

Influence des caractéristiques forestières et des perturbations anthropogéniques sur la distribution des lémuriens de la Forêt Classée d'Ankadivory (Tsinjoarivo-Ambatolampy)

Jean E. Rakotomalala¹, Sarah Proctor², Daniel Rakotondravony¹, Félix Rakotondraparany¹, Jean-Luc Raharison³ & Mitchell T. Irwin⁴

¹Mention Zoologie et Biodiversité Animale, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo 101, Madagascar
E-mail : j.e.rakotomalala@gmail.com, rakotondravony.daniel@gmail.com, felitenreco@gmail.com

²Moors for the Future Partnership, The Moorland Centre, Fieldhead, Edale, Hope Valley S33 7ZA, United Kingdom

E-mail : sarah_proctor@live.co.uk

³ONG Sadabe, Lot AB 64 bis Ankadindravola, Ivato Firaisana, Antananarivo 105, Madagascar
E-mail : jeanluc@sadabe.org

⁴Department of Anthropology, Northern Illinois University, DeKalb, IL 60115, USA
E-mail : mirwin@niu.edu

Résumé

Il est important de connaître l'interaction entre l'espèce et son environnement, de déterminer la capacité de chaque espèce, de faire face au changement de son habitat naturel. Notre étude, dans la forêt pluviale d'Ankadivory, s'est déroulée du 22 juillet au 26 septembre 2010. Elle a comme objectif d'élucider l'influence de la structure forestière et des activités humaines sur les différentes espèces de lémuriens. La méthode de transect linéaire a permis d'obtenir la densité relative de quelques espèces et la richesse spécifique du site. De plus, des données botaniques sur la dendrométrie (DBH, couronnes et hauteur des arbres, etc.) ont été collectées pour caractériser la structure actuelle de la forêt et pour savoir la relation entre cette dernière et les densités de lémuriens. Les résultats indiquent que l'extraction des arbres n'est associée ni à la variation de la structure forestière ni à la distribution et à l'abondance de lémuriens. Par contre, la biomasse totale des lémuriens est corrélée positivement à l'aire de base et la richesse floristique. La densité de *Propithecus diadema* et *Lepilemur mustelinus* sont associées positivement avec l'aire de base. De plus, la richesse spécifique des arbres a une influence

positive sur la distribution de la densité de *Hapalemur griseus*, *L. mustelinus* et *Eulemur fulvus* et la composition spécifique de communauté lémurienne. Pour éviter l'extinction éventuelle des espèces de lémuriens d'Ankadivory, un plan de conservation de leur habitat naturel, ainsi que des programmes de sensibilisation et d'éducation environnementale des riverains s'avèrent nécessaires.

Mots clés : pressions anthropiques, distribution de ressources, hétérogénéité de l'habitat, dégradation de l'habitat, lémuriens

Extended abstract

It is important to know the interaction between species and their environment, to understand their capacity to overcome natural habitat change. Our survey, in the rainforest of Ankadivory, took place from 22 July to 26 September 2010. This survey aims to clarify the effects of human activities on lemur species. Line-transect methods were used to estimate lemur density and specific richness for all transects. We collected botanical data (tree characteristics: DBH, crowns and heights of trees) to characterize forest structure, and quantified anthropogenic pressures by counting various forms of forest product extraction (cutting bamboos, cutting trees, and stripped bark) and disturbance for all transects. We used Pearson correlations to quantify associations between (1) human activity and lemur density, (2) human activity and tree characteristics, and (3) forest biomass and lemur biomass. We used Kruskal-Wallis tests to determine if differences between habitat parameters were significant. Eight lemur species were recorded during census transects, four diurnal and cathemeral (*Eulemur rubriventer*, *E. fulvus*, *Hapalemur griseus*, and *Propithecus diadema*) and four nocturnal (*Avahi laniger*, *Cheirogaleus* sp., *Lepilemur mustelinus*, and *Microcebus lehilahytsara*), but we observed feeding traces for two cryptic lemur species (*Daubentonia madagascariensis* and *Prolemur simus*). In all, 10 lemurs were found in the Ankadivory Forest. Our results indicated that lemur total biomass was linked to basal area and

number of trees species. *Lepilemur mustelinus* and *P. diadema* abundance were associated positively with basal area. Tree diversity positively affected *H. griseus* and *L. mustelinus* distribution, and overall lemur richness was associated with tree diversity. In contrast, forest extraction was not correlated with forest characteristics, or with lemur density. In fact, lemur distribution in Ankadivory Forest was probably not a reflection only of human pressures, but it was effectively associated with other factors (behavior, diets, ecological requirements, group size...). In order to avoid local extinction of lemur species in Ankadivory, this forest requires a conservation plan, which should include environmental education to the local people in order to promote maintenance and protection of the remaining habitat.

Key words: anthropogenical pressure, ressource distribution, habitat heterogeneity, habitat degradation, lemurs

Introduction

Madagascar est connue pour sa biodiversité unique et plus particulièrement pour les lémuriens. Actuellement, avec les espèces nouvellement décrites en 2016 (Hotaling *et al.*, 2016), 110 espèces et sous-espèces de lémuriens sont présentes à Madagascar. Elles sont toutes endémiques de l'île (Mittermeier *et al.*, 2014), et comme elles dépendent des forêts, elles sont particulièrement menacées par la déforestation et la dégradation de leur habitat (Harper *et al.*, 2007 ; Irwin *et al.*, 2010 ; Herrera *et al.*, 2011). L'agriculture et les pratiques annexes, comme la culture sur brûlis, appelée communément le *tavy*, le feu et la coupe sélective des bois ont un effet troublant sur leur habitat, en altérant des milieux qui leur sont indispensables (80 à 90 % de leur habitat). Le reste de l'habitat est hautement fragmenté, favorisant des effets de bordure extrêmes (Ries *et al.*, 2004). La fragmentation de l'habitat a un impact considérable sur les populations de lémuriens en affectant la disponibilité de leurs ressources (Ganzhorn *et al.*, 2003). Le changement d'habitat affecte la présence, l'abondance, la distribution et la phénologie des arbres (Arrigo-Nelson, 2006 ; Arroyo-Rodriguez & Mandulano, 2006 ; Irwin, 2006). De plus, la chasse et l'exploitation forestière ont un effet direct en réduisant la taille de population des lémuriens, ainsi que leur viabilité (Borgerson *et al.*, 2016). Compte tenu des niveaux de déforestation sur l'île, les diverses formes de pression anthropique

et du fait que la plupart des espèces sont affectées par la fragmentation de l'habitat, l'avenir de ces mammifères est incertain (Schwitzer *et al.*, 2014).

Il est reconnu que les caractéristiques de l'habitat influencent la distribution des primates (Lehman *et al.*, 2006a, 2006b, 2006c ; Devos *et al.*, 2008 ; Pyritz *et al.*, 2010). La biomasse de primates est associée positivement avec l'aire de base et la biomasse de ressource alimentaire (Sorensen & Fedigan, 2000 ; Vidal & Cintra, 2006). La densité des gibbons d'Indonésie (*Hylobates albibarbis*) est corrélée avec la qualité de l'habitat dont cette dernière influence leur paramètre démographique (taille de groupe, survie, recrutement...) et leur succès de reproduction (Marshall, 2010). Pourtant, la structure forestière qui offre un meilleur environnement pour la recherche de nourriture, la locomotion et la protection contre les prédateurs conduit à une différence d'utilisation de l'habitat par les mammifères et influence leur distribution (Ganzhorn & Schmid, 1998 ; Adler, 2000 ; Wells *et al.*, 2004 ; Lehman, 2007 ; Potts *et al.*, 2011 ; Thorén *et al.*, 2011). Pourtant, la capacité d'adaptation vis-à-vis de l'hétérogénéité des habitats et des fluctuations de ressources alimentaires joue aussi un rôle important sur la distribution et l'abondance des animaux (exemples : *Microcebus* spp., Rakotondravony & Radspiel, 2009 ; Rakotondranary & Ganzhorn, 2011 ; Rakotondranary *et al.*, 2011 ; Thorén *et al.*, 2011 ; *E. flavifrons*, Schwitzer *et al.*, 2006).

La différence interspécifique de l'utilisation de l'habitat conduit aussi à une variation de la distribution et de la densité estimée de lémuriens en cas de sympatrie, mais elle est liée à la séparation de niche pour éviter une directe compétition (Dammhahn & Kappeler, 2008, 2010). Outre, les facteurs externes (la pression de prédateur, la variation de la température environnante, le vent, etc.) jouent aussi un rôle sur le choix de l'habitat. Comme exemple, la distribution de *Cheirogaleus* spp. est influencée par la distribution des grands arbres (Lehman *et al.*, 2006b ; Dausmann, 2013) qui conditionne la pratique de torpeur spontanée (température ambiante basse) ou l'hibernation (pendant la rareté de ressource alimentaire). Les grands arbres qui offrent à la fois une meilleure protection contre la force du vent et les prédateurs sont utilisés par *E. flavifrons* au cours de la période sèche (Schwitzer *et al.*, 2006).

La forêt d'Ankadivory (dans la Forêt Classée de Tsinjoarivo) se trouve dans la partie Est de

la Commune Rurale de Tsinjoarivo, District d'Ambatolampy, Région de Vakinankaratra, environ 80 km au Sud-est d'Antananarivo. Elle est caractérisée par une riche diversité lémurienne car elle en abrite 11 espèces (Irwin, 2006). Cependant, cette forêt est menacée par diverses contraintes d'origines anthropiques (Goodman & Schütz, 1999 ; Goodman *et al.*, 2000 ; Irwin, 2006). Le présent travail a surtout pour objectif d'améliorer la connaissance sur les lémuriens dans la Forêt Classée de Tsinjoarivo et de déterminer l'influence des coupes sélectives et des structures de l'habitat naturel sur la distribution d'abondance de leurs populations. Ainsi, des investigations sur la structure forestière (caractéristiques d'arbres, richesse spécifique, nombre d'arbres coupés...) ont été réalisées afin d'estimer les effets de caractéristiques de l'habitat sur chaque population de lémurien.

Matériels et Méthodes

Site d'étude

La forêt de Tsinjoarivo (19°42'S, 47°48'E) fait partie du Domaine central du Haut Plateau, situé entre 900 et 1700 m d'altitude. Elle s'étend dans la partie Est de la région de Vakinankaratra et se situe dans

une zone biogéographique transitionnelle, même si elle fait partie du corridor Est. La forêt de Tsinjoarivo est un bloc relativement petit (inférieur à 2000 km²) situé entre deux grands fleuves (Onive et Mangoro) qui constituent des barrières biogéographiques pour plusieurs espèces, y compris quelques espèces de lémuriens (Goodman *et al.*, 2000). La forêt tropicale humide et continue d'Ankadivory (Figures 1 et 2) reçoit 2632 mm de pluies par an. Le climat est caractérisé par deux saisons distinctes : une chaude et humide (octobre à avril) et une froide et sèche (mai à septembre) au cours de laquelle les précipitations se présentent sous forme de crachins hivernaux. Le mois de janvier est le plus arrosé alors qu'octobre semble être le plus sec. La température moyenne annuelle est de 15,2° C, la moyenne annuelle des maxima est de 19,0° C et celle des minima de 12,3° C. La période la plus chaude se situe entre novembre et février. Ces informations quantitatives sont collectées dans la Station Tsinjoarivo-Vatateza, située à 4 km à l'est d'Ankadivory (Irwin, données non publiées).

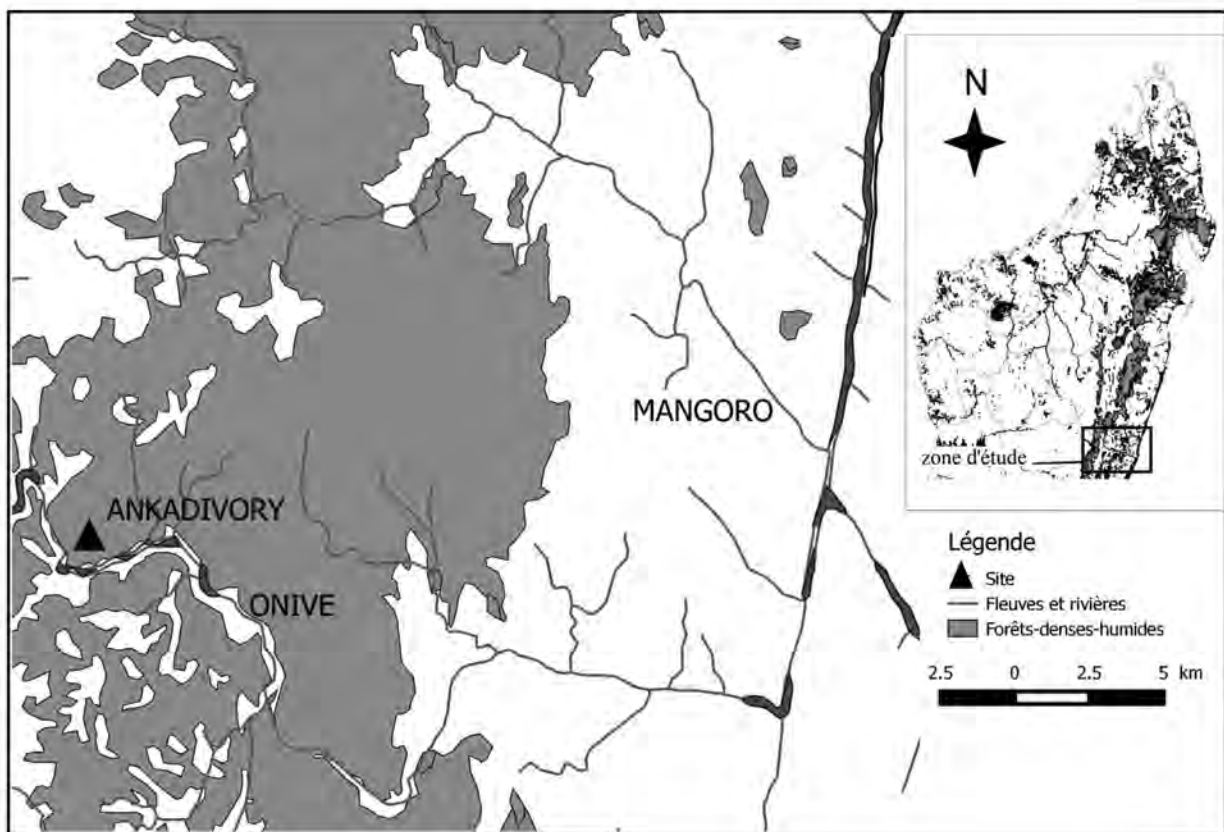


Figure 1. Localisation de la forêt pluviale d'Ankadivory (Tsinjoarivo-Ambatolampy, Madagascar).

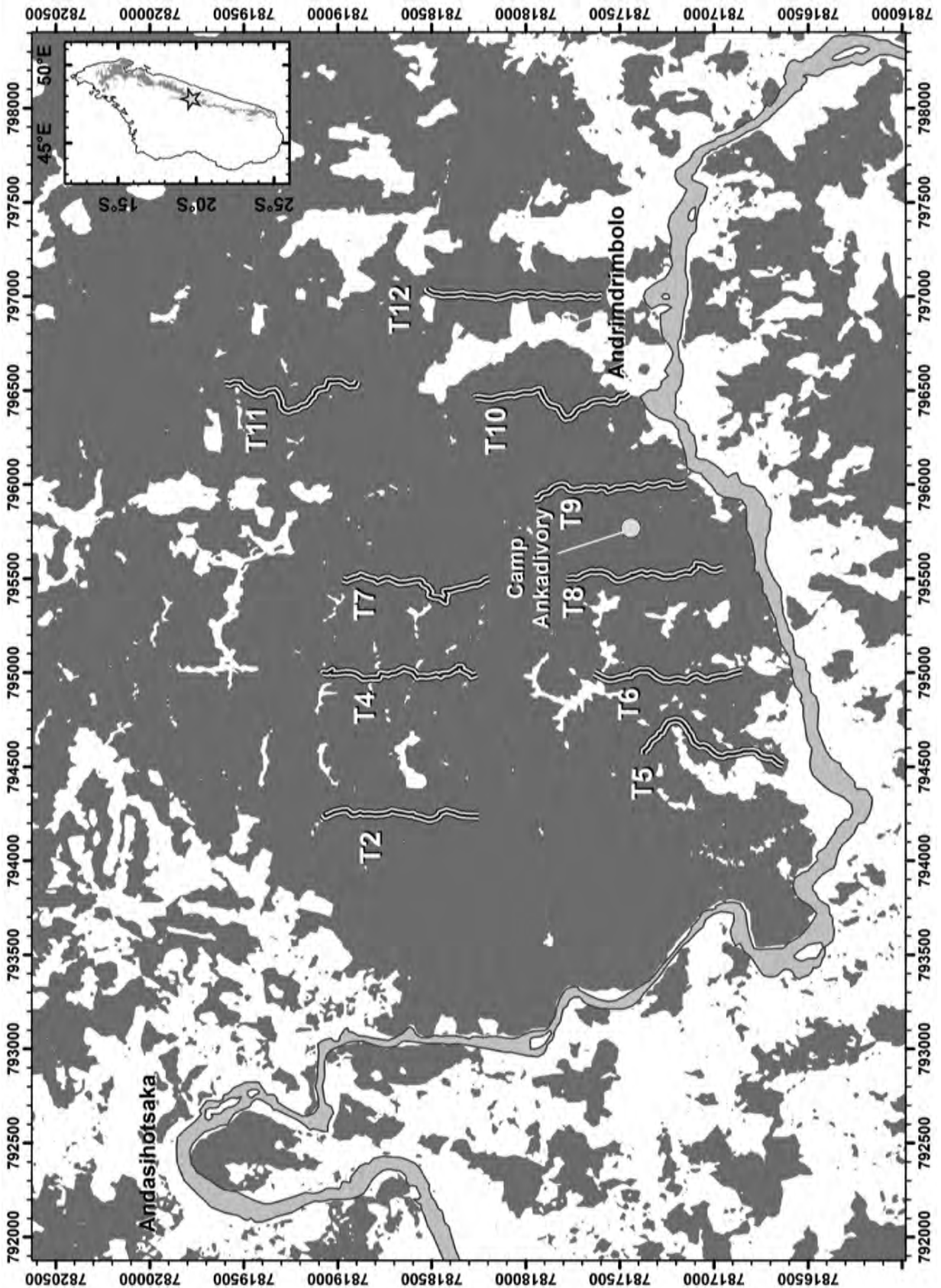


Figure 2. Localisation des lignes de transects dans la forêt pluviale et continue d'Ankadivory-Tsinjoarivo.

Inventaire des lémuriens

L'étude sur terrain a utilisé la méthode d'inventaire standard de transect linéaire (Plumptre *et al.*, 2013). Dix lignes de transects de 1 km ont été établies. Elles sont représentatives de l'ensemble de l'écosystème. Elles sont marquées tous les 25 m à l'aide de rubans en plastique (flag) colorés. Chaque transect a été prudemment fait de manière à ne pas abîmer l'écosystème. Les observations effectuées par jour se répartissent comme suit : matin : 8h00 à 10h00 ; midi : 11h30 à 13h30 ; nuit : 18h00 à 20h00. En somme, le travail a duré 58 jours (22 juillet 2010 – 26 septembre 2010). Le recensement se fait soit par des observations directes, soit par le biais des signes de présence (fèces, trace d'activité alimentaire et cris). A chaque rencontre avec un animal ou groupe d'animaux, les paramètres suivants sont notés : l'espèce, l'heure de rencontre, les coordonnées de l'endroit (piste, distance en mètre), les nombres d'individus rencontrés ainsi que leur âge respectif (adulte, subadulte et juvénile) et leur sexe si possible, la distance perpendiculaire (entre la ligne d'inventaire et le centre du groupe), la distance d'observation (entre l'observateur et le centre du groupe).

Structure de l'habitat

Pour quantifier la structure de l'habitat, deux méthodes ont été adoptées. La première se focalise sur les collectes des données botaniques à savoir la structure de la canopée et la composition spécifique des arbres. Trente-quatre lignes de transects botaniques ont été installées. Pour chaque transect d'inventaire des lémuriens, l'équipe botanique de l'Association MAINTSOANALA (SADABE) a installé trois ou quatre lignes de transect (perpendiculaires à ceux du recensement) de 100 m de longueur et 10 m de largeur, distantes de 300 m l'une de l'autre. Sur chaque ligne de transect, l'équipe a recensé tout arbre plus de 5 cm de DBH. Pour chaque arbre, sa position sur le long de la ligne de transect et à gauche ou à droite de cette ligne, le nom de l'espèce (nom vernaculaire), le DBH, la hauteur, la dimension de la couronne (hauteur, diamètre horizontal maximal et diamètre perpendiculaire) et la présence des certaines plantes hémiparasitiques et épiphytiques ont été notés. La deuxième méthode consiste à quantifier les différents paramètres indiquant l'existence des pressions d'origine anthropique (nombre de bois coupés, pièges fonctionnels, nombre de cultures sur brûlis, etc.). Ces données ont été assemblées lors des traçages de lignes de transect (sur une surface de 1000 m x 20 m).

Calcul de densité

Les densités relatives de différentes populations de lémuriens recensés lors des observations sont estimées à l'aide de la formule de Whitesides *et al.* (1988) ci-après :

$$D = \frac{\sum n}{S} = \frac{N}{2W.L}$$

D : densité estimée ; $\sum n$: somme des effectifs d'animaux rencontrés (N) ; S : surface estimée ; W : moyenne de distance perpendiculaire ; L : longueur de la ligne d'inventaire (cumulé).

Analyse statistique

Deux types de test statistique ont été utilisés pour analyser les données : la corrélation de Pearson pour déterminer la relation entre les caractéristiques d'arbres et les densités de lémuriens. Le test de Kruskal Wallis a été adopté pour déterminer si les distributions de paramètres qui caractérisent l'habitat sont différentes.

Résultats

Habitat

Un total de 5171 pieds d'arbres (incluant 169 espèces) est recensé sur les 34 transects botaniques. Le Tableau 1 récapitule les informations sur la structure de la forêt étudiée (caractéristique des arbres ou dendrométries). Les différents paramètres qui caractérisent l'habitat ne présentent pas des variations significatives (test de Kruskal Wallis ; $P > 0,1$), toutefois, la densité des arbres de DBH supérieur ou égal à cinq varie d'un transect à l'autre (Tableau 1). Pour les transects 4, 6, 7 et 11, les petits arbres (DBH = 5-9,9 cm) sont largement plus abondants que les deux autres classes (DBH = 10-19,9 et DBH \geq 20). Pour le reste des transects, les arbres à taille moyenne (DBH compris entre 10 et 19,9) sont plus importants. Les deux mesures de biomasse (aire de base par ha et volume de couronne par ha) se sont reliées (Corrélation de Pearson : $R = 0,89$, $P < 0,0001$, $N = 34$, Figure 3A). Les arbres de DBH supérieurs à 20 cm paraissent les plus importants pour déterminer la biomasse (Tableau 2, Figure 3B). Toutes les classes d'arbre ont un effet significatif sur la richesse spécifique (Figure 3C), mais l'effet est plus fort pour les grands arbres. La variation et la fréquence de différentes pressions anthropiques sur la forêt d'Ankadivory sont récapitulées dans le Tableau 3. Les pressions anthropiques plus communes dans la forêt

Tableau 1. Récapitulation des données botaniques et comparaisons entre les 10 transects (T = transect) à Ankadivory.

Transect (# plots)	Arbres/ha (DBH ≥ 5)	Arbres/ha (DBH = 5-9,9 cm)	Arbres/ha (DBH = 10-19,9 cm)	Arbres/ha (DBH ≥ 20 cm)	Richesse spécifique	B.A. en m ² /ha	C.VOL en m ³ / ha
T2 (3)	1380	563,3	576,7	240,0	69	32,97	26 381
T4 (3)	1390	616,7	583,3	190,0	66	24,73	18 293
T5 (3)	1657	663,3	770,0	223,3	78	28,09	14 015
T6 (3)	1670	836,7	620,0	213,3	81	27,81	18 056
T7 (4)	1608	757,5	615,0	235,0	81	30,17	24 158
T8 (4)	2133	892,5	907,5	332,5	102	40,91	35 076
T9 (4)	1388	490,0	550,0	347,5	97	42,14	28 991
T10 (4)	1195	417,5	442,5	335,0	89	42,95	30 862
T11 (3)	1583	743,3	543,3	296,7	74	34,24	24 996
T12 (3)	1127	343,3	513,3	270,0	76	38,99	36 398
Echantillon total	1521	563,3	576,7	240,0	169	34,85	26 199
Moyenne ± SD par transect	1512,9 ± 287,1	632,4 ± 180,5	612,2 ± 133,9	268,3 ± 56,5	81,5 ± 11,7	34,30 ± 6,61	25 723 ± 7401

B.A : aire de base ($\pi \cdot (\text{DBH}/2)^2$) ; C.VOL : volume de couronne (m³)

Tableau 2. Corrélations de Pearson entre les mesures de la communauté botanique (aire de base [B.A] et volume de couronne [C.VOL] par ha) et l'abondance des arbres de certaines tailles pour 34 plots botaniques à Ankadivory.

	B.A en m ² /ha	C.VOL en m ³ /ha	Richesses spécifiques (arbres)
Arbres/ha (DBH ≥ 5)	R = 0,18, P = 0,3	R = 0,28, P = 0,11	R = 0,60, P = 0,0002
Arbres/ha (DBH 5-9,9 cm)	R = -0,11, P = 0,5	R = 0,03, P = 0,9	R = 0,36, P = 0,037
Arbres/ha (DBH 10-19,9 cm)	R = 0,19, P = 0,3	R = 0,26, P = 0,13	R = 0,55, P = 0,0007
Arbres/ha (DBH ≥ 20 cm)	R = 0,85, P < 0,0001	R = 0,70, P < 0,0001	R = 0,59, P = 0,0002
Niveau d'extraction ¹	R = 0,29, P = 0,4	R = 0,42, P = 0,23	R = -0,13, P = 0,7

¹Somme de coupe de bois, coupe de bambou et prélèvement d'écorces.

Tableau 3. Fréquence et variation des perturbations anthropogéniques entre les 10 transects à Ankadivory.

Type de perturbation	Transect										Fréquence (nombre/ha ; moyenne et écart type)
	2	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Coupe sélective (arbres)	6	0	10,5	4	6	3	18,5	28,5	20	47	14,35 ± 14,57
Coupe de bambous (Volotsangana)	0,5	0	0	2	33,5	0,5	1	4,5	0	53,5	9,55 ± 18,55
Prélèvement d'écorce	13,5	0	24	5,5	0	0	1	3	0	0,5	4,75 ± 7,98
Piège	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0,40 ± 0,70
Fosse pour chercher l'igname	0	0	0	0,5	0	1,5	0	0	0	0	0,20 ± 0,48
Fosse pour chercher l'or	0	0	0	0	0,5	0	0	0	0	0	0,05 ± 0,16
Piste routière	2,5	0	2,5	1,5	0,5	2	2	1	1	1,5	1,45 ± 0,83
Tavy	1	0	0,5	0	0,5	0	0	0	0,5	0	0,25 ± 0,35

d'Ankadivory sont la coupe sélective (moyenne des nombres d'arbres coupés (14,35 ± 14,57/ha), l'extraction des bambous (9,55 ± 18,55/ha), le prélèvement des écorces (4,75 ± 7,98/ha) et les pistes routières (1,45 ± 0,83/ha).

Recensement

La Figure 4 donne le nombre d'espèces diurnes et nocturnes (en fonction de l'effort d'observation) réellement rencontrées dans la forêt d'Ankadivory. Les courbes cumulatives pour les différentes espèces de lémuriens stipulent l'inventaire complet en donnant le nombre d'espèces rencontrées en fonction de l'effort d'observation. Le nombre cumulé

final d'espèces rencontrées varie de 1 à 7. La probabilité de rencontre avec les lémuriens semble plus basse sur le transect 7, car il a fallu faire 10 heures d'observation pour rencontrer une espèce. Par contre, cette probabilité semble plus élevée sur T9, car seulement après 6 heures d'observation, six sur les sept espèces réellement rencontrées dans cet habitat sont observées. Ainsi, 10 espèces de lémuriens sont aperçues, y compris les observations en dehors des échantillonnages (Tableau 4), dont cinq diurnes et cathémérales (*Eulemur rubriventer*, *E. fulvus*, *Haplemur griseus*, *Propithecus diadema*, *Prolemur simus*) et cinq nocturnes (*Avahi laniger*, *Cheirogaleus* sp., *Daubentonia madagascariensis*,

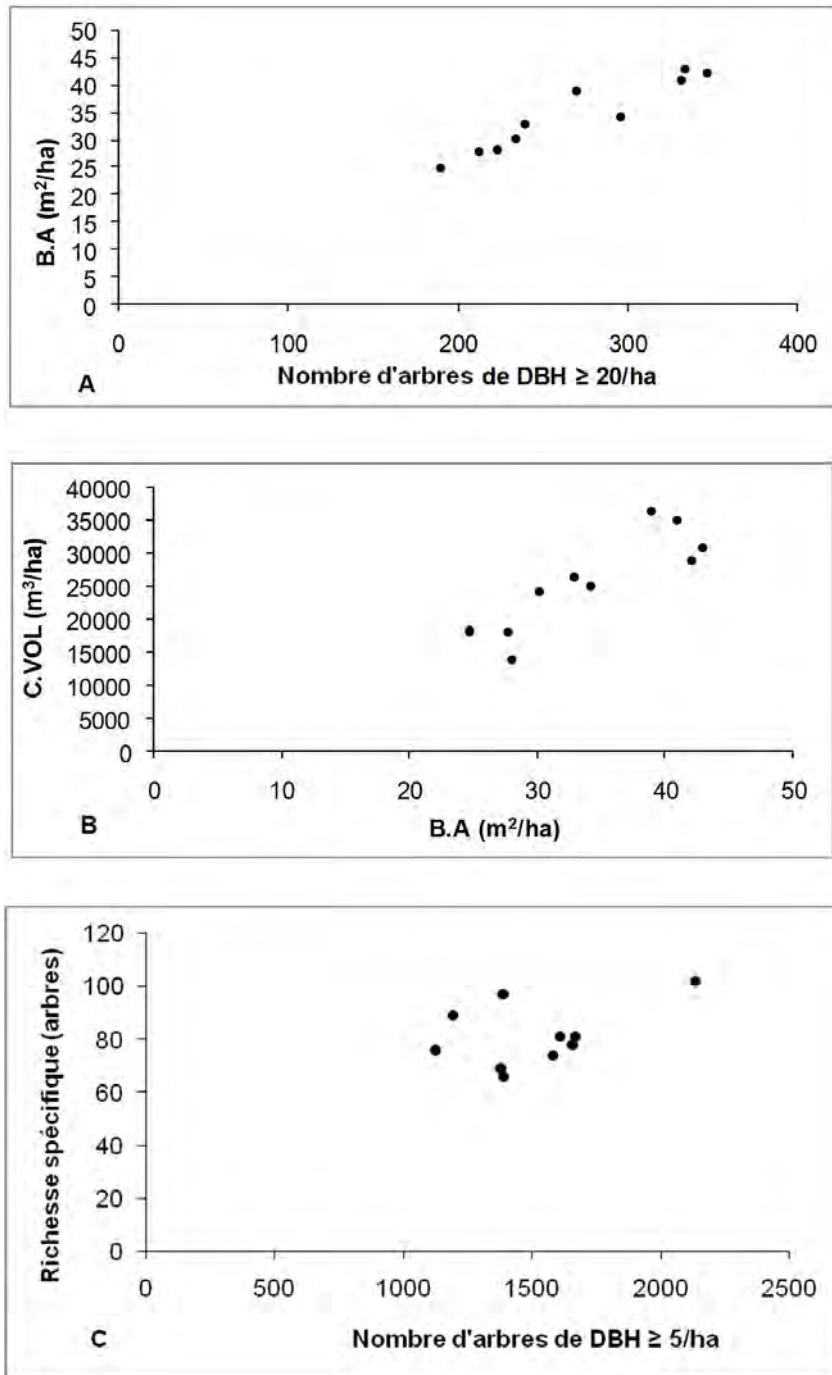


Figure 3. (A) Corrélation positive entre le volume total de houppier (C.VOL) et l'aire de base (B.A) ; (B) corrélation positive entre l'aire de base (B.A) et la densité de grands arbres de DBH supérieur à 20 cm ; (C) association positive entre le nombre d'arbres par hectare (DBH ≥ 5 cm) et la richesse floristique.

Tableau 4. Espèces recensées par transect (- : absente ; + : présente ; T : transect) à Ankadivory.

Espèces	T2	T4	T5	T6	T7	T8	T9	T10	T11	T12
<i>Eulemur fulvus</i>	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+
<i>Eulemur rubriventer</i>	-	+	-	+	+	-	+	+	+	+
<i>Hapalemur griseus</i>	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Propithecus diadema</i>	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>Prolemur simus</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Avahi laniger</i>	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cheirogaleus sp.</i>	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Daubentonia madagascariensis</i>	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-
<i>Lepilemur mustelinus</i>	+	-	+	+	+	+	+	+	-	+
<i>Microcebus lehilahytsara</i>	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-
Total	4	1	4	5	8	7	9	6	4	5

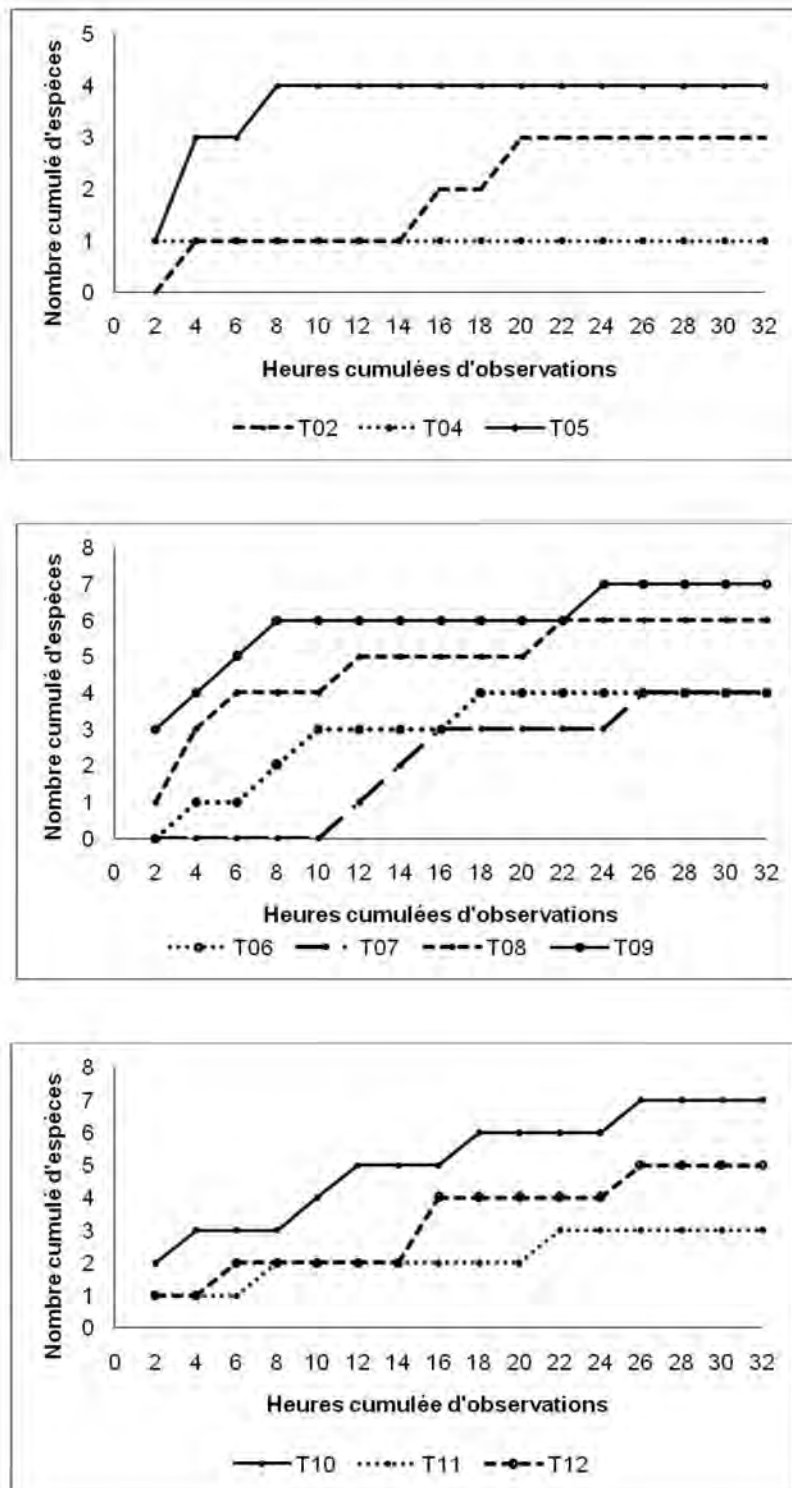


Figure 4. Courbes cumulatives d'espèces de lémuriens réellement rencontrés dans la forêt d'Ankadivory (T = transect).

Lepilemur mustelinus, *Microcebus lehilahytsara*). Le nombre d'espèces observées varie de un à neuf (Tableau 4). Parmi les espèces diurnes, *H. griseus* est la plus commune, c'est-à-dire qu'elle est présente presque sur toutes les lignes de transect, et ce sont *A. laniger* et *L. mustelinus* pour les nocturnes. Concernant *Cheirogaleus*, il y a deux espèces connues dans la région de Tsinjoarivo (*C. sibreei* et *C. crossleyi*; Groeneveld *et al.*, 2010).

Malheureusement, étant donné qu'elles sont nocturnes, il est impossible de les distinguer sans les capturer. Ainsi, pour la présente étude, tous les *Cheirogaleus* sont traités comme une seule espèce. Le Tableau 4 indique la présence ou l'absence de chaque espèce dans les différents types d'habitat (transect). La richesse spécifique est élevée au niveau de T9 et T7. Inversement, elle est basse pour T2, T4, T5 et T11.

Distribution des densités

La densité de lémuriens varie entre $4,77 \pm 2,38$ individus/km² (*Propithecus diadema*) et $37,34 \pm 6,39$ individus/km² (*Eulemur fulvus*). Concernant les espèces diurnes et cathémérales, les densités de *E. fulvus* et *Hapalemur griseus* dans la forêt d'Ankadivory sont relativement élevées par rapport à celles de *P. diadema* et de *E. rubriventer* (Tableau 5). Pour les deux espèces nocturnes, l'abondance d'*A. laniger* est légèrement inférieure à celle de *Lepilemur mustelinus*, mais elles sont abondantes.

Relations entre aire de base, volume de houppier, niveau d'extraction des arbres, densité et biomasse des lémuriens de la forêt d'Ankadivory

La biomasse totale de lémuriens d'Ankadivory et les densités de *Lepilemur mustelinus* et *Propithecus diadema*, ont corrélées positivement avec l'aire de base (Tableau 6 ; Figure 5) dont les coefficients de corrélation sont respectivement 0,75 ($P = 0,012$, $N = 10$), 0,77 ($P = 0,008$, $N = 10$) et 0,66 ($P = 0,04$, $N = 10$). La biomasse totale de lémuriens est aussi en relation avec la richesse spécifique des arbres

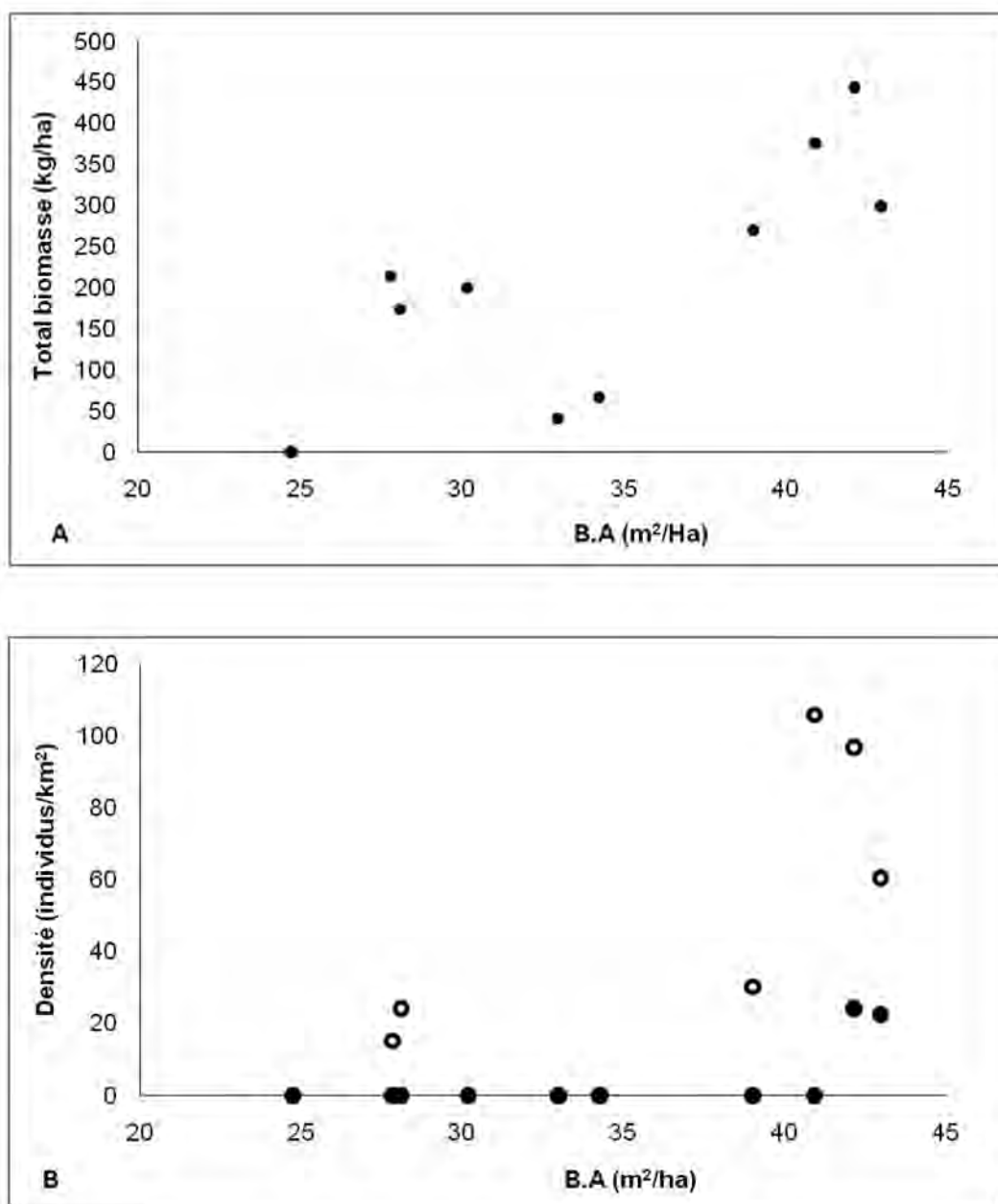


Figure 5. (A) association positive entre la biomasse totale de lémuriens et l'aire de base (B.A.) ; (B) association positive entre la densité estimée de lémuriens et l'aire de base : cercle pleine = *P. diadema*, cercle vide = *L. mustelinus*.

Tableau 5. Moyenne et variation par transect de la densité estimée (individus/km²) des lémuriens de la forêt d'Ankadivory.

	<i>Eulemur fulvus</i>	<i>Eulemur rubriventer</i>	<i>Hapalemur griseus</i>	<i>Propithecus diadema</i>	<i>Avahi laniger</i>	<i>Lepilemur mustelinus</i>
Nombre d'observations	39	9	26	6	15	24
Ankadivory Total ¹	37,34 ± 6,39	6,65 ± 2,39	31,67 ± 6,49	4,77 ± 2,38	31,98 ± 9,05	34,59 ± 12,06
2	0,00	0,00	21,77	0,00	15,99	0,00
4	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
5	45,49	28,14	0,00	0,00	0,00	24,22
6	46,55	0,00	43,54	0,00	47,97	15,13
7	7,04	5,23	23,33	0,00	127,91	0,00
8	78,86	0,00	100,15	0,00	15,99	105,94
9	50,55	8,44	60,29	24,20	51,16	96,86
10	39,90	10,45	14,00	22,47	15,99	60,54
11	0,00	9,15	10,89	0,00	31,98	0,00
12	85,43	4,88	30,48	0,00	15,99	30,27

¹Moyenne ± Ecart type (chaque recensement le long d'un transect a été considéré comme un échantillon discret ; N = 132 pour diurne et N = 42 pour nocturne).

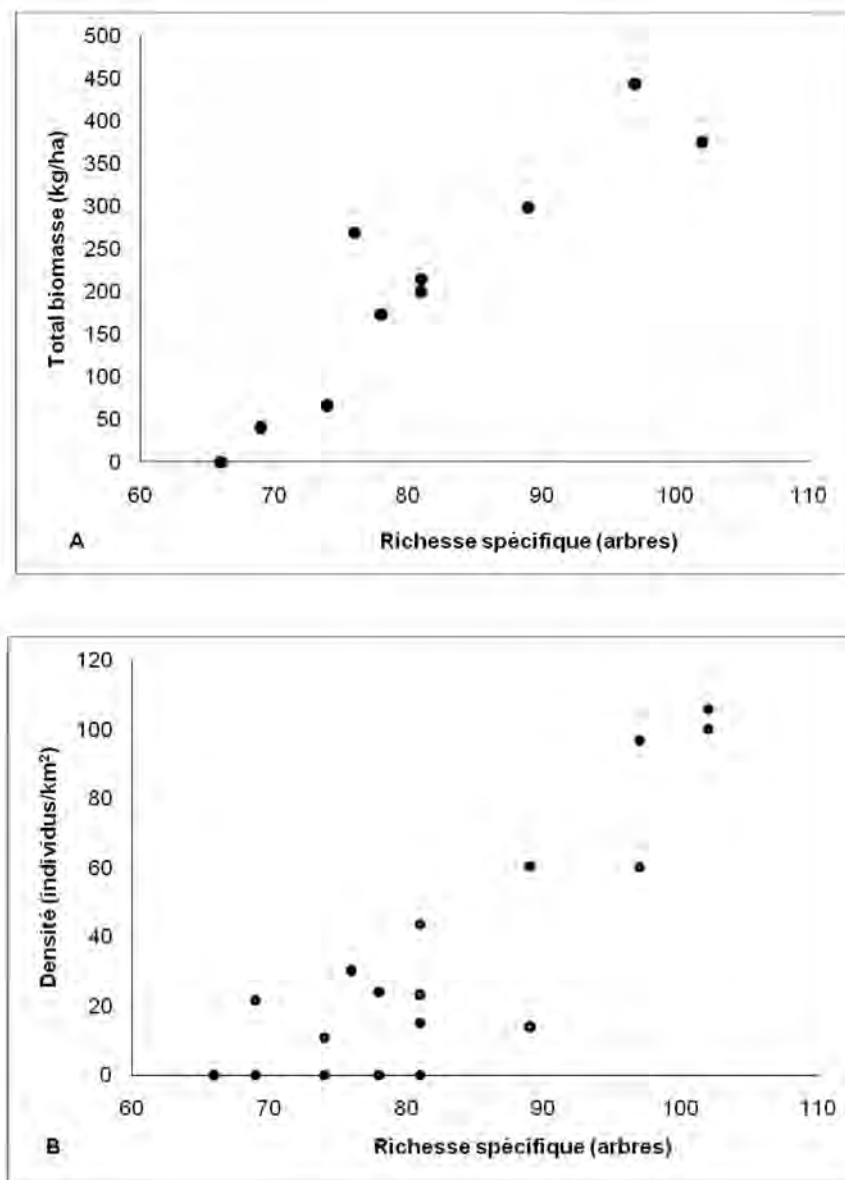


Figure 6. (A) association positive entre la biomasse totale de lémuriens et la richesse spécifique des arbres de DBH supérieur à 5 cm ; (B) corrélation positive entre la densité estimée de lémuriens et le nombre d'espèces d'arbres par hectare : cercle pleine = *L. mustelinus*, cercle vide = *H. griseus*.

Tableau 6. Corrélations de Pearson entre la densité des espèces de lémurien et les caractéristiques locales (aire de base [B.A.] et volume de couronne [C.VOL.] par ha) de chaque transect (N = 10) de la forêt d'Ankadivory.

	B.A./ha	C.VOL/ha	Richesse spécifique (arbres)	Niveau d'extraction ¹
<i>Eulemur fulvus</i>	R = 0,55, P = 0,10	R = 0,52, P = 0,12	R = 0,63, P = 0,053	R = 0,43, P = 0,2
<i>Eulemur rubriventer</i>	R = -0,03, P = 0,9	R = -0,37, P = 0,3	R = 0,03, P = 0,9	R = 0,23, P = 0,5
<i>Hapalemur griseus</i>	R = 0,54, P = 0,11	R = 0,57, P = 0,09	R = 0,81, P = 0,0048	R = -0,18, P = 0,6
<i>Propithecus diadema</i>	R = 0,66, P = 0,040	R = 0,30, P = 0,4	R = 0,54, P = 0,11	R = -0,01, P = 1,0
<i>Avahi laniger</i>	R = 0,06, P = 0,9	R = 0,00, P = 1,0	R = 0,17, P = 0,6	R = 0,06, P = 0,9
<i>Lepilemur mustelinus</i>	R = 0,77, P = 0,008	R = 0,57, P = 0,086	R = 0,93, P = 0,0001	R = -0,09, P = 0,8
Total biomasse	R = 0,75, P = 0,012	R = 0,56, P = 0,094	R = 0,92, P = 0,0001	R = 0,19, P = 0,6
Richesse spécifique (lémuriens)	R = 0,63, P = 0,051	R = 0,48, P = 0,162	R = 0,81, P = 0,005	R = 0,14, P = 0,7

¹Somme de coupe de bois, coupe de bambou et prélèvement d'écorces.

(R = 0,92, P = 0,001, N = 10, Figure 6). Outre, la densité de *L. mustelinus* est corrélée avec le nombre d'espèces d'arbre (R = 0,93, P = 0,0001, N = 10), il en est de même pour *Hapalemur griseus* (R = 0,81, P = 0,0048, N = 10), mais une faible association positive entre la densité d'*Eulemur fulvus* et la richesse spécifique est aussi trouvée (R = 0,63, P = 0,053, N = 10). La composition spécifique de communauté lémurienne est associée avec la richesse spécifique des arbres (R = 0,81, P = 0,0047, N = 10). Une faible association entre aire de base et richesse spécifique de lémuriens est aussi notée (R = 0,63, P = 0,051, N = 10). En contraste, aucune de la variation de la densité, de la composition de communauté et de la biomasse de lémuriens n'est en relation avec le volume de houppier et le niveau d'extraction d'arbres.

Discussion

La densité, la biomasse et la composition spécifique de lémuriens d'Ankadivory sont liées à la variation de la structure forestière. Les caractéristiques d'habitats, à savoir, l'aire de base et la richesse spécifique des arbres sont plus déterminantes sur la variation de la densité, la biomasse et la composition spécifique de ces lémuriens que les perturbations anthropiques. Pourtant, l'influence de la caractéristique des arbres et la structure forestière sur les primates sont différentes et varient selon les espèces (Lehman *et al.*, 2006a, 2006b, 2006c ; Pyritz *et al.*, 2010). Ainsi, l'hétérogénéité de l'habitat est l'une de l'origine de la variation de la densité chez les primates (Potts *et al.*, 2011).

Nos résultats montrent que l'aire de base, le volume de houppier et la richesse floristique sont liés à l'abondance des grands arbres. Ces paramètres relatent la disponibilité des ressources (nourritures, support de locomotion et trou ou dense végétation

pour le repos) et déterminent la distribution des lémuriens (Lehman *et al.*, 2006b ; Dammhahn & Kappeler, 2008 ; Seiler *et al.*, 2014). L'abondance des ressources est reconnue comme un facteur important pour la variation de la densité d'une population de primates (Chapman & Chapman, 1999 ; Sorensen & Fedigan, 2000 ; Mammides *et al.*, 2008). La différence de composition floristique et la structure de l'habitat conduit à une différence de composition spécifique et de distribution d'abondance de primates (Haugaasen & Peres, 2005 ; Chanu *et al.*, 2012). Selon Stevenson (2001), la composition spécifique et la biomasse des primates est associée avec la production des fruits et la richesse spécifique des arbres d'une part, l'aire de base et la densité des arbres sont corrélées avec la biomasse des primates frugivores et de petits platyrrhiniens, mais n'ont pas pour les primates folivores d'autre part. De la sorte, la taille et la biomasse des groupes de lémuriens qui peuvent s'alimenter sur un arbre augmentent avec le diamètre de la couronne de ce dernier (Ganzhorn, 1988). Une association positive entre la distribution de la densité de *H. griseus* et la richesse spécifique des arbres suggère que cette espèce n'est pas fortement spécialiste pour le régime et ne se réduit pas aux bambous (Tan, 1999). *Hapalemur* spp. utilise aussi d'autres ressources telles des feuilles et des fruits de lianes et d'arbres (Grassi, 2006 ; Eppley *et al.*, 2011) où leur disponibilité est liée à l'abondance des arbres et leur diversité.

L'influence de la structure forestière sur la distribution des mammifères est liée à leur mode de vie. Selon Vidal & Cintra (2006), *Saguinus bicolor* n'utilise pas au hasard ses habitats, mais choisit des zones en relation avec l'activité diurne comme un microenvironnement caractérisé par de canopée plus ou moins fermée et héberge plus des arbres pour la ressource alimentaire et la locomotion.

L'abondance de *Lepilemur mustelinus* et *Propithecus diadema* est aussi associée à l'aire de base et est donc liée au nombre de grands arbres. En effet, *Lepilemur* spp. exige une forêt mature qui renferme plus de grands arbres creux pour se reposer pendant la journée (Rasoloharijaona *et al.*, 2003, 2008 ; Seiler *et al.*, 2014). De plus, une forêt mature est souvent caractérisée par une biomasse élevée de ressource alimentaire (Sorensen & Fedigan, 2000) et héberge plus de grands arbres pour la locomotion (Dagosto & Yamashati, 1998). Ce type d'habitat offre ainsi une condition plus viable pour les primates arboricoles qui utilisent de grands supports pour leur locomotion (exemple : *Cebus* sp., Cunha *et al.*, 2006 ; *L. edwardsi*, Blanchard *et al.*, 2015) et qui se nourrissent en groupe (*Eulemur* spp., Schwitzer *et al.*, 2006). En contraste, une négative association entre la densité de la végétation de la canopée et la biomasse de micromammifères terrestres a été rapportée (Sollmann *et al.*, 2015), cette dernière est liée à la chute de l'abondance des arthropodes avec l'augmentation de volume de canopée. Pourtant, la distribution des petits mammifères arboricoles augmente avec la qualité de la forêt (héberge plus de grands arbres, des lianes et de denses végétations au niveau de canopée) : *Proechimys semispinosus* (Adler, 2000) ; *Chiropodomys major* (Wells *et al.*, 2004) ; *Cheirogaleus major* (Lehman *et al.*, 2006b), *Microcebus murinus* (Ganzhorn & Schmid, 1998), *M. ravelobensis* et *M. murinus* (Radespiel *et al.*, 2003).

Nos résultats suggèrent que l'exploitation forestière n'est associée ni à la densité, ni à la biomasse et ni à la richesse spécifique de lémuriens observés dans la Forêt Classée d'Ankadivory. Ce fait peut être lié à une faible intensité de coupes d'arbres. Outre, la continuité des aires forestières de la forêt d'Ankadivory (Irwin, 2006, 2008) offre une condition viable (plus ou moins stable) pour les lémuriens. En effet, le faible niveau d'exploitation forestière n'influence pas le volume total de houppier, l'aire de base et la richesse spécifique des arbres ; il n'affecte pas ainsi la disponibilité de ressource. Néanmoins, il reste possible que nos méthodes n'ont pas fournies un indice utile de l'exploitation ; il est possible que les extractions au cours des années passées ne soient plus visibles, et que les transects qui présentent des faibles valeurs en aire de base et en volume de houppier montrent les conséquences des extractions au cours des dernières années. Pourtant, d'autres chercheurs ont rapporté que l'extraction d'arbres a un effet sur la distribution des animaux (Sekercioglu, 2002 ; Vidal & Cintra, 2006 ;

Baros & Cintra, 2009 ; Chapman *et al.*, 2010). La coupe d'arbres modifie la structure forestière et affecte la densité et la distribution des primates (Vidal & Cintra, 2006 ; Chapman *et al.*, 2010). Sekercioglu (2002) a mentionné que l'abondance, la distribution et la richesse spécifique des oiseaux sont corrélées avec l'hétérogénéité des arbres, mais l'abondance des oiseaux dépendants de la forêt sont plus élevée dans les zones non ou légèrement exploitées.

La biomasse et la densité de primates sont influencées par plusieurs facteurs (Chapman *et al.*, 1999 ; Fashing & Cords, 2000): biotiques (compétition, pression de prédation et chasse, capacité de reproduction et adaptation) et abiotiques (qualité de sol, pluie, disponibilité des nourritures et perturbation de l'habitat). La densité d'*Alouatta* spp. est associée à la fois avec la structure forestière, la fertilité de sol et la saisonnalité de pluie (Peres, 1997). En observant les différentes espèces lémuriennes dans le site d'étude, *E. fulvus* semble avoir un taux de recrutement assez élevé par rapport au reste de l'espèce. En effet, ils rencontrent souvent avec de grands groupes comportant des juvéniles et des subadultes, d'où sa densité plus élevée dans le site. Rakotondratsima & Kremen (2001) ont rapporté qu'*E. albifrons* se reproduit plus fréquemment et s'adapte mieux à la pression anthropique que *Varecia rubra*.

Malgré l'absence d'association entre les variables dendrométriques et l'extraction d'arbres dans le site d'étude, la coupe sélective est reconnue cependant de créer un changement au niveau de la structure forestière, particulièrement l'ouverture des canopées (Hall *et al.*, 2003) et influence la pression des prédateurs (Michalski & Peres, 2005). Comme exemple, *Glaucidium hardyi* (prédateurs nocturnes) fréquente plus souvent les endroits dont la végétation au niveau de canopée est peu dense (Baros & Cintra, 2009).

En somme, l'influence de l'habitat sur la distribution d'abondance de primates est complexe. Elle varie selon leur exigence écologique (caractéristiques d'arbres, Lehman *et al.*, 2006b, Lehman, 2007), la flexibilité ou non de leur régime alimentaire (Rakotondravony & Radespiel, 2009 ; Thorén *et al.*, 2011) et les paramètres intrinsèques de l'espèce elle-même (balance entre taux de natalité et mortalité) (Marshall, 2010). Des études écologiques plus profondes sur ces espèces sont nécessaires pour mieux comprendre la variation de la densité de ces primates menacées. Enfin, la continuité de ce travail de recherche est cruciale, afin d'approfondir la connaissance sur les effets à long terme du transfert

de gestion pour la dynamique des populations lémuriennes d'Ankadivory. Il est essentiel de noter que cette étude a été brève (deux mois au cours de la saison sèche) et elle a été réalisée il y a déjà sept ans. Par conséquent, des travaux futurs devraient être entrepris pour mettre à jour le statut des lémuriens d'Ankadivory et pour mieux comprendre les interactions entre ces espèces et leur habitat naturel pendant toutes les saisons.

Conclusion

Les résultats montrent que les lémuriens répondent différemment aux variations de la structure de leur habitat naturel. Pourtant, la variation de l'intensité de l'extraction récente des arbres n'affecte pas la distribution d'abondance et la composition spécifique de communauté lémurienne d'Ankadivory. Par conséquent, la densité des grands arbres, l'aire de base et la richesse floristique (nombre d'espèces d'arbre) sont plus déterminantes sur la variation de la densité, la biomasse et la richesse spécifique des lémuriens. Les réponses des animaux à l'hétérogénéité de l'habitat sont dues à plusieurs facteurs : capacité de reproduction, régime alimentaire, taille, etc. Ainsi, la variation de la densité des lémuriens dans le site d'étude n'est pas attribuée aux pressions humaines, mais plutôt à l'écologie (densité des arbres, abondance des ressources), aux comportements (nourrit en groupe ou solitaire) et aux caractéristiques des espèces mêmes (taille de groupe et recrutement). La forêt pluviale d'Ankadivory abrite une richesse spécifique des lémuriens réellement importante. Toutefois, cette richesse est menacée par les activités anthropiques qui dégradent à la fois la qualité et la structure forestière. Cette étude montre l'importance de qualité de l'habitat sur la distribution et la densité de *Propithecus diadema*, *Lepilemur mustelinus* et *Eulemur fulvus*. La forêt présente par-dessus tout un intérêt de conservation particulière, du fait de la présence des espèces (*P. diadema*, *Cheirogaleus sibreei* et probablement *Prolemur simus*) notamment en danger.

Remerciements

Nous tenons à remercier tout particulièrement l'ONG SADABE, pour nous avoir accueilli pendant les périodes du travail et de nous avoir aidé avec ses soutiens matériels, moraux et logistiques. Pour le financement, nous remercions Primate Conservation, Inc. Nous remercions aussi Yorkshire Wildlife Park (UK) dont sa générosité nous a permis

de réaliser une collecte de fond et une plateforme pour soulever la conscience publique en Grande-Bretagne sur la conservation à Madagascar, ainsi que Conservation international et Aspinall Foundation pour leur générosité de nous fournir des matériaux d'éducation pour la communauté locale. Nous remercions Cotswold Outdoors de nous avoir donné l'équipement nécessaire pour l'étude sur terrain. Nos vifs remerciements s'adressent aussi à MICET de nous avoir facilité la réalisation de ce projet. Un grand merci à Gilbert, Rado, Honoré, Chantale, Naina et Jules qui ont fait les inventaires avec nous tout au long des études sur le terrain. Enfin, nous remercions Rodin Rasoloarison et Peter Kappeler pour leurs suggestions et leurs critiques enrichissantes qui ont amplement amélioré le manuscrit.

Références bibliographiques

- Adler, G. H. 2000.** Tropical tree diversity, forest structure and the demography of a frugivorous rodent, the spiny rat (*Proechimys semispinosus*). *Journal of Zoology*, 250: 57-74.
- Arrigo-Nelson, S. J. 2006.** The impact of habitat disturbance on the feeding ecology of the Milne-Edwards' Sifaka (*Propithecus edwardsi*) in Ranomafana National Park, Madagascar. Ph.D thesis, Interdepartmental Doctoral Program in Anthropological Sciences, Stony Brook University, New York.
- Arroyo-Rodriguez, V. & Mandujano, S. 2006.** Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology*, 27: 1079-1096.
- Baros, G. O. & Cintra, R. 2009.** The effects of forest structure on occurrence and abundance of three owl species (Aves: Strigidae) in central Amazon forest. *Zoologia*, 26: 85-96.
- 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: 58-66.
- Borgerson, C., McKean, M. A., Sutherland M. R. & Godfrey, L. R. 2016.** Who hunts lemurs and why they hunt them. *Biological Conservation*, 197: 124-130.
- Chanu, L., Goetze, D., Rajeriarison, C., Roger, E., Thorén, S., Porembski, S. & Radespiel, U. 2012.** Can differences in floristic composition explain variation in the abundance of two sympatric mouse lemur species (*Microcebus*) in the Ankarafantsika National Park, northwestern Madagascar? *Malagasy Nature*, 6: 83-102.
- Chapman, C. A. & Chapman, L. J. 1999.** Implications of small scale variation in ecological conditions for the diet and density of red colobus monkeys. *Primates*, 40: 215-231.
- Chapman, C. A., Gautier-Hion, A., Oates, J. F. & Onderdonk, D. A. 1999.** African primate communities:

- Determinants of structure and threats to survival. In *Primate Communities*, eds. J. G. Fleagle, C. H. Janson & K. Reed, pp. 1-37. Cambridge University Press, Cambridge.
- 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: 179-191
- Cunha, A., Vieira, M. & Grelle, C. 2006.** Preliminary observations on habitat, support use and diet in two non-native primates in an urban Atlantic forest fragment: The capuchin monkey (*Cebus* sp.) and the common marmoset (*Callithrix jacchus*) in the Tijuca Forest, Rio de Janeiro. *Urban Ecosystem*, 9: 351-359.
- Dagosto, M. & Yamashita, N. 1998.** Effect of habitat structure on positional behavior and support use in three species of *Lemur*. *Primates*, 39: 459-472.
- Dammhahn, M. & Kappeler, P. M. 2008.** Comparative feeding ecology of sympatric *Microcebus berthae* and *M. murinus*. *International Journal of Primatology*, 29: 1567-1589.
- Dammhahn, M. & Kappeler, P. M. 2010.** Scramble or contest competition over food in solitarily foraging mouse lemurs (*Microcebus* spp.): New insights from stable isotopes. *American Journal of Physical Anthropology*, 141: 181-189.
- Dausmann, K. H. 2013.** Spoilt for choice: Selection of hibernacula by *Cheirogaleus medius*. In *Leaping ahead: Advances in Prosimian biology*, eds. J. Masters, M. Gamba, & F. Génin, pp 205-214. Springer, New York.
- Devos, C., Sanz, C., Huynen, A. M.-C., Morgan, D., Onononga, J.-B. & Laporte, N. 2008.** Comparing ape densities and habitats in Northern Congo: Surveys of sympatric gorillas and chimpanzees in the Odzala and Ndokiregions. *American Journal of Primatology*, 70: 1-13.
- Eppley, T. M., Verjans, E. & Donati, G. 2011.** Coping with low-quality diets: A first account of the feeding ecology of the southern gentle lemur, *Hapalemur meridionalis*, in the Mandena littoral forest, southeast Madagascar. *Primates*, 52: 7-13.
- Fashing, P. J. & Cords, M. 2000.** Diurnal primate densities and biomass in the Kakamega Forest: An evaluation of census methods and a comparison with other forests. *American Journal of Primatology*, 50: 139-152
- Ganzhorn, J. U. 1988.** Food partitioning among Malagasy primates. *Oecologia*, 75: 436-450.
- 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.
- Ganzhorn, J. U., Goodman, S. M. & Dehgan, A. 2003.** Effects of forest fragmentation on small mammals and lemurs. In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1228-1234. University of Chicago Press, Chicago.
- Goodman, S. & Schütz, H. 1999.** Observations of lemurs in the forest east of Tsinjoarivo, Ambatolampy. *Lemur News*, 4: 14-16.
- Goodman, S. M., Rakotondravony, D., Raherilalao, M. J., Rakotomalala, D., Raselimanana, A. P., Soarimalala, V., Duplantier, J.-M., Duchemin, J.-B. & Rafanomezantsoa, J. 2000.** Inventaire biologique de la forêt de Tsinjoarivo, Ambatolampy. *Akon'ny Ala*, 27: 18-35.
- Grassi, C. 2006.** Variability in habitat, diet, and social structure of *Hapalemur griseus* in Ranomafana National Park, Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology*, 131: 50-63.
- Groeneveld, L. F., Blanco, M. B., Raharison, J.-L., Rahalinarivo, V., Rasoloarison, R. M., Kappeler, P. M., Godfrey, L. R. & Irwin, M. T. 2010.** MtDNA and nDNA corroborate existence of sympatric dwarf lemur species at Tsinjoarivo, eastern Madagascar. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55: 833-845.
- Hall, J. S., Harris, D. J., Medjibe, V. & Ashton, P. M. S. 2003.** The effects of selective logging on forest structure and tree species composition in a Central African forest: Implications for management of conservation areas. *Forest Ecology and Management*, 183: 249-264.
- Harper, G. J., Steininger, M. K., Tucker, C. J., Juhn, D. & Hawkins, F. 2007.** Fifty years of deforestation and forest fragmentation in Madagascar. *Environmental Conservation*, 34: 1-9.
- Haugaasen, T. & Peres, C. A. 2005.** Primate assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *American Journal of Primatology*, 67: 243-258.
- Herrera, J., Wright, P., Lauterbur, E., Ratovonjanahary, L. & Taylor, L. 2011.** The effects of habitat disturbance on lemurs at Ranomafana National Park, Madagascar. *International Journal of Primatology*, 32 (5): 1091-1108.
- Hotaling, S., Foley, M. E., Lawrence, N. M., Bocanegra, J., Blanco, M. B., Rasoloarison, R., Kappeler, P. M., Barrett, M. A., Yoder, A. D. & Weisrock, D. W. 2016.** Species discovery and validation in a cryptic radiation of endangered primates: Coalescent-based species delimitation in Madagascar's mouse lemurs. *Molecular Ecology*, 25(9): 2029-2045.
- Irwin, M. T. 2006.** Ecological impacts of forest fragmentation on Diademed Sifakas (*Propithecus diadema*) at Tsinjoarivo, eastern Madagascar: Implications for conservation in fragmented landscapes. Ph.D thesis, Interdepartmental Doctoral Program in Anthropological Sciences, Stony Brook University, New York.
- Irwin, M. T. 2008.** Diademed Sifaka (*Propithecus diadema*) ranging and habitat use in continuous and fragmented forest: Higher density but lower viability in fragments? *Biotropica*, 40: 231-240.
- Irwin, M. T., Wright, P. C., Birkinshaw, C., Fisher, B., Gardner, C. J., Glos, J., Goodman, S. M., Loiselle, P., Rabeson, P., Raharison, J.-L., Raherilalao, M.-J., Rakotondravony, D., Raselimanana, A., Ratsimbazafy, J., Sparks, J., Wilmé, L. & Ganzhorn, J. U. 2010.** Patterns of species change in

- anthropogenically disturbed forests of Madagascar. *Biological Conservation*, 143: 2351-2362.
- Lehman, S.M. 2007.** Spatial variation in *Eulemur fulvus rufus* and *Lepilemur mustelinus* densities in Madagascar. *Folia Primatologica*, 78: 46-55.
- Lehman, S. M., Rajaonson, A. & Day, S. 2006a.** Edge effects and their influence on lemur density and distribution in southeast Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology*, 129: 232-241.
- Lehman, S. M., Rajaonson, A. & Day, S. 2006b.** Edge effects on the density of *Cheirogaleus major*. *International Journal of Primatology*, 27: 1569-1588.
- Lehman, S. M., Rajaonson, A. & Day, S. 2006c.** Lemur responses to edge effects in the Vohibola III Classified Forest, Madagascar. *American Journal of Primatology*, 68: 293-299.
- Mammides, C., Cords, M. & Peters, M. K. 2008.** Effects of habitat disturbance and food supply on population densities of three primate species in the Kakamega Forest, Kenya. *African Journal of Ecology*, 47: 87-96.
- Marshall, J. A. 2010.** Effect of habitat quality on primate populations in Kalimantan: Gibbons and leaf monkeys as case studies. In *Indonesian primates*, eds. S. Gursky-Doyen & J. Supriatna, pp. 157-177. Springer, New York.
- Michalski, F., & Peres, C. A. 2005.** Anthropogenic determinants of primate and carnivore local extinctions in a fragmented forest landscape of southern Amazonia. *Biological Conservation*, 124: 383-396.
- Mittermeier, R. A., Louis Jr., E. E., Langrand, O., Schwitzer, Gauthier, C. A., Rylands, A. B., Rajaobelina, S., Ratsimbazafy, J., Rasoloarison, R., Hawkins, F., Roos, C., Richardson, M. & Kappeler, P. M. 2014.** *Lémuriens de Madagascar*. Publication du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Peres, C. A. 1997.** Primate community structure at twenty western Amazonian flooded and unflooded forest. *Journal of Tropical Ecology*, 13: 381-405.
- Plumptre, A. J., Sterling, E. J. & Buckland, S. T. 2013.** Primate census and survey techniques. In *Primate ecology and conservation: A handbook of techniques*, eds. E. J. Sterling, N. Bynum & M. E. Blair, pp. 10-26. Oxford University Press, Oxford.
- Potts, K. B., Watts, D. P. & Wrangham, R. W. 2011.** Comparative feeding ecology of two communities of chimpanzees (*Pan troglodytes*) in Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology*, 32: 669-690
- Pyritz, L. W., Büntge, A. B. S., Herzog, S. K. & Kessler, M. 2010.** Effects of habitat structure and fragmentation on diversity and abundance of primates in tropical deciduous forests in Bolivia. *International Journal Primatology*, 31: 796-812.
- Radespiel, U., Ehresmann, P. & Zimmermann, E. 2003.** Species-specific usage of sleeping sites in two sympatric mouse lemur species (*Microcebus murinus* and *M. ravelobensis*) in northwestern Madagascar. *American Journal of Primatology*, 59: 139-151.
- Rakotondranary, S. J. & Ganzhorn, J. U. 2011.** Habitat separation of sympatric *Microcebus* spp. in the dry spiny forest of south-eastern Madagascar. *Folia Primatologica*, 82: 212-223.
- 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.
- Rakotondratsima, M. & Kremen, C. 2001.** Suivi écologique de deux espèces de lémuriens diurnes *Varecia variegata rubra* et *Eulemur fulvus albifrons* dans la presqu'île de Masoala (1993-1998). *Lemur News*, 6: 31-35.
- Rakotondravony, R. & Radespiel, U. 2009.** Varying patterns of coexistence of two mouse lemur species (*Microcebus ravelobensis* and *M. murinus*) in a heterogeneous landscape. *American Journal of Primatology*, 71: 928-938.
- Rasoloharijaona, S., Rakotosamimanana, B., Randrianambinina, B. & Zimmermann, E. 2003.** Pair-specific usage of sleeping sites and their implications for social organization in a nocturnal Malagasy primate, the Milne Edwards' sportive lemur (*Lepilemur edwardsi*). *American Journal of Primatology*, 122: 251-258.
- Rasoloharijaona, S., Randrianambinina, B. & Zimmermann, E. 2008.** Sleeping site ecology in a rain-forest dwelling nocturnal lemur (*Lepilemur mustelinus*): Implications for sociality and conservation. *American Journal of Primatology*, 70: 247-253.
- Ries, L., Fletcher Jr., R. J., Battin, J. & Sisk, T. D. 2004.** Ecological responses to habitat edges: Mechanisms, models, and variability explained. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics*, 35: 491-522.
- Schwitzer, N., Randriatahina, G. H., Kaumanns, W., Hoffmeister, D. & Schwitzer, C. 2006.** Habitat utilization of blue-eyed black lemurs, *Eulemur macaco flavifrons* (Gray, 1867), in primary and altered forest fragments. *Primate Conservation*, 22: 79-87.
- Schwitzer, C., Mittermeier, R. A., Johnson, S. E., Donati, G., Irwin, M., Peacock, H., Ratsimbazafy, J., Razafindramanana, J., Louis Jr., E. E., Chikhi, L., Colquhoun, I. C., Tinsman, J., Dolch, R., La Fleur, M., Nash, S., Patel, E., Randrianambinina, B., Rasolofoharivelo, T. & Wright, P. C. 2014.** Averting lemur extinctions amid Madagascar's political crisis. *Science*, 343: 842-843.
- Seiler, M., Holderied, M. & Schwitzer, C. 2014.** Habitat selection and use in the Critically Endangered Sahamalaza sportive lemur *Lepilemur sahamalazensis* in altered habitat. *Endangered Species Research*, 24: 273-286.
- Sekercioglu, C. H. 2002.** Effects of forestry practices on vegetation structure and bird community of Kibale National Park, Uganda. *Biological Conservation*, 107: 229-240.
- Sollmann, R., White, A. M., Gardner, B. & Manley, P. N. 2015.** Investigating the effects of forest structure on the small mammal community in frequent-fire coniferous

- forests using capture-recapture models for stratified populations. *Mammalian Biology*, 80: 247-254.
- Sorensen, T. C. & Fedigan, L. M. 2000.** Distribution of three monkey species along a gradient of regenerating tropical dry forest. *Biological Conservation*, 92: 227-240.
- Stevenson, P. R. 2001.** The relationship between fruit production and primate abundance in Neotropical communities. *Biological Journal of the Linnean Society*, 72: 161-178.
- Tan, C. L. 1999.** Group composition, home range size, and diet of three sympatric bamboo lemur species (genus *Hapalemur*) in Ranomafana National Park, Madagascar. *International Journal of Primatology*, 20: 547-566.
- Thorén, S., Quietzsch, F., Schwochow, D., Sehen, L., Meusel, C., Meares, K. & Radespiel, U. 2011.** Seasonal changes in feeding ecology and activity patterns of two sympatric mouse lemur species, the gray mouse lemur (*Microcebus murinus*) and the golden-brown mouse lemur (*M. ravelobensis*), in northwestern Madagascar. *International Journal of Primatology*, 32: 566-586.
- Vidal, M. D. & Cintra, R. 2006.** Effects of forest structure components on the occurrence, group size and density of groups of bare-face tamarin (*Saguinus bicolor* – Primates: Callitrichinae) in Central Amazonia. *Acta Amazonica*, 36(2): 237-248.
- Wells, K., Pfeiffer, M., Lakim, M. B. & Linsenmair, K. E. 2004.** Arboreal spacing patterns of the large Pencil-Tailed Tree Mouse, *Chiropodomys major* (Muridae), in a rainforest in Sabah, Malaysia. *Ecotropica*, 10: 15-22.
- Whitesides, G. H., Oates, J. F., Green, S. M. & Kluberanz, R. P. 1988.** Estimating primate densities from transects in a West African rain forest: A comparison of techniques. *Journal of Animal Ecology*, 57: 345-367.