

Distributions et caractéristiques des microhabitats de *Microcebus griseorufus* (Cheirogaleidae) dans le Parc National de Tsimanampetsotsa (Sud-ouest de Madagascar)

Jacques Rakotondrany^{1,2}, Yedidya R.

Ratvonamana³ & Jörg U. Ganzhorn¹

¹ Department of Animal Ecology and Conservation, University of Hamburg, Biozentrum Grindel, Martin-Luther-King Platz 3, D-20146 Hamburg, Germany
E-mail: ganzhorn@zoologie.uni-hamburg.de

² Département de Paléontologie et d'Anthropologie Biologique, Faculté des Sciences, BP 906, Université d'Antananarivo, Antananarivo 101, Madagascar
E-mail : rsjacques@yahoo.fr

³ Département de Biologie et Ecologie Végétale, Faculté des Sciences, BP 906, Université d'Antananarivo, Antananarivo 101, Madagascar
E-mail : ryrorch@yahoo.fr

Résumé

La relation entre les *Microcebus griseorufus* et les différents types de végétations dans le Parc National de Tsimanampetsotsa a été examinée pour déterminer les facteurs limitant, leur niche écologique et leur distribution. Dans ce parc et aux alentours, une étude comparative de l'utilisation de l'habitat par *M. griseorufus* dans quatre différents types de végétations a été effectuée. Des captures ont été faites dans ces types de végétation afin d'examiner les caractères morphométriques de *Microcebus* qui y sont présents. Chaque type de végétation a été décrit d'après leurs structures horizontales par la méthode quadrat centré sur un point. Les densités des arbres sont différentes entre certains types de microhabitats, allant de 241 à 1349 individus/ha pour les grands arbres (diamètre à l' hauteur de la poitrine : DHP \geq 10 cm), et de 427 à 1277 individus / ha pour les petits arbres (5,0 – 9,9 cm de DHP). Malgré ces différences au niveau de la structure des microhabitats, la distribution et les mesures morphologiques des *M. griseorufus* ne montrent pas des différences statistiquement significatives entre les habitats considérés. Contrairement aux autres espèces de *Microcebus*, *M. griseorufus* n'a pas de préférences pour des structures spécifiques de la végétation. Nous interprétons cette absence de préférences par le fait que la niche structurelle de l'habitat de *M. griseorufus* est assez généralisée, et que la distribution de cette

espèce en sympatrie avec *M. murinus* est limitée par la concurrence et la dominance de cette dernière.

Mots clés : Madagascar, *Microcebus griseorufus*, végétation, structure des microhabitats, habitat, distribution, concurrence

Extended abstract

Several new species of mouse lemurs (*Microcebus* spp.) have been described during the last few years. Many of them live in sympatry. Some of these sympatric species are very similar in size and seem to show little differentiation that could be interpreted as species-specific adaptations to distinct habitat characteristics and thus to niche separation. *Microcebus murinus* and *M. griseorufus* occur sympatrically in some parts of southwestern Madagascar, and, based on genetic similarities, they are considered sister species. Where they occur in sympatry, *M. griseorufus* seems to be restricted to drier parts of local habitats and to spiny bush, while *M. murinus* occupies the more mesic habitats, such as gallery forests. The question arises, whether or not *M. griseorufus* has specific preferences for the spiny bush due to adaptations to this habitat, or whether *M. murinus* might displace *M. griseorufus* from the more mesic (and assumed to be more productive) habitat. In the first case, the habitat separation of the two species could be interpreted as a result of competition or species separation and restriction of *M. griseorufus* to drier areas in the recent geological past. If *M. griseorufus* were to use the mesic sites of Tsimanampetsotsa today, where *M. murinus* is absent, the habitat separation observed in areas of sympatry could best be explained by active displacement of *M. griseorufus* by *M. murinus* to the drier habitats.

We investigated densities, habitat utilization, body mass, and morphometric measurements of *M. griseorufus* in an area of the Tsimanampetsotsa National Park. We performed the study in four different types of vegetation, ranging from littoral forest (equivalent to mesic sites in other regions where *M. griseorufus* is not found when they live sympatrically with *M. murinus*) to very dry spiny bush on limestone (the "typical habitat" of *M. griseorufus* when occurring

in sympatry with *M. murinus*). All four types of habitat were occupied by *M. griseorufus*. Tree densities varied from 241 – 1349 trees/ha for large trees (Diameter at Breast Height: DBH \geq 10 cm) and 427 – 1277 trees/ha for trees with 5.0 – 9.9 cm DBH. Despite these major differences in vegetation structure we did not find any significant difference in the density or morphology of *M. griseorufus* across the study sites. In contrast to areas where *M. griseorufus* lives in sympatry with *M. murinus*, *M. griseorufus* does not show in Tsimanampetsotsa any specific habitat associations with respect to structural vegetation characteristics. We interpret the association of *M. griseorufus* with specific microhabitats as niche separation between competing species when they live sympatrically. This specificity is not required where *M. griseorufus* is the only *Microcebus* species present.

Key words: Madagascar, *Microcebus griseorufus*, spiny forest, vegetation structure, habitat selection, competition

Introduction

Plusieurs nouvelles espèces de *Microcebus* ont été récemment découvertes (Mittermeier *et al.*, 2008). Plusieurs entre eux existent en sympatrie. C'est à partir de l'existence de cette diversité que se pose la question sur les facteurs qui ont contribué à la radiation de ce genre et à l'évolution des différentes espèces. Il est aussi question de connaître les facteurs biotiques qui limitent la distribution des espèces ainsi que les paramètres écologiques qui permettent aux espèces différentes de vivre dans une même région. Les facteurs biotiques les plus importants qui limitent la distribution d'une espèce et qui contribuent à une diversification des niches spécifiques permettant la coexistence des espèces sympatriques sont des éléments de l'habitat (végétation) et de la nourriture (Schoener, 1977 ; Charles-Dominique *et al.*, 1980 ; Gautier-Hion *et al.*, 1980 ; Terborgh, 1983 ; revue dans Fleagle *et al.*, 1999).

Pour certaines espèces de *Microcebus*, la structure de l'habitat pourrait présenter des facteurs limitant ou au moins être corrélée avec ces paramètres (Ganzhorn, 1989 ; Ganzhorn & Schmid, 1998 ; Rendigs *et al.*, 2003 ; Rasoazanabary, 2004 ; Schwab & Ganzhorn 2004 ; Andrianasolo *et al.*, 2006). *Microcebus griseorufus* semble être une espèce ayant des besoins spécifiques et bien distincts de ceux de *M. murinus*, sa relative la plus proche (Yoder *et al.*, 2002). *Microcebus griseorufus* habite dans la forêt sèche épineuse du Sud-ouest de

Madagascar (Rasoloarison *et al.*, 2000 ; Mittermeier *et al.*, 2008). En sympatrie avec *M. murinus*, elle est restreinte aux forêts épineuses tandis que la première espèce occupe les forêts plus humides, comme les forêts galeries ou les forêts denses sèches (Yoder *et al.*, 2002 ; Génin, 2008 ; Gligor *et al.*, 2009). Cette situation conduit à la question selon laquelle cette distribution est le résultat de la concurrence entre ces deux espèces ou encore si celle-ci reflète les préférences de *M. griseorufus* pour un habitat spécifique.

La végétation du Parc National (PN) de Tsimanampetsotsa présente une multitude de variations physionomiques et floristiques complexes (Mamokatra, 1999) qui abrite des espèces animales importantes dont certaines sont confinées dans la région. Toutefois, *M. griseorufus* semble être la seule espèce de *Microcebus* dans le Parc (Goodman *et al.*, 2002 ; Ralison, 2006) à l'exception de *M. murinus* observé au Sud de l'aire protégée (Ralison, 2006). Cette combinaison (hétérogénéité des types de végétations et la présence d'une seule espèce de *Microcebus*) nous a permis d'étudier l'utilisation de l'habitat par *M. griseorufus* sans les effets d'une éventuelle concurrence des autres espèces de ce groupe. Pour cela les points suivants seront abordés :

- 1) Quelles sont les caractéristiques des microhabitats disponibles dans chaque type de végétation ?
- 2) Quelles sont les caractéristiques des microhabitats utilisés par *M. griseorufus* dans chaque type de végétation ?
- 3) Est-ce que les microhabitats utilisés par *M. griseorufus* dans des types de végétations différentes ont la même structure (indiquant une préférence spécifique de *M. griseorufus*) ou est-ce que *M. griseorufus* fréquente les microhabitats selon leurs disponibilités ?
- 4) Quelle est la distribution des *M. griseorufus* dans chaque type de végétation ?
- 5) Y-a-t'il une différence au niveau des mesures morphologiques entre les *M. griseorufus* habitant dans chaque type de végétation, indiquant que la qualité de l'habitat est différente entre les types de végétation ?

Matériels et méthodes

Site d'étude

L'étude a été réalisée entre avril et juin 2007 dans la forêt du PN de Tsimanampetsotsa (Figure 1) situé à environ 85 km au Sud de la ville de Toliara (Sud-ouest de Madagascar). Le PN de Tsimanampetsotsa se

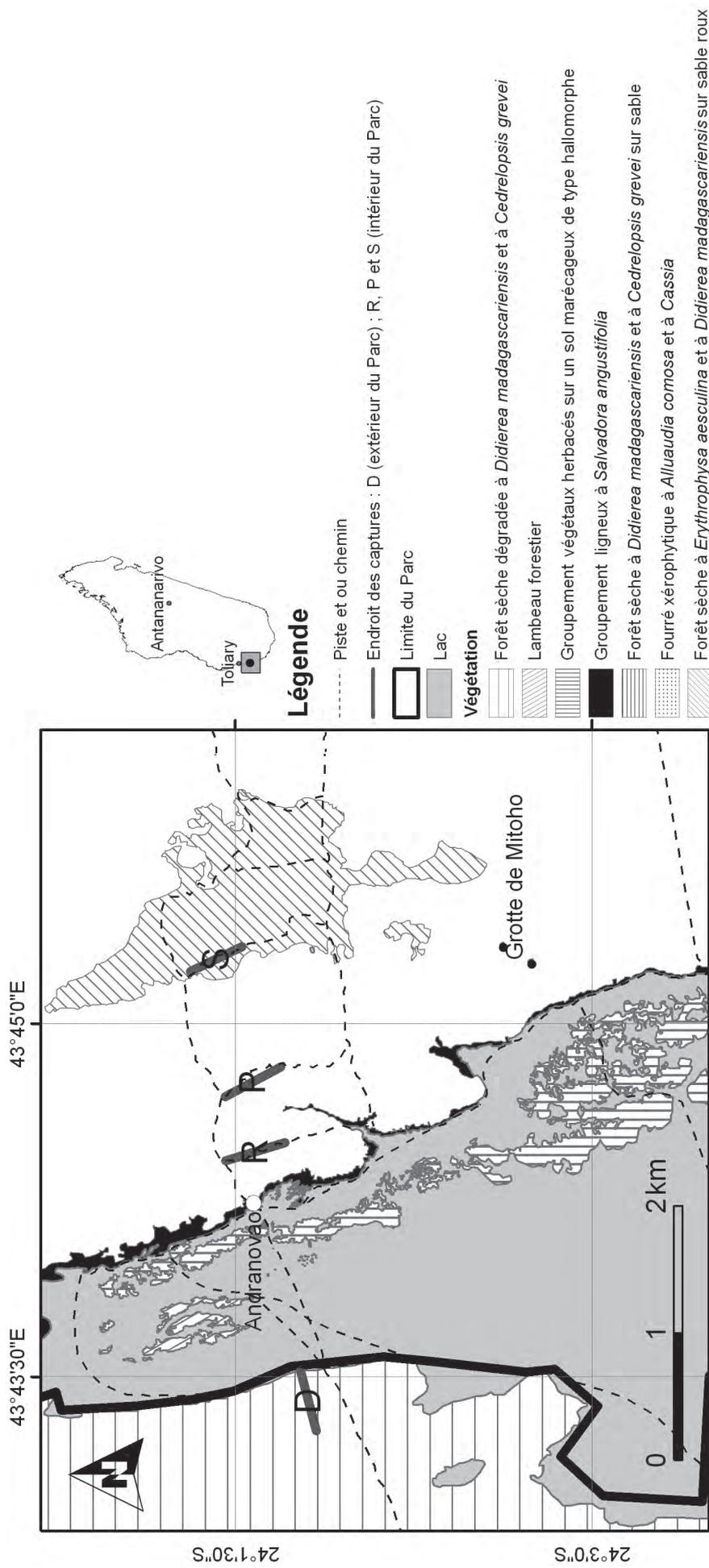


Figure 1. Carte de végétation des sites d'étude. Le type de végétation dans chaque site est en relation avec la nature du substrat. Sites d'étude : R = Rive, P = Plateau calcaire, S = Sable roux, D = Dégradé.

situé dans le secteur le plus chaud et moins arrosé de Madagascar, il reçoit dans son ensemble en moyenne entre 350 mm et 500 mm de pluie par an en fonction de l'éloignement du littoral (Mamokatra, 1999). Les données annuelles complètes sur les températures et les précipitations du site d'étude ne sont pas encore disponibles. La température et la précipitation moyennes depuis l'année 1971 jusqu'à 2000 à Toliara sont représentées dans la Figure 2.

Les végétations sont conditionnées principalement par le climat sec avec une période sèche prononcée (y inclus des années sans pluie) et les propriétés du substrat dans la région de Tsimanampetsotsa (Mamokatra, 1999). L'étude a été effectuée dans quatre types de végétations (définis par Ratovonamana, non publié) (Figure 1): sur le rivage du lac (43°44'E, 24°01'S), sur le plateau calcaire (43°44'E, 24°01'S), sur la vallée à substrat sable roux (43°45'E, 24°01'S) et un quatrième site sur un autre rivage du lac (43°43'E, 24°01'S) qui était non protégé (avant la nouvelle délimitation du parc en 2007). L'action humaine a modifié la végétation de ce dernier.

- 1) Rive : La végétation de la rive est une forêt sèche à *Didierea madagascariensis* et à *Cedrelopsis grevei* ainsi que des groupements ligneux à *Salvadora angustifolia*.
- 2) Plateau calcaire : La végétation sur le plateau calcaire est un fourré xérophytique à *Alluaudia comosa* et à *Cassia* sp.

- 3) Sable roux : La formation est surtout une forêt sèche à *Erythrophysa aesculina* et à *Didierea madagascariensis*.
- 4) Rive dégradée : Elle est principalement formée par des *Didierea madagascariensis* et *Cedrelopsis grevei*.

Inventaire des lémuriens

Des observations diurnes et nocturnes ont été effectuées durant l'étude sur terrain, ceci afin de voir les lémuriens y présents. Pour cela six observations nocturnes à des nuits différentes ont été faites dans chaque type de végétations aux mois d'avril, mai et juin 2007 entre 20h et 21h. La longueur des transects était de 1 km pour chaque type de végétation.

Description des végétations

La méthode de quadrat centré sur un point a été utilisée pour la description des végétations (Brower *et al.*, 1990). Nous avons décrit 20 points pour chaque type de végétation le long de chaque transect. Au point situé au centre partent deux axes perpendiculaires suivant la direction de la boussole permettant d'avoir quatre quartiers. Pour chaque quartier, les distances et les DHP (diamètre à hauteur de poitrine) des arbres plus proches du point situé au centre étaient mesurés. Deux classes de taille d'arbres ont été notées : arbres à DHP ≥ 10 cm (grand arbre), arbre à DHP entre 5

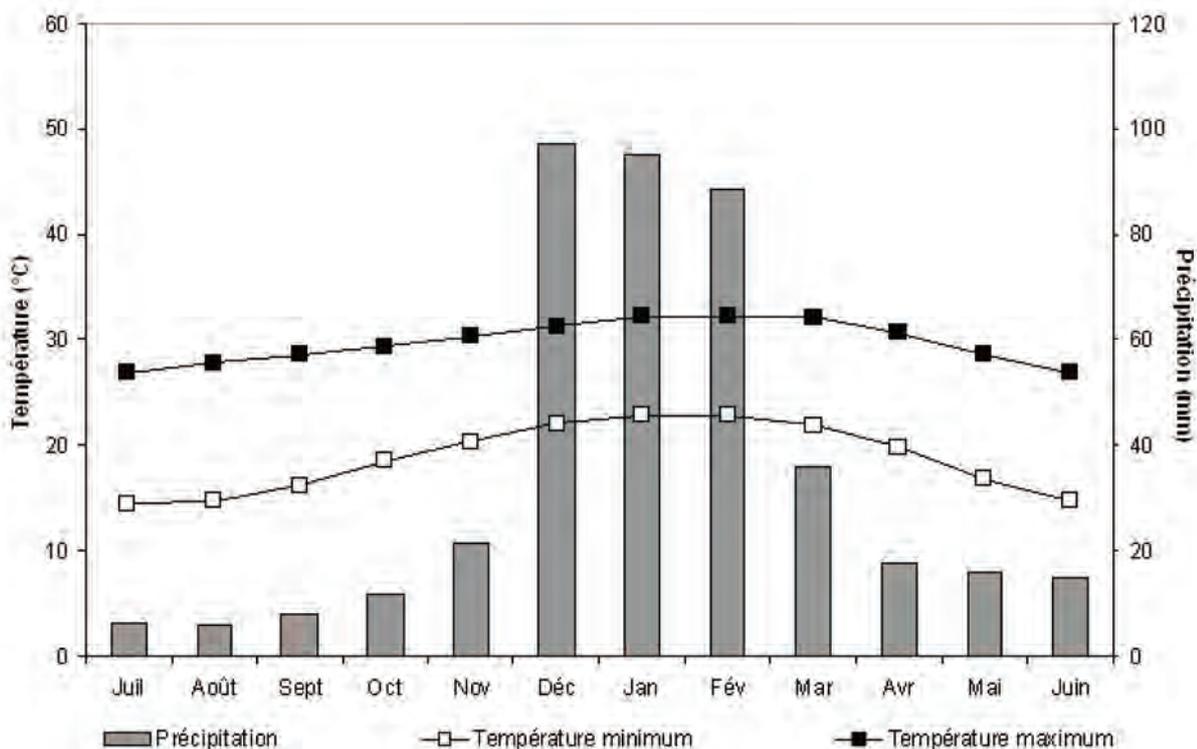


Figure 2. Températures et précipitations moyennes depuis l'année 1971 jusqu'à 2000 à Toliara (85 km au Nord de Tsimanampetsotsa) (World Weather Information Service ; <http://www.worldweather.org>).

et 9,9 cm DHP (petit arbre). La densité d'arbres par unité (A) est : A/d^2 où d étant la moyenne des quatre distances dans chaque point d'étude.

Capture et mesures de *Microcebus griseorufus*

Les animaux étaient capturés à l'aide des pièges Sherman (7,7 × 7,7 × 23 cm). Pour chaque type de végétation, 40 pièges étaient installés pendant quatre nuits consécutives le long de chaque transect aux mois d'avril ou mai 2007. A chaque intervalle de 25 m, deux pièges ont été placés sur les branches à hauteur de 1 – 3 m. Les pièges étaient appâtés avec des morceaux de banane. Les microcèbes capturés ont été anesthésiés par une injection de 0,03 ml de Ketanest [100 mg/ml] pour pouvoir mesurer les paramètres morphométriques. La prise des mesures morphologiques a suivi la méthode de Rasoloarison *et al.* (2000).

Pour les comparaisons des mesures morphologiques et poids, seules les données de la première capture des adultes ont été considérées et les individus moins de 40 g qui sont considérés comme juvéniles étaient exclus de l'analyse.

Analyses statistiques

Les caractéristiques des microhabitats et les mesures morphologiques dans chaque type de végétation n'étaient pas différentes d'une distribution normale. Ainsi, pour les analyses de ces données, les tests de corrélation de Pearson, l'analyse de variance ANOVA et le test post-hoc de Scheffé ont été considérés. Le test de corrélation de Pearson est appliqué afin de voir s'il y a une corrélation entre les distances des grands et petits arbres ; l'analyse de variance ANOVA et le test post-hoc de Scheffé ont été considérés pour comparer les caractéristiques de la végétation des microhabitats (disponibles et utilisés), la sélectivité et les mesures morphologiques entre les quatre types d'habitat. Pour les analyses des utilisations et des préférences des microhabitats, chaque microhabitat utilisé par des *M. griseorufus* situé sur un même point n'était considéré qu'une seule fois pour les analyses statistiques, même si plusieurs animaux le fréquentaient. La sélectivité des animaux est calculée comme suit : la valeur d'une variable du microhabitat divisée par la moyenne de cette variable pour le type de végétation. Une variable de microhabitat ayant une valeur égale à 1 indique que l'animal n'a pas sélectionné l'habitat. La sélectivité est significative si la valeur « 1 » est hors de l'intervalle de confiance à 95% des valeurs mesurées pour les microhabitats utilisés

par les animaux. La méthode suit celle appliquée par Andrianasolo *et al.* (2006). Le test de Mann Whitney a été utilisé pour la comparaison des poids et le test Chi-deux pour l'analyse des données des captures. Les données sont analysées avec SPSS (1999).

Résultats

Structure de la végétation

Toutes les mesures prises pour la caractérisation de chaque type de végétation sont différentes entre les types de végétation (Tableau 1). La distance des arbres (grands arbres : ≥ 10 cm de DHP et des petits arbres 5,0 – 9,9 cm de DHP) du plateau calcaire et dégradé est plus grande par rapport à celle des rives et sable roux. D'après le test ANOVA, les différences sont significatives. Ces deux mesures reflètent une faible densité des arbres dans le plateau calcaire et l'habitat dégradé. Les distances (densité) des arbres aux rives et sable roux ne sont pas différentes, de même que pour le plateau calcaire et le site dégradé. Les DHP des grands arbres du site dégradé sont plus grands par rapport à ceux des trois sites. La distance des grands arbres est corrélée avec la distance des petits arbres ($r = 0,45$; $n = 80$; $P < 0,001$).

Inventaires des lémurien

Seules trois espèces des lémurien étaient inventoriées dans les sites d'études (Tableau 2).

Capture des *Microcebus griseorufus*

Le nombre d'individus de *M. griseorufus* capturés dans les différents types de microhabitat ne présente pas une différence remarquable (Tableau 3). Cependant, les pourcentages des animaux recapturés par rapport au total capturés dans chaque type de végétation sont différents d'un site à l'autre (sable roux : 36%, dégradé : 50%, plateau calcaire : 64% et rive : 84%), mais cette différence entre les sites n'est pas significative ($\chi^2 = 1,88$, ddl = 3 ; $P > 0,05$).

Poids

Les poids des individus de *M. griseorufus* dans les quatre sites, suivant le sexe, ne montrent pas de différences significatives, même si les animaux de la rive et de la forêt dégradée semblent être plus lourds (Tableau 4). Pour les femelles, celles du plateau calcaire sont plus petites par rapports à celles des autres sites, mais ces différences ne sont pas significatives d'après le test de Mann-Whitney. Les

Tableau 1. Comparaison des caractéristiques de la végétation des microhabitats disponibles pour *Microcebus griseorufus*. Les valeurs sont des moyennes \pm écarts-types.

| | Rive | Plateau calcaire | Sable roux | Dégradé | F |
|--|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|----------------------|
| Nombre de microhabitats | 20 | 20 | 20 | 20 | |
| Distance des grands arbres \geq 10 cm DHP [m] | 3,15 ^a \pm 0,86 | 7,46 ^b \pm 2,54 | 3,30 ^a \pm 1,14 | 6,95 ^b \pm 2,42 | 29,74 ^{***} |
| Distance des petits arbres 5,0 – 9,9 cm DHP [m] | 3,77 ^a \pm 1,65 | 5,43 ^b \pm 1,65 | 3,41 ^a \pm 1,21 | 5,63 ^b \pm 1,89 | 9,78 ^{***} |
| DHP des grands arbres \geq 10 cm DHP [cm] | 14,45 ^a \pm 2,38 | 15,80 ^a \pm 3,85 | 14,36 ^a \pm 3,22 | 19,35 ^b \pm 5,44 | 7,23 ^{***} |
| DHP des petits arbres 5,0 – 9,9 cm DHP [cm] | 7,28 ^a \pm 0,58 | 7,03 ^a \pm 0,63 | 7,46 ^a \pm 0,79 | 6,87 ^a \pm 0,77 | 2,85 [*] |
| Densité par ha des grands arbres \geq 10 cm DHP | 1308 ^a \pm 855 | 241 ^b \pm 143 | 1349 ^a \pm 1076 | 292 ^b \pm 208 | 15,44 ^{***} |
| Densité par ha des petits arbres 5,0 – 9,9 cm DHP | 1252 ^a \pm 1293 | 427 ^b \pm 237 | 1276 ^a \pm 1028 | 460 ^b \pm 367 | 6,16 ^{***} |
| Densités par ha de tous les arbres \geq 5 cm DHP | 2560 ^a \pm 1745 | 667 ^b \pm 305 | 2625 ^a \pm 1706 | 752 ^b \pm 450 | 15,15 ^{***} |

ANOVA : * $P < 0,05$; *** $P < 0,001$; les différences entre les lettres en exposant (a et b) indiquent les différences entre les sites avec $P < 0,05$ selon Scheffé du test post-hoc.

Tableau 2. Présence des espèces de lémuriens dans chaque type de végétation.

| | Rive | Plateau calcaire | Sable roux | Dégradé |
|-------------------------------|------|------------------|------------|---------|
| <i>Microcebus griseorufus</i> | + | + | + | + |
| <i>Lemur catta</i> | + | + | | |
| <i>Propithecus verreauxi</i> | | | + | |

Tableau 3. Capture des nouveaux *Microcebus griseorufus* dans chaque microhabitat avec 40 pièges utilisés par microhabitat par nuit.

| | | Rive | Plateau calcaire | Sable roux | Dégradé |
|--------------------|---------|------------|------------------|------------|----------|
| Date | | Avril 2007 | Avril 2007 | Avril 2007 | Mai 2007 |
| 1e capture | 1e nuit | 7 | 4 | 2 | 5 |
| | 2e nuit | 3 | 5 | 2 | 2 |
| | 3e nuit | 3 | 3 | 2 | 3 |
| | 4e nuit | 0 | 2 | 8 | 2 |
| Nombre d'individus | | 13 | 14 | 14 | 12 |
| Recaptures | | 11 | 9 | 5 | 6 |

poids des mâles de tous les sites sont plus ou moins constants.

Morphologie

À l'exception de la longueur du tibia, toutes les mesures morphologiques prises n'ont pas de différences significatives (Tableau 5). La longueur du tibia du *M. griseorufus* à la rive est plus petite par rapport à celle du site dégradé. Cette différence est significative par le test post-hoc Scheffé.

Utilisation des microhabitats

Dans les quatre types de la végétation, les structures des microhabitats fréquentés par le *Microcebus* sont différentes (Tableau 6). Aucune indication ne confirme que les animaux ont choisi des structures spécifiques (Tableau 7), mais ils utilisaient plutôt les structures selon leurs disponibilités dans l'habitat en général (Tableaux 6, 7). En utilisant les données de chaque microhabitat fréquenté en une seule fois ou en les multipliant par le nombre de fréquentation, les résultats obtenus après les analyses statistiques sont les mêmes.

Tableau 4. Poids des *Microcebus griseorufus* dans les différents types des microhabitats. Les valeurs sont des moyennes \pm écarts-types (minimum – maximum); n = nombre d'individus. Si n = 2, les mesures prises sont données à la place de l'écart-types. Seules les données obtenues sur les microcèbes qui pèsent 40 g ou plus ont été analysées.

| | Rive | Plateau calcaire | Sable roux | Dégradé |
|----------|--|---|--|--|
| Femelles | 61,7 \pm 11,6 (51,0 - 74,0 ; n = 3) | 49,8 \pm 7,6 (40,0 - 59,0 ; n = 5) | 55 \pm 12,2 (40,0 - 75,0 ; n = 6) | 60,7 \pm 19,3 (41,0 - 95,0 ; n = 6) |
| Mâles | 46 \pm 5,2 (40,0 - 49 ; n = 3) | 47,0 (46,0, 48,0, n = 2) | 43,5 (42,0, 45,0, n = 2) | 48,0 \pm 3,4 (43,0-52,0 ; n = 5) |

Tableau 5. Comparaison des mesures morphologiques (en mm) de *Microcebus griseorufus*. Les valeurs sont des moyennes \pm écarts-types. Seules les données obtenues sur les microcèbes qui pèsent 40 g ou plus ont été analysées. Les deux sexes ont été combinés car il n'y a pas de différence significative selon le sexe pour toutes les variables.

| | Rive | Plateau calcaire | Sable roux | Dégradé | F |
|---------------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|-------|
| Nombre d'individus | 6 | 7 | 8 | 11 | |
| Longueur totale | 300,0 \pm 14,1 | 298,6 \pm 10,3 | 280,8 \pm 18,9 | 294,9 \pm 14,7 | 2,59 |
| Longueur queue | 151,7 \pm 9,8 | 151,4 \pm 5,6 | 150,6 \pm 9,1 | 154,4 \pm 9,1 | 0,35 |
| Longueur tête | 32,9 \pm 1,2 | 32,8 \pm 1,2 | 33,0 \pm 1,4 | 33,2 \pm 0,9 | 0,25 |
| Largeur tête | 20,3 \pm 1,4 | 20,4 \pm 0,8 | 20,7 \pm 1,1 | 20,1 \pm 0,7 | 0,56 |
| Longueur oreille | 22,4 \pm 1,6 | 20,9 \pm 0,8 | 22,9 \pm 3,5 | 22,7 \pm 1,5 | 1,31 |
| Largeur oreille | 18,1 \pm 1,9 | 16,6 \pm 2,8 | 17,7 \pm 2,1 | 17,0 \pm 0,9 | 0,82 |
| Longueur tibia | 37,5 \pm 0,5 | 38,6 \pm 0,8 | 38,6 \pm 1,2 | 39,1 \pm 1,0 | 3,69* |
| Longueur pied avec orteil | 32,5 \pm 1,2 | 32,7 \pm 1,1 | 32,8 \pm 1,3 | 33,2 \pm 1,1 | 0,53 |
| Longueur pied sans orteil | 21,5 \pm 1,2 | 22,3 \pm 0,8 | 21,9 \pm 2,2 | 22,4 \pm 1,0 | 0,61 |

ANOVA : * $P < 0,05$.**Tableau 6.** Caractéristiques structurelles de la végétation des microhabitats utilisés par *Microcebus griseorufus* ; moyennes \pm écarts-types.

| | Rive | Plateau calcaire | Sable roux | Dégradé | F |
|--|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|----------|
| Nombre de microhabitats | 16 | 16 | 12 | 10 | |
| Distance des grands arbres \geq 10 cm DHP [m] | 3,12 ^a \pm 0,86 | 7,35 ^b \pm 2,45 | 3,42 ^a \pm 1,18 | 6,76 ^b \pm 2,31 | 20,77*** |
| Distance des petits arbres 5,0 – 9,9 cm DHP [m] | 3,83 ^{ab} \pm 1,75 | 5,38 ^b \pm 1,81 | 2,98 ^a \pm 1,15 | 5,67 ^b \pm 1,86 | 7,21*** |
| DHP des grands arbres \geq 10 cm DHP [cm] | 14,54 ^a \pm 2,63 | 15,22 ^a \pm 3,09 | 14,20 ^a \pm 3,50 | 20,46 ^b \pm 5,48 | 7,12*** |
| DHP des petits arbres 5,0 – 9,9 cm DHP [cm] | 7,28 ^a \pm 0,63 | 6,93 ^a \pm 0,57 | 7,47 ^a \pm 0,86 | 6,77 ^a \pm 0,83 | 2,42 |
| Densité par ha des grands arbres \geq 10 cm DHP | 1325 ^a \pm 855 | 245 ^b \pm 145 | 1202 ^a \pm 816 | 304 ^b \pm 233 | 11,97*** |
| Densité par ha des petits arbres 5,0 – 9,9 cm DHP | 1314 ^{ab} \pm 1434 | 449 ^b \pm 255 | 1642 ^a \pm 1172 | 444 ^b \pm 361 | 5,00** |
| Densités par ha de tous les arbres \geq 5 cm DHP | 2639 ^a \pm 1940 | 694 ^b \pm 336 | 2845 ^a \pm 1818 | 748 ^b \pm 398 | 9,54*** |

ANOVA : * $P < 0,05$; *** $P < 0,001$; les différences entre les lettres en exposant (a et b) indiquent les différences entre les sites avec $P < 0,05$ selon Scheffé du test post-hoc.

Tableau 7. Sélectivité des structures par *Microcebus griseorufus* ; sélectivité est définie comme la valeur d'une variable du microhabitat divisée par la moyenne de cette variable pour le type de végétation ; moyennes \pm écarts-types ; valeur de 1 = pas de sélectivité ; déviations significatives de « 1 ».

| | Rive | Plateau calcaire | Sable roux | Dégradé | F |
|--|-----------------|------------------|-----------------|-----------------|------|
| Nombre de microhabitats | 16 | 16 | 12 | 10 | |
| Distance des grands arbres \geq 10 cm DHP [m] | 0,99 \pm 0,27 | 0,98 \pm 0,33 | 1,04 \pm 0,36 | 0,97 \pm 0,33 | 0,09 |
| Distance des petits arbres 5,0 – 9,9 cm DHP [m] | 1,02 \pm 0,46 | 0,99 \pm 0,33 | 0,87 \pm 0,34 | 1,01 \pm 0,33 | 0,39 |
| DHP des grands arbres \geq 10 cm DHP [cm] | 1,01 \pm 0,18 | 0,96 \pm 0,20 | 0,99 \pm 0,24 | 1,06 \pm 0,28 | 0,38 |
| DHP des petits arbres 5,0 – 9,9 cm DHP [cm] | 1,00 \pm 0,09 | 0,99 \pm 0,08 | 1,00 \pm 0,12 | 0,99 \pm 0,12 | 0,10 |
| Densité par ha des grands arbres \geq 10 cm DHP | 1,01 \pm 0,65 | 1,02 \pm 0,60 | 0,89 \pm 0,60 | 1,04 \pm 0,80 | 0,13 |
| Densité par ha des petits arbres 5,0 – 9,9 cm DHP | 1,05 \pm 1,15 | 1,05 \pm 0,60 | 1,29 \pm 0,92 | 0,96 \pm 0,78 | 0,28 |
| Densités par ha de tous les arbres \geq 5 cm DHP | 1,03 \pm 0,76 | 1,04 \pm 0,50 | 1,08 \pm 0,69 | 0,99 \pm 0,53 | 0,04 |

Discussion

Les microcèbes, lémuriens de Madagascar sont des modèles convenables pour étudier la radiation évolutive des lémuriens, le rôle des relations habitat-animal ou l'évolution des systèmes sociaux dans ce processus. En effet, ils sont présents dans l'ensemble de Madagascar, ils se trouvent dans tous les restes d'habitats naturels appropriés, y compris la forêt primaire, la forêt secondaire et même les habitats dérangés (Petter *et al.*, 1977). En outre, plusieurs espèces sont soit en sympatrie directe, soit dans la même région, mais dans des types de végétations différentes. Finalement certaines espèces présentent une large distribution et d'autres sont à une distribution très restreinte (Kappeler & Rasoloarison, 2003 ; Mittermeier *et al.*, 2008). Ces caractères permettent de vérifier des hypothèses sur l'évolution biogéographiques basées sur des données phylogéographiques / génétiques aussi bien que des processus écologiques impliqués dans cette évolution (Wilmé *et al.*, 2006 ; Thalmann, 2007 ; Vences *et al.*, 2009).

Les résultats sur les structures des microhabitats dans chaque type de végétation montrent des différences de caractéristiques. D'après nos critères de description, il y a des sites qui ont des caractéristiques plus ou moins semblables. D'une part, sur la rive et le sable roux les densités des grands arbres sont respectivement 1308 ind./ha et 1349 ind./ha. D'autre part, sur le plateau calcaire et dans le site dégradé les densités des grands arbres sont respectivement 241 ind./ha et 292 ind./ha.

Malgré les différences au niveau des structures des microhabitats, la distribution des *M. griseorufus* ne montre pas une différence remarquable en termes d'abondance entre les différents types de végétation. Cependant, en observant le taux de recapture, il semblerait qu'il y ait des différences entre les structures des populations dans les différents types des végétations. Il est difficile d'expliquer les différences au niveau de recapture (par exemple : 84% dans la rive ; 36% dans le sable roux) parce que les structures de la végétation à la rive et au sable roux sont presque identiques. Le manque de capture des nouveaux individus à la rive après la troisième nuit pourrait indiquer une population stable avec des territoires fixes dans cet habitat. Par contre, dans les autres types de végétation, des populations pourraient avoir des domaines vitaux plus grands où il est aussi possible d'avoir des chevauchements. Ces grands domaines vitaux seraient le résultat d'une faible abondance de la nourriture dans l'habitat dégradé et dans la végétation sur calcaire. Aussi, la surface de l'habitat « sable roux » est assez petit et sous-forme d'un « îlot » dans la végétation sur calcaire. De ce fait, il se peut qu'il y ait un échange des individus entre le sable roux et le calcaire qui cause cette baisse de recapture dans ces types de végétation par rapport à la rive. En outre il faut noter que le taux de recapture dans les différents types de végétation n'est pas statistiquement significatif et les différences de pourcentages de recaptures pourraient être un hasard.

Les poids des microcèbes dans les différents types de végétation ne montrent aucune différence significative, ainsi que les autres mesures morphométriques à l'exception de la longueur du tibia. De même il n'y a pas une différence remarquable entre les paramètres morphologiques des individus dans les différents types de végétation. Ces données sont aussi à considérer préliminaires à cause du nombre d'individus qui est peu élevé. Elles sont semblables aux mesures des *M. griseorufus* à Beza Mahafaly et à Berenty (Rasoloarison *et al.*, 2000 ; Rasoazanabary, 2004 ; Génin, 2008).

L'absence de sélectivité chez *M. griseorufus* en matière des structures de la végétation est surprenante. Les informations disponibles avancent plutôt une séparation stricte liée aux types de la végétation des habitats entre *M. griseorufus* et *M. murinus* (Yoder *et al.*, 2002 ; Rasoazanabary, 2004 ; Génin, 2008 ; Gligor *et al.*, 2009). Ces informations suggèrent une spécificité dans l'utilisation des microhabitats par les deux espèces qui semble évidente dans les forêts où les deux espèces sont rencontrées. Dans des forêts où une de ces espèces est trouvée, la spécificité de *M. murinus* ne pourrait pas être confirmée (Andrianasolo *et al.*, 2006). Toutefois, d'autres études décrivent *M. murinus* comme une espèce peu spécialisée vis-à-vis de son habitat, dans des situations où cette espèce cohabite avec une espèce plus spécialisée telle que *M. ravelobensis* ou *M. berthae* (Rendigs *et al.*, 2003 ; Schwab & Ganzhorn, 2004 ; Dammhahn & Kappeler, 2008). Deux espèces montrant les mêmes besoins peuvent éviter la concurrence soit par une spécialisation sur des ressources spécifiques, soit par l'utilisation des espaces séparés. Dans le cas de *M. griseorufus*, la niche occupée est probablement réduite si cette espèce doit partager son habitat avec *M. murinus*. Cette sorte de concurrence produirait une séparation spatiale de ces deux espèces de *Microcebus*.

Conclusion

D'après nos résultats, nous pouvons avancer que *M. griseorufus* est une espèce généraliste vis-à-vis des structures de l'habitat. Si cette espèce est la seule représentant du genre dans l'habitat, elle occupe les microhabitats selon leur disponibilité. Si elle doit partager l'habitat avec une espèce concurrente comme *M. murinus*, *M. griseorufus* semble avoir un comportement d'infériorité et se rétracte dans des habitats qui ne sont pas utilisés par *M. murinus*.

Cette dernière semble utiliser les habitats plus riches (comme les forêts galeries) mais ne paraît pas être spécifiquement adaptée aux environnements plus secs. Ce mécanisme de la séparation spatiale est commun chez les espèces du même genre si elles ont des poids similaires dans le même habitat (Krebs, 2009).

Remerciements

Nous remercions la Commission CAFF/CORE, la Direction de l'Environnement, des Forêt et du tourisme, le Madagascar National Parks de nous avoir autorisé à effectuer ce travail. Le présent travail a été rédigé dans le cadre de collaboration entre l'Université d'Antananarivo (Département de Biologie Animale), l'Université de Hambourg (Ecologie Animale et Conservation) et Madagascar National Parks. Cette étude est financée par Primate Action Fund, DAAD, DFG Ga342/15-1 et WWF Allemagne. Nous remercions également Peggy Giertz, Jana Jeglinski, Domoina Rakotomalala et Tolona Andrianasolo pour leurs appuis, Rodin Rasoloarison et Steven Goodman pour leurs commentaires sur le manuscrit.

Références bibliographiques

- Andrianasolo, T. H., Andrianjalahatra, T. L., Rakotondranary, S. J., Ramarokoto, R. E. A. F., Randria, G., Rüdel, N., Schüller, J. & Ganzhorn, J. U. 2006. Habitat utilization of nocturnal lemurs in evergreen littoral forests of different degrees of degradation. In *Proceedings of the German-Malagasy research cooperation in life and earth science*, eds. C. Schwitzer, S. Brandt, O. Ramilijaona, M. Rakotomalala Razanahoera, D. Ackermann, T. Razakamanana & J. U. Ganzhorn, pp. 151-159. Concept Verlag, Berlin.
- Brower, J. E., Zar, J. H. & von Ende, C. N. 1990. *Field and laboratory methods for general ecology*. Wm. C. Brown Publishers, Dubuque.
- Charles-Dominique, P., Cooper, H. M., Hladik, A., Hladik, C. M., Pages, E., Pariente, G. F., Petter-Rousseaux, A., Petter, J.-J. & Schilling, A. 1980. *Nocturnal Malagasy primates*. Academic Press, New York.
- Dammhahn, M. & Kappeler, P. M. 2008. Small-scale coexistence of two mouse lemur species (*Microcebus berthae* and *M. murinus*) within a homogeneous competitive environment. *Oecologia*, 157: 473-483.
- Fleagle, J. G., Janson, C. & Reed, K. E. 1999. *Primate communities*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ganzhorn, J. U. 1989. Niche separation of seven lemur species in the eastern rainforest of Madagascar. *Oecologia*, 79: 279-286.
- 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.
- Gautier-Hion, A., Emmons, L. H. & Dubost, G. 1980.** A comparison of the diets of three major groups of primary consumers of Gabon (primates, squirrels and ruminants). *Oecologia*, 45: 182-189.
- Génin, F. 2008.** Life in unpredictable environments: First investigation of the natural history of *Microcebus griseorufus*. *International Journal of Primatology*, 29: 303-321.
- Gligor, M., Ganzhorn, J. U., Rakotondravony, D., Ramilijaona, O. R., Razafimahatratra, E., Zischler, H. & Hapke, A. 2009.** Hybridization between mouse lemurs in an ecological transition zone in southern Madagascar. *Molecular Ecology*, 18: 520-533.
- Goodman, S. M., Raheirilalao, M. J., Rakotomalala, D., Rakotondravony, D., Raselimanana, A. P., Razakarivony, H. V. & Soarimalala, V. 2002.** Inventaire des vertébrés du Parc National de Tsimanampetsotsa (Toliara). *Akon'ny Ala*, 28: 1-36.
- Kappeler, P. M. & Rasoloarison, R. M. 2003.** *Microcebus*, mouse lemurs, tsidy. In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1310-1315. University of Chicago Press, Chicago.
- Krebs, C. J. 2009.** *Ecology*. 6th Edition. Pearson Education Inc., San Francisco.
- Mamokatra 1999.** Etude pour l'élaboration d'un plan d'aménagement et de gestion au niveau de la Réserve Naturelle Intégrale de Tsimanampetsotsa. Diagnostic physico-bio-écologique. Deutsche Forstservice GmbH, Feldkirchen et Entreprise d'Etudes de Développement Rural "Mamokatra", Antananarivo.
- Mittermeier, R. A., Ganzhorn, J. U., Konstant, W. R., Glander, K., Tattersall, I., Groves, C. P., Rylands, A. B., Hapke, A., Ratsimbazafy, J., Mayor, M. I., Louis, E. J., Rumpler, Y., Schwitzer, C. & Rasoloarison, R. M. 2008.** Lemur diversity in Madagascar. *International Journal of Primatology*, 29: 1607-1656.
- Petter, J.-J., Albignac, R. & Rumpler, Y. 1977.** *Faune de Madagascar: Mammifères Lémuriens*. ORSTOM CNRS, Paris.
- Ralison, J. 2006.** Rapid assessment of lemurs in southern and southwestern forests of Madagascar. *Lemur News*, 11: 35-38.
- Rasoazanabary, E. 2004.** A preliminary study of mouse lemurs in the Beza Mahafaly Special Reserve, southwest Madagascar. *Lemur News*, 9: 4-7.
- Rasoloarison, R. M., Goodman, S. M. & Ganzhorn, J. U. 2000.** A taxonomic revision of mouse lemurs (*Microcebus*) occurring in the western portions of Madagascar. *International Journal of Primatology*, 21: 963-1019.
- Rendigs, A., Radespiel, U., Wrogemann, D. & Zimmermann, E. 2003.** Relationship between microhabitat structure and distribution in mouse lemurs (*Microcebus* spp.) of northwestern Madagascar. *International Journal of Primatology*, 24: 47-64.
- Schoener, T. 1977.** Competition and the niche. In *Biology of the Reptilia*, eds. C. Gans & D. W. Tinkle, pp. 35-136. Academic Press, London.
- 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: 307-330.
- SPSS 1999.** *SPSS Base 9.0 User's Guide*. SPSS Inc., Chicago.
- Terborgh, J. 1983.** *Five New World primates*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Thalmann, U. 2007.** Biodiversity, phylogeography, biogeography, and conservation: Lemurs as an example. *Folia Primatologica*, 78: 420-443.
- Vences, M., Wollenberg, K. C., Vieites, D. R. & Lees, D. C. 2009.** Madagascar as a model region of species diversification. *Trends Ecology and Evolution*, 24: 456-465
- Weisrock, D. W., Rasoloarison, R. M., Fiorentino, I., Ralison, J. M., Goodman, S. M., Kappeler, P. M. & Yoder, A. D. 2010.** Delimiting species without nuclear monophyly in Madagascar's mouse lemurs. *PLoS ONE*.
- Wilmé, L., Goodman, S. M. & Ganzhorn, J. U. 2006.** Biogeographic evolution of Madagascar's microendemic biota. *Science*, 312: 1063-1065.
- Yoder, A. D., Burns, M. M. & Génin, F. 2002.** Molecular evidence of reproductive isolation in sympatric sibling species of mouse lemurs. *International Journal of Primatology*, 23: 1335-1343.