELLY, Z. J. FARRIS and F. RATELOLAHY, Int. J. Primatol., 37 (2016) 371 389
- [2] F. BROTCORNE, C. MASLAROV, I. N. WANDIA, A. FUENTES, R. C. BEUDELS-JAMAR and M. C. HUYNEN, Am. J. Primatol., 76 (12) (2014) 1140 1150
- [3] N. SCHWITZER, G. H. RANDRIATAHINA, W. KAUMANNS, D. HOFFMEISTER and C. SCHWITZER, Primate Conserv., 22 (2007) 79 87
- [4] V. ARROYO-RODRÍGUEZ and P. A. D. DIAS, Am. J. Primatol., 72 (2010) 1 16
- [5] G. HANYA, and C. A. CHAPMAN, Ecol. Res., 28 (2013) 183 190
- [6] P. R. STEVENSON, Biol. J. Linn. Soc. Lond., 72 (2001) 161 178
- [7] J. U. GANZHORN, Anim. Conserv., 6 (2003) 147 157
- [8] C. A. CHAPMAN, T. T. STRUHSAKER, J. P. SKORUPA, T. V. SNAITH and J. M. ROTHMAN, Ecol. Appl., 20 (2010) 179 191
- [9] R. R. D. CHAGAS and S. F. FERRARI, Zoologia, 27 (2010) 853 860
- [10] V. ARROYO-RODRÍGUEZ, E. C. MORAL, S. MANDUJANO, C. A. CHAPMAN, R. REYNA-HURTADO and L. FAHRIG "Primates in Fragments: Complexity, and Resilience, Developments in Primatology: Progress and Prospects", Ed. Springer, New York, (2013)
- [11] M. T. IRWIN, Biotropica, 40 (2008) 231 240

- [12] S. M. LEHMAN, A. RAJAONSON and S. DAY, Am. J. Phys. Anthropol., 129 (2006) 232 241
- [13] R. J. BURKE and S. M. LEHMAN, Folia Primatol., 85 (2014) 277 291
- [14] P. LAHANN, Int. J. Primatol., 29 (2008) 117 134
- [15] R. HILGARTNER, C. FICHTEL, P. M. KAPPELER and D. ZINNER, Ethology, 118 (2012) 466 479
- [16] J. E. RAKOTOMALALA, C. P. AMANDA, F. RAKOTONDRAPARANY and J. R. LEWIS, Folia Primatol., 88 (2017) 28 41
- [17] S. THORÉN, F. QUIETZSCH, D. SCHWOCHOW, L. SEHEN, C. MEUSEL, K. MEARES and U. RADESPIEL, Int. J. Primatol., 32 (2011) 566 586
- [18] H. LUTERMANN, L. VERBURGT and A. RENDIGS, Anim. Behav., 79 (2010) 1211 1219
- [19] O. SCHÜLKE, Behav. Ecol. Sociobiol., 55 (2003) 11 21
- [20] P. CHARLES-DOMINIQUE and J. J. PETTER, "Nocturnal Malagasy Primates: Ecology, Physiology, and Behavior", Ed. New York: Academic Press, (1980)
- [21] R. J. LEWIS and A. C. AXEL, "Primate research and conservation in the Anthropocene", Ed. Cambridge: Cambridge University Press, (2019)
- [22] F. T. RASAMBAINARIVO, R. E. JUNGE and R. J. LEWIS, J. Zoo Wildl. Med., 45 (2014) 247 255
- [23] R. NASI and N. VAN VLIET, Unasylva 238., 62 (2) (2011) 49 55
- [24] D. SCHWAB and J. U. GANZHORN, Int. J. Primatol., 25 (2004) 307 330
- [25] J. ANDERSON, G. COWLISHAW and J. M. ROWCLIFFE, Int. J. Primatol., 28 (2007) 637 655
- [26] M. D. VIDAL and R. CINTRA, Acta Amazon., 36 (2006) 237 248
- [27] C. MARSH, A. LINK, G. KING-BAILEY and G. DONATI, Folia Primatol., 87 (2016) 17 30
- [28] L. W. PYRITZ, A. B. S. BÜNTGE, S. K. HERZOG and M. KESSLER, Int. J. Primatol., 31 (2010) 796 812
- [29] K. E. T. THOMPSON, J. E. E. LOUIS, R. J. BANKOFF and G. H. PERRY, Int. J. Primatol., 37 (2016) 281 295
- [30] L. SCHÄFFLER and P. KAPPELER, Int. J. Primatol., 35 (2014) 557 572
- [31] J. U. GANZHORN and J. SCHMID, Int. J. Primatol., 19, (1998) 785 796
- [32] F. MICHALSKI and C. A. PERES, Biol. Conserv., 124, (2005) 383 396
- [33] M. SEILER, M. HOLDERIED and C. SCHWITZER, Int. J. Primatol., 34 (2013) 260 280
- [34] C. J. KARANEWSKY and P. C. WRIGHT, J. Mammal., 96 (2015) 1344 1351
- [35] Z. J. FARRIS, S. M. KARPANTY, F. RATELOLAHY and M. J. KELLY, Int. J. Primatol., 35 (2014) 859 880