



DEPARTEMENT DE BIOLOGIE ANIMALE



*Latimeria chalumnae*

MEMOIRE  
POUR L'OBTENTION DU  
**Diplôme d'Etudes Approfondies (D.E.A.)**

Formation Doctorale : *Sciences de la vie*  
Option : *Biologie, Ecologie et Conservation Animales*

**Évaluation de la tendance dynamique de la population  
de *Cheirogaleus medius* et de sa préférence d'habitat au  
niveau de la concession forestière de Kirindy CNFEREF**

Présenté par :

Mr RAKOTONIAINA Hasina Josué

Devant le JURY composé de :

Présidente : Mme RABETAFIKA Lydia, Professeur d'ESR

Rapporteurs : Mr RAKOTONDRAVONY Daniel, Maître de conférences

Mr Peter KAPPELER, Professeur Docteur

Examinateur : Mr ANDRIANARIMISA Aristide, Maître de conférences

Soutenu publiquement le : 18 mars 2011



DEPARTEMENT DE BIOLOGIE ANIMALE



*Latimeria chalumnae*



MEMOIRE  
POUR L'OBTENTION DU  
**Diplôme d'Etudes Approfondies (D.E.A.)**

Formation Doctorale : *Sciences de la vie*  
Option : *Biologie, Ecologie et Conservation Animales*

**Évaluation de la tendance dynamique de la population  
de *Cheirogaleus medius* et de sa préférence d'habitat  
au niveau de la concession forestière de Kirindy  
CNFEREF**

Présenté par :

Mr RAKOTONIAINA Hasina Josué

Devant le JURY composé de :

Présidente : Mme RABETAFIKA Lydia, Professeur d'ESR

Rapporteurs : Mr RAKOTONDRAVONY Daniel, Maître de conférences

Mr Peter KAPPELER, Professeur Docteur

Examinateur : Mr ANDRIANARIMISA Aristide, Maître de conférences

Soutenu publiquement le : 18 mars 2011

## **Remerciements**

Sans la miséricorde et la grâce de notre Seigneur, tout acharnement aurait été vain. Ainsi, mes premiers mots de gratitude sont d'emblée destinés à l'Essence de toute chose.

Nul n'est de préciser également que l'achèvement de ce présent mémoire réside sur la participation chaleureuse de plusieurs entités. Mes vifs remerciements sont de ce fait adressés :

- Au Dr RAKOTONDRAVONY Daniel, pour ses conseils avisés, son dévouement et surtout pour les heures passées à vouloir enrichir le présent travail malgré ses lourdes responsabilités
- Au Pr Dr Peter KAPPELER, pour sa confiance et son support inconditionnel mais aussi pour la disponibilité incroyable dont il a toujours fait preuve à mon égard
- Au Dr Cornelia KRAUS, mentor hors pair, qui a illuminé cette étude de la brillance de son esprit et en qui j'ai continuellement trouvé une aide précieuse
- Au Pr RABETAFIKA Lydia, qui a humblement accepté de me faire honneur en présidant le jury de ce mémoire, malgré ses multiples engagements
- Au Dr ANDRIANARIMISA Aristide pour son apport incontestable dans le perfectionnement de ce travail et sa bonne volonté d'y apporter également son esprit critique et ses compétences afin de jauger ce qui a été effectué
- Aux Dr RAZAFINDRAIBE Hanta et RAHERLALAO Marie-Jeanne pour leurs critiques pertinentes et le souci du détail dans l'amélioration de cet ouvrage

Ma profonde reconnaissance va pareillement à l'endroit :

- Du Dr RASOLOARISON Rodin et Mr RAZAFIMANANTSOA Léon pour le soutien colossal et la confiance qu'ils m'ont témoigné tout au long de cette étude
- Du Dr Melannie DAMMHahn, sans la contribution de qui ce travail n'aurait pas pu arriver à terme
- De toute l'équipe du DPZ, sans exception, que ce soit celle basée à Kirindy ou celle de Göettingen pour leur accueil plus que chaleureux et pour avoir apporté un brin d'humour et de gaieté aux séjours passés ensemble
- Du staff du Département de Biologie Animale (corps enseignant, P.A.T.) pour toute éducation fournie au sein de ce département

Enfin, et non des moindres, je tiens à exprimer une éternelle reconnaissance à tous ceux qui me sont chers (famille, proches et amis) et tout particulièrement:

- A Papa et Maman, symboles d'un amour intarissable ; veuillez trouver dans cet achèvement une réponse infime à ce don merveilleux que vous me faites jouir quotidiennement
- A ma belle famille (le clan ANDRIAMASINORO), « belle » dans tous les sens du terme ; veuillez apercevoir ici un respect profond pour votre bonté d'âme
- A tous les tributaires du clan RAKOTONIAINA, tous ceux avec qui j'ai partagé une partie de mon quotidien, frères et sœurs ; je vous adresse ici tous mes respects

*« Car l'Eternel donne la sagesse ; de sa bouche sortent  
la connaissance et la raison »*  
*Proverbes 2 : 6*

A un amour sans pareil...  
A une petite merveille...  
A une absence accablante...  
A un soupir dans l'attente...

A Sandra...

## Résumé

Selon les hypothèses actuelles, certains attributs biologiques comme un type de cycle de vie lent peuvent prédisposer une espèce sous l'influence d'aucun danger apparent à un risque élevé d'extinction. La présente étude vise à tester ces dernières en définissant la tendance dynamique d'une population de *Cheirogaleus medius*, espèce classée à risque faible d'extinction mais arborant un cycle de vie relativement lent. Pour ce faire, des modèles de capture-marquage-recapture applicables sur population fermée et sur population ouverte (formulation de Cormack-Jolly-Seber et Link-Barker) ont été utilisés sur des données provenant de la concession forestière de Kirindy CNFEREF entre 2002 et 2009. Une analyse de préférence d'habitat a ensuite été effectuée afin de consolider les résultats de la modélisation selon lesquels un déclin graduel de la population a été observé (tendance décroissante de l'effectif ou de la probabilité de survie, taux d'accroissement $<1$ ). Les caractéristiques du cycle de vie des cheirogales ont été démontrées par les faibles valeurs du taux de recrutement de la population et l'étude des habitats a révélé une préférence pour ceux ayant une forte densité en arbres avec un dbh $>10$  cm, ceci s'avérant être le reflet d'une réponse de *Cheirogaleus medius* à une démographie réduite.

---

**Mots clés :** *Cheirogaleus medius*, dynamique de population, capture-recapture, modèles, Cormack-Jolly-Seber, Link-Barker, population fermée, population ouverte, Kirindy CNFEREF, Madagascar

## **Abstract**

Current idea argues that some biological attributes as slow life history predispose species to a high extinction risk. This study aimed to test those hypotheses by assessing the population dynamic trends of *Cheirogaleus medius* which is categorized as “low risk, least concern” but have also a relatively slow life history. Closed and open population models (Cormack-Jolly-Seber et Link-Barker) were then applied on capture-recapture data taken from the forestry concession of Kirindy CNFEREF between 2002 to 2009. Habitat preference assessment was also done to strengthen the modeling results which shown a gradual decline of the population (declining trend of the number of individual and the survival probability, growth rate value $<1$ ). The species slow life history was drawn by low values of the recruitment rate. Habitat preference analysis revealed that those with a higher density of big trees ( $dbh>10$  cm) were more attractive for *Cheirogaleus medius*. This last pattern was considered to be a response of the species to the reduced density.

---

**Keywords :** *Cheirogaleus medius*, population dynamics, capture-recapture, models, Cormack-Jolly-Seber, Link-Barker, open and closed population, Kirindy CNFEREF, Madagascar

## Famintinana

Araka ireo petrakevitra hita ankehitriny dia misy toetoetra ara biolojika, tahaka ny fiadan'ny fivoaran-javamanana aina, izay mamonona avy hatrany ny sokajim-biby iray hanana kinanga ho an'ny faharinganana avo dia avo. Ity fikarohana ity dia mikendry indrindra ny hanamarina ireo petrakevitra ireo amin'ny fanoritsoritana ny fironan'ny haihetsika ara isan'ny *Cheirogaleus medius*, karazam-biby izay voasokajy ho manana kinanga ho an'ny faharinganana iva dia iva nefá mivoatra miadana ihany koa. Nanatanterahaña izany dia fampimirana misary “famaboana-fanamarihana-fanamaboana indray” izay azo ampiarina amina endrim-piaraha-monina mikatona sy misokatra (filàzan'i Cormack-Jolly-Seber sy Link-Barker) no nampiasaina tamina vokatr'asa voaangona tao Kirindy CNFEREF nanomboka ny taona 2002 hatramin'ny 2009. Nanatanteraka fitsikerana ny fitiavam-ponenana manokana ihany koa tamin'izany mba nanamafisana orina ny valiny azo avy amin'ireo sary fampimirana, valiny izay nampiseho fihenana miandalan'ny isan'ireo biby ireo (hita tamin'ny firona nihenan'ny isa sy ny fanampoizana ny fitohizam-piaianan'izy ireo, taham-pitomboan'ny mponina<1). Ny toetoetry ny fivoara-piaianan'ny kely be oy dia hita tamin'ny aivan'ny taham-pandraisana mponina vaovao. Ny famakafakana ny toeram-ponenan'izy ireo dia nampiseho ihany koa fitiavana manokana ireo toerana izay ahitana salanisan-kazo vaventy ( $dbh>10sm$ ) isan-kektara ambony. Io toe-javatra farany io dia noheverina ho fitondrantena avalin'ny *Cheirogaleus medius* ny fihenan'ny isan'izy ireo.

---

**Teny fanalahidy :** *Cheirogaleus medius*, haihetsika ara isan'ny mponina, famaboana-famaboana indray, sary fampimirana, Cormack-Jolly-Seber, Link-Barker, endrim-piaraha-monina mikatona, endrim-piaraha-monina misokatra, Kirindy CNFEREF, Madagasikara

# Sommaire

Liste des Tableaux.....	i
Liste des Figures .....	ii
Liste des acronymes et abréviations.....	iii
Introduction .....	1
I. Matériels et Méthodes .....	4
1. Milieu d'étude.....	4
1.1. Situation géographique .....	4
1.2. Climat .....	4
1.3. Faune .....	5
1.4. Flore.....	6
1.5. Site d'étude .....	6
2. Matériel biologique .....	7
2.1. Position systématique .....	7
2.2. Biologie et écologie.....	8
3. Collecte des données sur terrain .....	9
3.1. Piégeage et marquage .....	9
3.2. Structure d'habitat .....	9
4. Analyse des données .....	10
4.1. Paramètres estimés : $N$ , $\phi$ , $p$ , $f$ et $\lambda$ .....	11
4.2. Méthode d'estimation des paramètres $N$ , $\phi$ , $p$ , $f$ et $\lambda$ .....	11
4.3. Estimation sur population fermée.....	12
4.3.1. Définition d'une population fermée et suppositions .....	13
4.3.2. Test de fermeture.....	13
4.3.3. Principe de modélisation et modèles candidats à une sélection .....	13
4.3.4. Sélection de modèle .....	14
4.4. Estimation sur population ouverte.....	14
4.4.1. Modélisation suivant la formulation de Cormack-Jolly-Seber (CJS) .....	15
4.4.2. Modélisation suivant la formulation de Link-Barker (LB) .....	16
4.4.3. Test d'ajustement d'un modèle : « $\hat{c}$ » .....	18

4.4.4. Outil de sélection d'un modèle parcimonieux (Akaike's Information Criterion) et mise en moyenne des modèles .....	18
4.5. Analyse de la structure d'habitat .....	19
II. Résultats et interprétations .....	20
1. Analyse sur population fermée .....	20
2. Analyse sur population ouverte .....	22
2.1. Cormack-Jolly-Seber .....	22
2.2. Link-Barker .....	26
3. Structure d'habitat.....	28
III. Discussion .....	31
Conclusion .....	34
Références bibliographiques .....	36
Annexes.....	I
Annexe 1: Agencement des données.....	II
Annexe 2: Schématisation de la situation temporelle des paramètres estimés à chaque occasion $t_i$ .....	II
Annexe 3: Vraisemblance et vraisemblance maximale .....	III
Annexe 4: Modèles candidats à la sélection pour une estimation sur population fermée.....	V
Annexe 5: Probabilité de distribution de l'ensemble des histoires de capture possibles pour les modèles de population close.....	VI
Annexe 6: Méthode de sélection de modèle sur population fermée .....	VIII
Annexe 7: Ajustement d'un modèle et variance extra-binomiale.....	VIII
Annexe 8: Sélection de modèle et Akaike's Information Criterion .....	IX
Annexe 9: Mise en moyenne et inférence basée sur plusieurs modèles .....	XI

## Liste des Tableaux

<b>Tableau I.</b> Liste des paramètres estimés et leur signification biologique.....	11
<b>Tableau II.</b> Caractérisation de $\phi$ et de $p$ et leur signification biologique suivant la formulation de Cormack-Jolly-Seber.....	16
<b>Tableau III.</b> Ensembles des modèles utilisés et leur signification biologique selon la formulation de Link-Barker.....	17
<b>Tableau IV.</b> Nombre d'individus réellement capturés entre 2002 et 2009. ....	20
<b>Tableau V.</b> Résultat du test de fermeture de la population. ....	20
<b>Tableau VI.</b> Sélection de modèles pour l'estimation de $N$ pour chaque année. ....	21
<b>Tableau VII.</b> Nombre d'individus capturés et estimation de $N$ pour chaque année de capture suivant un modèle de population fermée. ....	21
<b>Tableau VIII.</b> Récapitulation de la sélection de modèles pour la formulation de Cormack-Jolly-Seber. ....	24
<b>Tableau IX.</b> Récapitulation de la sélection de modèles pour la formulation de Link-Barker.....	26
<b>Tableau X.</b> Récapitulation des résultats relatifs à la modélisation.....	28
<b>Tableau XI.</b> Ensemble des modèles utilisés et leur signification biologique pour la population considérée close.....	V

# Liste des Figures

<b>Figure 1:</b> Localisation de la concession forestière de Kirindy et le campement permanent du DPZ et du CNFEREF .....	4
<b>Figure 2:</b> Diagramme ombrothermique de la région d'étude.. .....	5
<b>Figure 3:</b> Localisation du site d'étude (site N5) au niveau de la concession forestière de Kirindy CNFEREF.....	7
<b>Figure 4:</b> Différence des sessions de capture entre les 2 moitiés du site N5.....	12
<b>Figure 5:</b> Tendance évolutive du nombre d'individus capturés et de l'estimation de $N$ pour chaque année de capture.....	22
<b>Figure 6:</b> Estimations de $\phi$ et de $p$ selon la formulation de Cormack-Jolly-Seber. ....	25
<b>Figure 7:</b> Estimations de $\phi$ , $p$ , $f$ et $\lambda$ selon la formulation de Link-Barker. ....	27
<b>Figure 8:</b> Distribution de <i>C. medius</i> sur N5 en 2009 .....	29
<b>Figure 9:</b> Comparaison de la structure de l'habitat fréquenté et non fréquenté par <i>Cheirogaleus medius</i> en fonction de la densité des arbres et de l'ouverture de la canopée. ....	30
<b>Figure 10:</b> Relation entre la vraisemblance et la valeur estimée d'un paramètre.....	IV

## **Liste des acronymes et abréviations**

<b>AIC :</b>	Akaike's Information Criterion
<b>AICc :</b>	Corrected Akaike's Information Criterion
<b>CFPF :</b>	Centre de Formation Professionnelle Forestière
<b>CJS :</b>	Cormack-Jolly-Seber
<b>CNFEREF :</b>	Centre National de Formation, d'Étude et de Recherche en Environnement et Foresterie
<b>dbh :</b>	Diameter at breast height (diamètre à hauteur de poitrine)
<b>df:</b>	Degree of freedom (degré de liberté)
<b>DPZ :</b>	Deutsches Primatenzentrum
<b>LB :</b>	Link-Barker

## Introduction

Depuis l'apparition des problèmes soulevés par le dépérissage progressif des ressources naturelles mondiales, la quantification de ces dernières en vue de leur meilleure gestion est devenue capitale. L'importance de ces ressources étant généralement jaugée par leur relative abondance et l'étendue de leur localisation, les qualificatifs respectivement « rare » et « endémique » conduiraient indubitablement à considérer la faune malgache dont l'unicité n'est certainement plus à prouver (Tattersall, 1982 ; Harcourt et Thornbeck, 1990). Ne serait ce qu'en ces termes, l'étude de la dynamique des populations fauniques malgaches conservera toujours son intérêt majeur, celles-ci étant d'ailleurs d'autant plus menacées par le rythme effréné de la fragmentation voire de la perte de leur habitat naturel durant ces dernières décennies (Green et Sussman, 1990 ; Agarwal et al., 2005 ; Hanski et al., 2007 ; Harper et al., 2007 ; Allnutt et al., 2008).

Face à cette situation, les lémuriens se sont toujours révélés être un des groupes les plus intéressants étant donné leur position clé au sein de la biodiversité malgache, leur intérêt biologique et leur niveau de vulnérabilité à l'extinction. Il a été de plus spécialement constaté que cette dernière caractéristique était accentuée par certains attributs biologiques des espèces tels qu'une position élevée dans la chaîne trophique, une faible densité ou encore un cycle de vie relativement lent matérialisé généralement par une faible natalité, une longue durée de gestation ou une atteinte tardive de la maturité sexuelle (Purvis et al., 2000). Ceci permettrait alors de suggérer qu'une espèce apparemment hors de danger pourrait être potentiellement vulnérable à une extinction locale suite à une perte d'habitat et/ou à un événement démographique stochastique quelconque si elle arborait ces particularités.

Cette affirmation a suscité notre intérêt pour l'étude de la population de *Cheirogaleus medius* de la concession forestière de Kirindy CNFEREF. En effet, cette espèce à première vue sauve et classée par l'IUCN dans la catégorie LRlc, pour Low Risk, least concern, (IUCN, 2010) présente toutes les spécificités d'une espèce à cycle de vie lent : portée généralement limitée à deux (02) petits, maturité sexuelle atteinte à deux (02) ans d'âge, une seule reproduction annuelle qui est même parfois éludée (Foerg, 1982 ; Müller et Thalmann, 2002). Récemment, des

observations anecdotiques ont même argumentées pour un probable déclin de la population de la zone N5 de cette concession malgré le fait que les cheirogales y ont encore été fortement recensés en 1995 (Schwab et Ganzhorn, 2004). L'objectif fondamental de cette étude a donc été de vérifier si ces observations pouvaient être supportées par des modèles de capture-recapture (un modèle de capture-recapture étant défini ici et par la suite comme un modèle pouvant être utilisé avec des données obtenues par une méthode de capture-recapture).

Parallèlement, afin d'étayer les résultats de cette démarche, une notion de base en éthologie et écologie des populations a été prise en compte : les populations naturelles peuvent arborer une réponse comportementale face à toute variation démographique de sorte à maximiser leur maintien. Ces réponses sont généralement une recherche de nouveaux milieux pour une forte démographie et une préférence d'habitat pour une faible démographie (Mangel et Clark, 1988 ; Begon et al, 2006). Ainsi faisant, la distinction d'une certaine préférence d'habitat au sein de la population permettrait de consolider l'hypothèse d'un déclin de celle-ci sachant qu'aucun comportement de ce genre n'a été observé en 1995 (Schwab et Ganzhorn, 2004). Pour ce faire, une comparaison structurelle entre les sites de captures de 1995 et ceux de 2009 a été le second objectif de ce travail.

Du point de vue de la recherche, cette étude vise également à apporter un peu plus d'information sur un domaine assez méconnu concernant les lémuriens qu'est la dynamique de population. En effet, malgré les innombrables données rapportées sur les dangers auxquels ce groupe est soumis, un contraste flagrant est constaté quant au nombre insuffisant de travaux ayant pour objet l'analyse de l'évolution démographique de ce dernier. Les rares études consistantes à long terme effectuées sur le sujet ont eu pour cible *Propithecus diadema edwardsi* (Wright, 1995 ; Pochron et al., 2004) et *Microcebus murinus* (Ganzhorn et Schmid, 1998). Particulièrement pour *C. medius*, ce type d'information s'avère même être inexistant et ceci pourrait être dû au fait que cette espèce a toujours été observée comme étant sauve (Godfrey et Irwin, 2007).

En récapitulatif, afin d'évaluer la tendance dynamique de la population de *C. medius* du site N5 de la concession forestière de Kirindy CNFEREF, plusieurs modèles de capture-recapture ont été appliqués aux données de capture de 2002 à 2009. Une première étape pour l'estimation de son effectif a été faite en utilisant des modèles assumant une structure de population close

(Otis et al., 1978). Des modèles applicables à une structure ouverte ont ensuite été manipulés afin de déterminer les principaux moteurs d'une variation démographique de celle-ci : le modèle de Cormack-Jolly-Seber (Cormack, 1964 ; Jolly, 1965 ; Seber, 1965) pour une estimation de la survie et le modèle de Link-Barker (Link et Barker 2005) pour déterminer le taux de recrutement et l'accroissement de la population. Ensuite, une comparaison de la structure d'habitat entre les points de capture positifs et des points aléatoires de capture négatif a été menée. Ensemble, tout ceci devrait donner un schéma de la vitesse et des causes démographiques de la variation de l'effectif de la population ainsi qu'une idée de leurs conséquences à petite échelle sur une population type de *C. medius* et pourrait donc servir de base empirique pour des prises de mesures de conservation ultérieures.

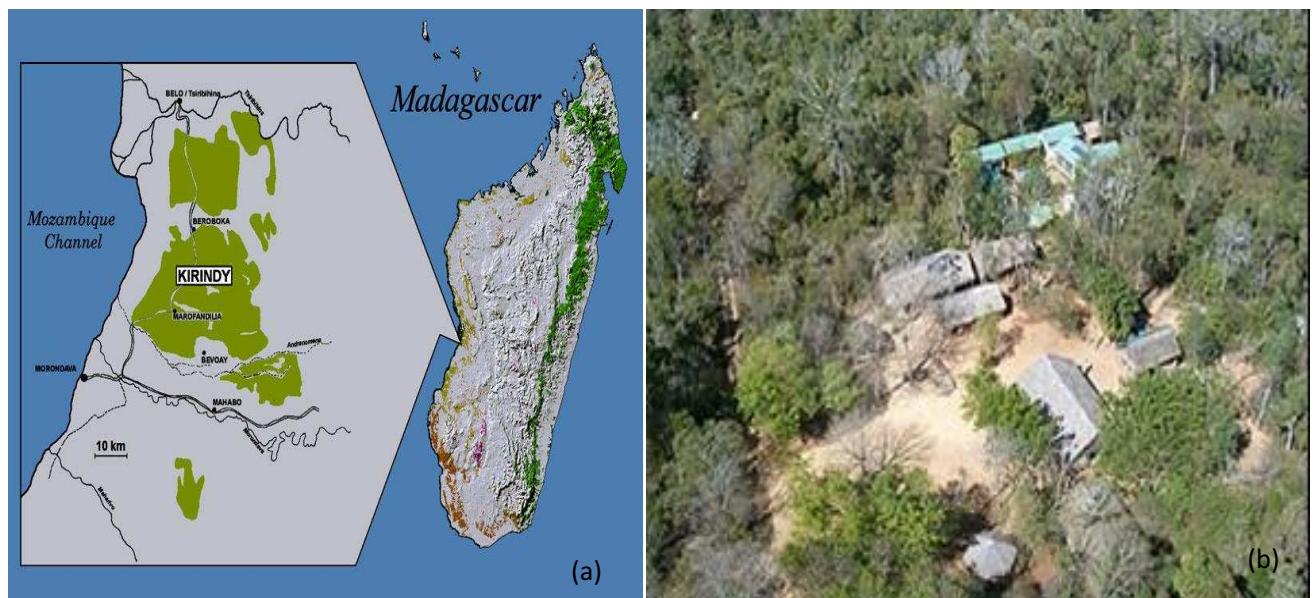
Pour la présente étude, une présentation des matériels et méthodes utilisés sera suivie d'un développement des résultats obtenus et de leurs interprétations et clôturée par une partie discussion et une brève conclusion.

## I. Matériels et Méthodes

### 1. Milieu d'étude

#### 1.1. Situation géographique

La concession forestière de Kirindy CNFEREF (Centre National de Formation, d'Étude et de Recherche en Environnement et Foresterie), anciennement CFPF (Centre de Formation Professionnelle Forestière), se localise à environ 60 km au Nord-ouest de Morondava (Figure 1a). Kirindy est distante de 20 km de la côte et s'élève de 18 à 40 m d'altitude. Le campement permanent, regroupant celui du DPZ (Deutsches Primatzentrum) et le campement touristique du CNFEREF (Figure 1b) se situe environ à 44°39'E, 20°03'S le long de la piste dite CONOCO (Sorg et Rohner, 1996). La concession s'étend principalement le long de la rivière saisonnière « Kirindy », d'où sa dénomination.



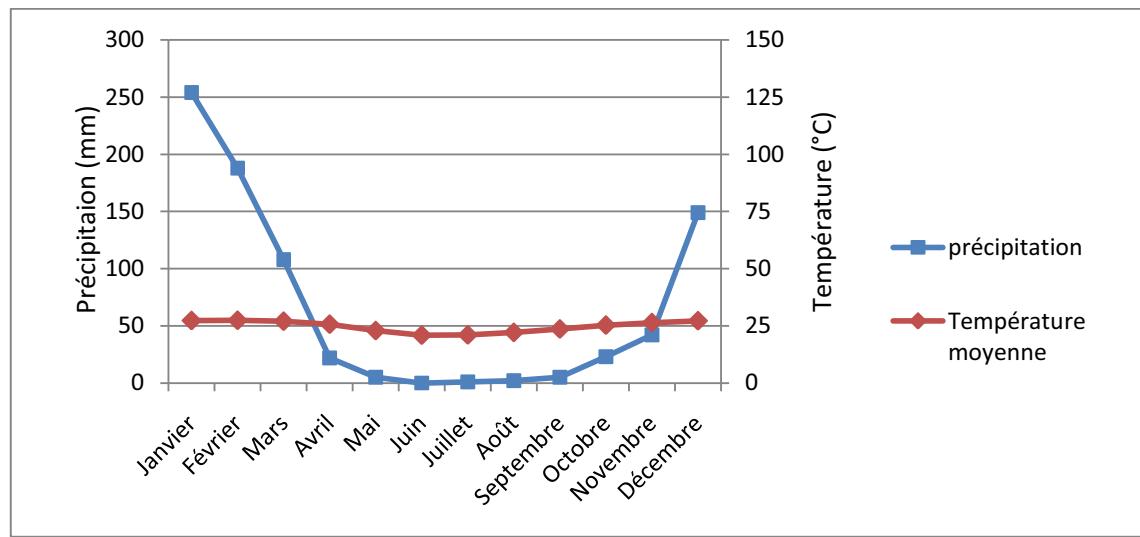
**Figure 1:** Localisation de la concession forestière de Kirindy (a) et le campement permanent du DPZ et du CNFEREF(b). (Source : DPZ, Göttingen).

#### 1.2. Climat

Selon les informations rapportées par Sorg et Rohner (1996), cette région est caractérisée par une saison chaude et humide entre novembre et avril et une saison plus fraîche et sèche entre mai et août (Figure 2). La transition d'octobre et novembre s'avère déjà être assez chaude avec la possibilité d'avoir quelques précipitations. Les précipitations se concentrent en janvier et février

où elles peuvent être extrêmes en présence d'une dépression tropicale. Néanmoins, la saison humide peut être interrompue par plusieurs jours sans pluie. Des données récoltées entre 1979 et 1987 dans la concession forestière du CNFEREF ont montré une pluviométrie moyenne annuelle de 799 mm avec un maximum et un minimum de 1326 mm et 575 mm respectivement.

Dans cette région de Morondava, la température moyenne annuelle est de 24,7°C avec une moyenne maximale de 30,7°C et une moyenne minimale de 19,0°C.



**Figure 2:** Diagramme ombrothermique de la région d'étude. Les données de températures proviennent de Morondava et les données pluviométriques ont été récoltées à la concession forestière de Kirindy CNFEREF entre 1979 et 1987 (Tache, 1994).

### 1.3. Faune

La forêt de Kirindy contient une communauté primatologique très riche (Ganzhorn et Kappeler, 1996). Elle renferme entre autre six (6) espèces nocturnes (*Microcebus berthae*, *Microcebus murinus*, *Cheirogaleus medius*, *Mirza coquerelii*, *Phaner furcifer* et *Lepilemur ruficaudatus*), une (1) espèce diurne (*Propithecus verreauxi*) et une (1) espèce cathémérale (*Eulemur rufifrons*). Par leurs mœurs et besoins, une forte interaction sociale et démographique peut être observée entre *Microcebus berthae*, *Microcebus murinus* et *C. medius* (Schwab et Ganzhorn, 2004).

La faune reptilienne y est fortement représentée avec notamment des espèces de la famille des Gekkonidae, Chamaeleonidae, Scincidae, Gerrhosauridae, Iguanidae, Thyphlopidae, Boidae, et Colubridae (Bloxam *et al.*, 1996).

Hawkins et Wilmé (1996) ont pu y recenser plus d'une soixantaine d'espèces d'oiseaux dont six reconnues comme en danger ou presque, à savoir : *Lophotibis cristata*, *Mesitornis variegata*, *Aviceda madagascariensis*, *Accipiter henstii*, *Accipiter madagascariensis* et *Falco zoniventris*.

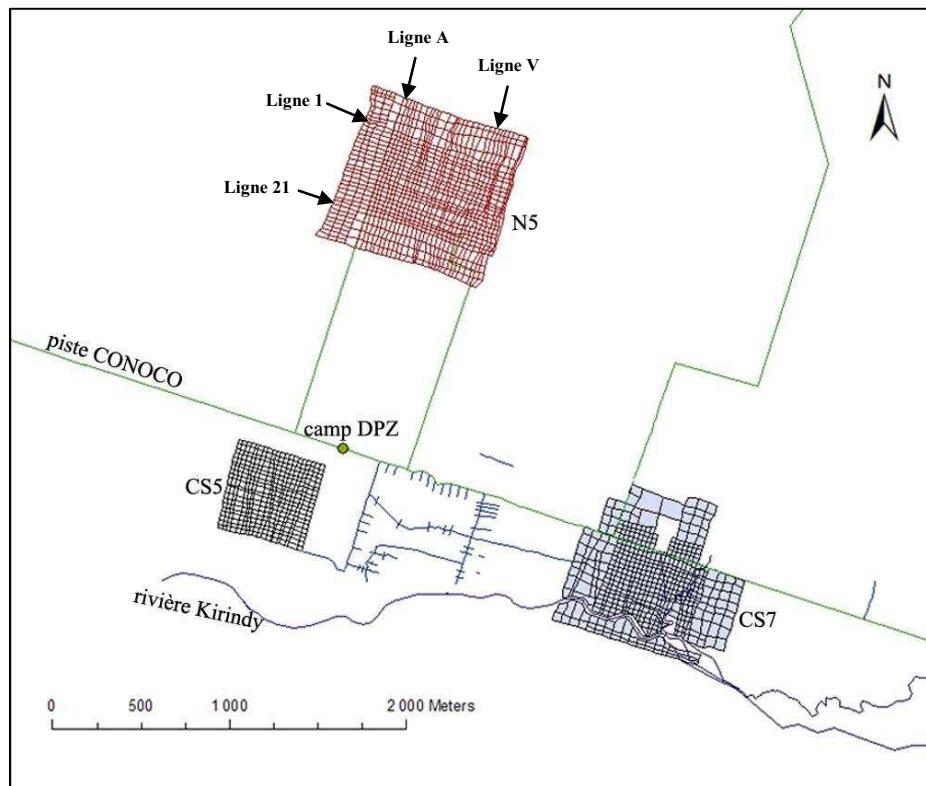
Outre les lémuriens, plus d'une vingtaine d'espèces de mammifère peuvent également y être rencontrées, dont sept espèces d'insectivores, cinq de rongeurs, trois de carnivores et sept de chauves-souris (Ganzhorn *et al.*, 1996). Parmis eux, se trouve le plus grand rongeur de Madagascar (*Hypogeomys antimena*).

#### 1.4. Flore

La forêt de cette partie Ouest de l'île est qualifiée de forêt dense caducifoliée saisonnièrement sèche (Guillaumet et Koechlin, 1971 ; Du Puy et Moat, 1996). La phénologie de la forêt caducifoliée de Kirindy est fortement reliée à la pluviométrie de la région. De ce fait, cette forêt montre des caractéristiques très saisonnières avec généralement un début de la production foliaire à la fin de la saison sèche en septembre. Certains arbres peuvent fleurir pendant la saison sèche tandis que la période de fructification s'étend globalement tout au long de l'année avec notamment un pic durant la saison sèche. Cependant, les périodes de floraison, feuillaison et fructification varient sensiblement selon les espèces (Sorg et Rohner, 1996).

#### 1.5. Site d'étude

Les études effectuées ont été restreintes au niveau du site N5 de la concession forestière. Ce site se situe précisément au nord de la piste CONOCO et au kilomètre 5 de celle-ci à partir du croisement entre la piste et la RN8 vers Belo-sur-Tsiribihina, d'où sa dénomination (N5 pour Nord, 5 km ; Figure 3). Le site N5 est quadrillé par des pistes praticables tous les 25 m. La présente étude s'est focalisée sur sa partie centrale étendue sur 25 ha (500x500 m) entre les pistes numérotées A à V d'Ouest à l'Est et 01 à 21 du Sud au Nord. Le choix du site a été effectué en fonction des données déjà disponibles mais également surtout à cause du caractère non touristique de celui-ci, évitant de cette manière toutes perturbations liées à cette activité.



**Figure 3:** Localisation du site d'étude (site N5) au niveau de la concession forestière de Kirindy CNFEREF.

## 2. Matériel biologique

### 2.1. Position systématique

Règne :	Animal
Embranchement :	Vertébrés
Classe :	Mammifères
Ordre :	Primates
Infra-ordre :	Lemuriformes
Famille :	Cheirogaleidae (Gray, 1873)
Genre :	<i>Cheirogaleus</i>
Espèce :	<i>Cheirogaleus medius</i> (E. Geoffroy, 1812)

## 2.2. Biologie et écologie

Les cheirogales sont généralement retrouvés dans les forêts sèches de l'Ouest de Madagascar (Tattersall, 1982). Ayant une longue histoire taxonomique (Groves, 2000), *C. medius* fait partie de la famille des plus petits primates au monde (Mittermeier, 2008), sa taille adulte totale variant généralement entre 40 à 50 cm et sa masse affichant une forte variation saisonnière entre 120 et 270 g (Petter, 1978 ; Fietz et Ganzhorn, 1999; Müller, 1999). La variation de poids de *C. medius* s'illustre par une perte considérable de poids vers le début de la saison humide (vers octobre) et un gain pouvant aller jusqu'à doubler la masse de l'animal au début de la saison sèche (Fietz et Ganzhorn, 1999). Cette fluctuation est fortement reliée à la plus importante particularité de ce genre : l'hibernation. En effet, les cheirogales sont capables d'hiberner pendant une période pouvant s'étaler jusqu'à sept (7) mois lors de la saison sèche (Petter, 1978 ; Hladik *et al.*, 1980 ; Petter-Rousseaux, 1980 ; Fietz et Ganzhorn, 1999 ; Dausmann *et al.*, 2004 ; Dausmann *et al.*, 2005 ; Mittermeier *et al.*, 2010) et les périodes de perte et de gain en masse correspondent respectivement à la fin et au début de la période d'hibernation (Müller, 1999 ; Fietz et Ganzhorn, 1999). Même si les cheirogales sont omnivores (Hladik *et al.*, 1980 ; Petter-Rousseaux, 1980), selon Fietz et Ganzhorn (1999) le gain rapide de poids avant l'hibernation se fait par un processus couplé d'augmentation de l'alimentation riche en sucre et d'une réduction de la locomotion, la matière grasse accumulée étant alors stockée au niveau de la queue de l'animal. La durée de l'hibernation est légèrement différente entre les sexes car il a été en effet observé que les mâles se réveillent plus tôt que les femelles (Müller et Thalmann, 2002).

Il a été notamment démontré que *C. medius* arbore un système de reproduction monogame où les adultes males et femelles vivent en couple permanent (Müller, 1998 ; Fietz, 1999) sans toutefois écarter la possibilité d'avoir des copulations extra-couples en période de reproduction (Fietz *et al.*, 2000). Chaque femelle peut avoir une portée de 1 à 5 petits, avec une moyenne généralement limitée à deux (2), après une gestation d'environ 62 jours pour une fréquence d'une seule portée par an (Foerg, 1982 ; Müller et Thalmann, 2002). Une famille est composée principalement d'un mâle, d'une ou parfois de deux femelles et des progénitures issues de l'année précédente (Fietz, 1999). Au sein d'une famille, la femelle n'est pas apte à prendre seule soin de ses petits, d'où l'aspect fondamental des soins paternels (Müller, 1998 ; Fietz, 1999 ; Fietz *et al.*, 2000) observé chez cette espèce.

Pour la population étudiée, même avec un système de reproduction monogame (Fietz, 1999), le taux de copulation extra-couple a été rapporté comme pouvant atteindre 44% (Fietz *et al.*, 2000). Des variations de poids allant jusqu'à 118% y ont été observées (Fietz et Ganzhorn, 1999) et le domaine vital des cheirogales de ce site a été calculé à  $15621 \pm 4679 \text{ m}^2$  (Fietz 1999). Les cheirogales de cette concession forestière ont été intensivement étudiés entre 1995 et 2001, mais depuis lors, seules des données obtenues à partir de captures accessoires ont été récupérées.

Finalement, bien que cette situation n'ait été encore jamais vérifiée pour les populations naturelles, il a été observé qu'en captivité les cheirogales pouvaient atteindre jusqu'à 20 ans d'âge (Nowack, 1999).

### **3. Collecte des données sur terrain**

#### **3.1. Piégeage et marquage**

Cent vingt et un (121) pièges Sherman (10 x 11,5 x 38 cm) ont été installés à raison de cinq (5) nuits consécutives chaque mois (2009 : novembre, décembre), chaque piége étant distant de 50 m et disposé aux intersections des pistes quadrillant le site d'étude. Une tranche de banane a été utilisée comme appât et les pièges ont été placés à une hauteur comprise entre 40 et 200 cm. Ces derniers ont été ouverts et appâtés tard dans l'après-midi et vérifiés tôt dans la matinée. La relâche des individus capturés a été faite tard dans l'après-midi exactement à leur point de capture. Parmi les animaux capturés, ceux qui n'ont jamais été marqués lors d'études précédentes ont été individuellement marqués à l'aide d'une injection sous-cutanée d'une capsule de verre comportant une puce électronique codée ou transpondeur (Trovan, EURO I.D. Usling, Weilerswist, Germany). Son identification se fait alors via onde-radio avec un lecteur.

#### **3.2. Structure d'habitat**

Cette analyse a été conduite afin de vérifier une possible corrélation entre la distribution de *C. medius* au niveau du site et son abondance. Quarante deux (42) plots de 5x5 m ont été érigés au niveau du site d'étude durant le mois d'avril 2010. Les localisations de 21 d'entre eux ont été choisies directement sur les 21 points de capture à résultat positif des sessions de l'année précédente. Les localisations des 21 autres ont été choisies aléatoirement au niveau des spots restants après avoir pris soin d'établir une distance de garde de 75 m tout autour des points de capture positifs, marge prise légèrement supérieure à la superficie du domaine vital de *C. medius*.

( $15621 \pm 4679 \text{ m}^2$ ) selon Fietz (1999). Ainsi faisant, 21 des plots ont été considérés comme établis au niveau du domaine vital fréquenté par *C. medius* et les 21 restants en dehors.

Trois (3) critères fondamentaux ont été évalués au niveau de chaque plot pour la caractérisation de l'habitat :

- La densité des arbres avec un  $\text{dbh} < 10 \text{ cm}$  afin d'avoir une estimation de la densité de la structure végétale globale du milieu.
- La densité des arbres avec un  $\text{dbh} > 10 \text{ cm}$  supposés être assez épais pour servir de niche aux cheirogales.
- L'ouverture de la canopée estimée approximativement en ayant utilisé un tube cylindrique en carton.

L'estimation des densités d'arbre sera rapportée à l'hectare.

#### 4. Analyse des données

Les estimations et analyses seront basées sur le principe de la méthode largement répandue de capture-recapture (Chapman, 1954 ; Burnham, 1993).

Le but principal de cette étude étant la définition de la tendance dynamique de la population des cheirogales au niveau du site d'étude, les données obtenues sur une seule année seraient insuffisantes. De ce fait, des données supplémentaires des années 2002, 2004, 2005, 2006, 2007 et 2008 (Dammhahn, non publié) seront ajoutées à l'analyse de celles obtenues en 2009. Il est toutefois à noter que ces données supplémentaires proviennent de captures auxiliaires car ces sessions ont été destinées pour l'étude des microcèbes. Néanmoins, que ce soit pour les captures de 2002 à 2008 ou celles de 2009, les deux espèces ont toujours été recensées dans les pièges. En fait, le seul élément différent pour ces sessions a été la taille des pièges qui ne constituait aucunement un facteur limitant des résultats de capture, ce qui rendra de ce fait ces données parfaitement comparables.

Toutes modélisations concernant la dynamique de la population étudiée seront dirigées à l'aide du programme informatique MARK version. 6.0 (White et Burnham, 1999) et du programme CAPTURE (Otis *et al.*, 1978 ; White *et al.*, 1982 ; Rexstad et Burnham, 1992) disponible dans MARK tandis que les tests statistiques utiles pour l'analyse de la structure

d'habitat seront effectués avec le programme SPSS version 17.0 (SPSS inc., an IBM Company product, Chicago Illinois). Pour toutes analyses, les données de capture seront exprimées sous forme matricielle (Cooch et White, 2009) selon les « historiques de capture » respectifs des individus (détails en annexe 1).

#### 4.1. Paramètres estimés : $N$ , $\phi$ , $p$ , $f$ et $\lambda$

Selon le type de modèles requis (modèles assumant l'hypothèse d'une population fermée ou ouverte), l'évolution en effectif de la population étudiée durant sept (7) ans (2002, 2004-2009) sera définie directement par l'estimation de l'effectif de la population  $N$  ou indirectement par l'estimation d'autres paramètres comme la probabilité de survie apparente  $\phi$  (Lebreton *et al.*, 1993) permettant de contourner les problèmes relatifs à l'estimation de  $N$  (Carothers, 1973 ; Lebreton *et al.*, 1992). Le Tableau I résume la liste des paramètres obtenus et leur définition. Les notations utilisées sont celles proposées par Lebreton *et al.* (1992).

**Tableau I.** Liste des paramètres estimés et leur signification biologique.

Paramètres	Définition et signification biologique
$N$	Effectif estimé de la population
$\phi$	Probabilité de survie d'un individu de la population entre deux temps $t$ et $t+1$
$p$	Probabilité de recapture (capture pour les modèles clos) d'un individu de la population
$f$	Taux de recrutement <i>per capita</i> : taux de nouveaux individus nets entrant dans la population entre les occasions $t$ et $t+1$ calculé à partir du nombre d'individus présents à l'occasion $t$ . Si $f=1$ entre $t$ et $t+1$ , chaque individu présent à $t$ est capable de se régénérer entre $t$ et $t+1$
$\lambda$	Taux d'accroissement de la population entre chaque occasion. Si $\lambda=1$ entre $t$ et $t+1$ , la population est stable entre ces occasions

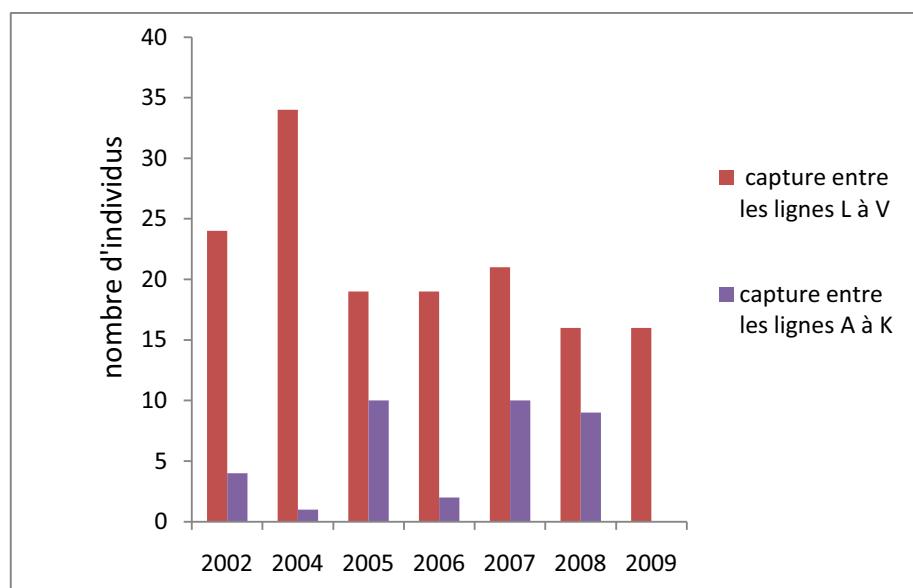
Un repérage temporel de chaque paramètre est donné en annexe 2.

#### 4.2. Méthode d'estimation des paramètres $N$ , $\phi$ , $p$ , $f$ et $\lambda$

Le programme MARK permet une estimation des paramètres d'intérêt ( $N$ ,  $\phi$ ,  $p$ ,  $f$  et  $\lambda$ ) ainsi que leur distribution en appliquant la théorie communément utilisée de la fonction de vraisemblance (Edwards, 1972 ; Burnham *et al.*, 1987) et de la définition de la distribution de celle-ci (Harville, 1977). Plus simplement, ces paramètres seront estimés par déduction suivant la structure des données récoltées (détails en annexe 3).

#### 4.3. Estimation sur population fermée

Une première phase d'analyse des données de capture sera faite en assumant que la population étudiée est un système clos ou fermé (voir ci-dessous pour la définition). Les modèles utilisés permettront une estimation directe de l'effectif  $N$  de la population (Otis *et al.*, 1978). Un ajustement de la quantité de données à analyser sera nécessaire à cause de la différence entre les méthodes de capture de l'année 2009 et celles des années précédentes. En effet, les captures de 2002 à 2008 au niveau du site N5 ont été effectuées en deux temps : 3 jours successifs sur une moitié du site (lignes A à K) suivis de 3 autres jours au niveau de la deuxième moitié (lignes L à V). Ces données ne pouvant pas être combinées pour une investigation sur la totalité du site, l'analyse sera restreinte sur la moitié du site la plus fructueuse en termes de données de capture à savoir les lignes L à V (Figure 4).



**Figure 4:** Différence des sessions de capture entre les 2 moitiés du site N5.

De plus, la structure des données de capture de 2006 et 2007 (très faible au premier jour) ne permettra aucune estimation adéquate de  $N$  et ces données seront donc omises lors de l'analyse. Les données seront traitées de telle sorte que la taille de la population soit estimée indépendamment pour chaque année. Finalement donc, seules les données des lignes L à V de 2002, 2004, 2005, 2008 et 2009 seront prises en compte.

### 4.3.1. Définition d'une population fermée et suppositions

Par définition, une population est dite fermée lorsqu'aucun gain ou perte ne vient perturber son abondance. De ce fait tout mouvement aussi bien géographique (immigration/émigration) que démographique (natalité/mortalité) d'entrée ou de sortie de la population est considéré exclu lors de la période d'étude (Otis *et al.*, 1978).

Dans l'édification des modèles et leur interprétation, les suppositions suivantes sont admises :

- La population est close : pas d'immigration, d'émigration ni de mortalité et de natalité lors de la durée de l'étude
- Aucune perte de marquage ne se produit lors de la durée d'étude
- Toutes les marques sont correctement notées et enregistrées à chaque occasion de capture

### 4.3.2. Test de fermeture

Pour chaque session de capture, un test de fermeture de la population sera effectué à l'aide du programme informatique CLOSETEST (Stanley et Burnham, 1999). Ce programme, permet de tester la variation de la proportion d'individus marqués et non marqués pour chaque occasion de capture sous l'hypothèse nulle d'une stabilité de cette proportion entre les occasions. Le test statistique utilisé par le programme est un test du  $\chi^2$  et selon la valeur de  $p$  ( $p$  étant ici un estimateur statistique et non une mesure de la probabilité de capture):

- Si  $p>0,05$  la proportion citée ci-dessus est considérée stable (hypothèse nulle maintenue), en d'autres termes, la distribution des données est probable suivant la supposition que la population est fermée
- Si  $p<0,05$  la dite proportion est variable entre les occasions (hypothèse nulle rejetée) ou, la distribution des données est improbable suivant la supposition que la population est fermée

### 4.3.3. Principe de modélisation et modèles candidats à une sélection

A cette étape, les modèles utilisés serviront à fournir une estimation directe de l'effectif  $N$  de la population et permettront une définition directe de la tendance évolutive de celui-ci (Chao,

2001 ; Williams *et al.*, 2002). La population étant considérée comme fermée,  $N$  est donc constant au cours des occasions de capture et sera retrouvé dans la fonction de vraisemblance relative à chaque modèle. Le seul paramètre pouvant influencer l'estimation de  $N$  sera la probabilité de capture  $p$  des animaux durant les sessions d'échantillonnage. Suivant la considération de  $p$  (variable temporellement, variable individuellement, existence d'une éventuelle réponse comportementale de l'animal selon Sanathanan, 1972), un ensemble de modèles candidats a une sélection ultérieure sera établi (Annexe 4). Le modèle de base noté  $M_0$  (Darroch, 1958) assume que  $p$  est constante à travers les occasions de capture. La probabilité de distribution de l'ensemble des histoires de capture possibles pour chaque modèle sera développée en annexe 5.

Les estimations seront menées avec le programme CAPTURE inclus dans le programme MARK où les modèles candidats sont disponibles.

#### 4.3.4. Sélection de modèle

Pour chaque année, l'estimation de la taille de la population sera effectuée en utilisant le modèle le plus approprié défini comme étant celui le plus simple mais s'ajustant correctement aux données. La procédure de sélection de modèle est basée sur un test du ratio de vraisemblance et un test d'ajustement des modèles avec les données (Otis *et al.*, 1978) (détails en annexe 6). Les résultats de la sélection seront donnés sous forme de valeur d'un critère compris entre 0 et 1, le modèle le plus approprié étant celui ayant la plus grande valeur de celui-ci.

#### 4.4. Estimation sur population ouverte

Les possibilités d'analyse sur population close étant assez restreintes (ici, huit modèles disponibles ne tenant compte que de quelques types de paramétrisation limitée), une seconde phase d'analyse sera faite en considérant cette fois-ci la population comme étant un système ouvert. Cette considération permettra une construction de modèles plus flexibles et plus élaborés notamment en permettant la prise en compte de certaines variables comme le sexe ou le temps (Schwarz et Arnason, 1996 ; Williams *et al.* 2002).

Contrairement à une population close, l'effectif au sein d'une population ouverte est variable entre les sessions de capture. Les résultats des sessions de capture de chaque année seront fusionnés et de ce fait, les données des sept (7) années disponibles pourront être analysées

simultanément. Deux (2) types de formulations seront utilisées afin d'obtenir différents estimateurs de la tendance dynamique de la population étudiée :

- La formulation de Cormack-Jolly-Seber (Cormack, 1964 ; Jolly, 1965 ; Seber, 1965) permettant une estimation de  $\phi$  et  $p$
- La formulation de Link-Barker (2005) permettant une estimation de  $f$  et  $\lambda$

Afin d'avoir une analyse continue au niveau temporel dans la formulation de Cormack-Jolly-Seber, une valeur arbitraire de recapture nulle sera octroyée pour l'année 2003.

#### **4.4.1. Modélisation suivant la formulation de Cormack-Jolly-Seber (CJS)**

La formulation de CJS (Cormack, 1964 ; Jolly, 1965 ; Seber, 1965) pour l'analyse d'une population ouverte est basée sur la supposition principale que la proportion d'individus recapturés à une certaine occasion est dépendante de deux (2) probabilités :

- La probabilité de survie apparente  $\phi$  (mortalités+migrations) des individus entre les occasions
- La probabilité de recapture  $p$  des individus

De ce fait, la dynamique de la population étudiée peut être modélisée indirectement à travers l'estimation de  $\phi$  et de  $p$ . Les historiques de capture de chaque individu peuvent être écrits en termes de probabilité en utilisant  $\phi$  et  $p$  et la fonction de vraisemblance de chaque modèle est exprimée par une fonction multinomiale de la loi de probabilité des historiques de capture possibles.

Selon la caractérisation de  $\phi$  et de  $p$ , plusieurs modèles peuvent être construits. Cette caractérisation des deux (2) paramètres sera faite en s'appuyant sur les informations liées à la biologie et à l'écologie des cheirogales. Ceci permettra d'aboutir à l'obtention d'un ensemble de modèles dotés de bases biologiques fondées :

- Même si les cheirogales sont monogames, l'effort considérable fourni par les mâles aux soins paternels et la différence de la durée d'hibernation entre les sexes pourraient suggérer une variation de  $\phi$  et de  $p$  selon le sexe.
- La possibilité d'une variation des résultats suivant la variation des conditions du milieu entre les occasions de capture pourraient supposer une variation temporelle de  $\phi$  et de  $p$ .

- Le cycle de vie relativement lent des cheirogales rend pertinent l'évaluation d'un déclin possible de la population en supposant le scénario le plus simple d'une décroissance linéaire de  $\phi$ .

Le Tableau II donne un récapitulatif de ce procédé.

**Tableau II.** Caractérisation de  $\phi$  et de  $p$  et leur signification biologique suivant la formulation de Cormack-Jolly-Seber.

Caractérisation de $\phi$	Caractérisation de $p$	Signification biologique
(.)	(.)	Constant temporellement
( $t$ )	( $t$ )	Variable temporellement
( $s$ )	( $s$ )	Variable selon le sexe
( $T$ )	-	Variable suivant une tendance linéaire déterminée
( $s + T$ )	-	Variable suivant une tendance linéaire déterminée avec un effet additif du sexe
( $s + t$ )	( $s + t$ )	Variable temporellement avec un effet additif du sexe

A cause de la quantité limitée de données, les modèles montrant une interaction entre le sexe et le temps ne seront pas considérés.

Ainsi, un ensemble de vingt quatre (24) modèles candidats à une sélection ultérieure sont obtenus par combinaison des caractérisations possibles de  $\phi$  et de  $p$ . Le modèle de base (le plus général) est identifié par celui avec un effet additif du sexe et du temps sur  $\phi$  et  $p$ . Un ajustement du nombre de paramètres estimables sera également pris en compte (Viallefond *et al.*, 1998).

Toutefois, les valeurs de  $\phi$  et  $p$  pour le dernier intervalle de temps ne seront pas rapportées du fait de l'impossibilité de les identifier séparément. En effet, il n'est pas possible de déterminer si les individus non recapturés à la dernière session sont des pertes définitives ou non.

#### 4.4.2. Modélisation suivant la formulation de Link-Barker (LB)

L'approche de Link et Barker (2005) face à l'analyse des données de capture-recapture obtenues sur une population ouverte inclut un troisième paramètre autre que  $\phi$  et  $p$  : le taux de recrutement per capita noté  $f$ . Cette formulation est une extension de la précédente mais tient aussi compte du taux d'individus entrant dans la population entre deux instants. Comme pour la

méthode précédente, l'évolution dynamique de la population est également modélisée indirectement par l'estimation de  $\phi$ , de  $p$  et de  $f$ .

Le Tableau III récapitule les modèles obtenus suivant la caractérisation de ces trois (3) paramètres.

**Tableau III.** Ensembles des modèles utilisés et leur signification biologique selon la formulation de Link-Barker.

modèles	Signification biologique
$\{\phi(t)p(t)f(t)\}$	Tous les paramètres varient au cours du temps
$\{\phi(t)p(t)f(.)\}$	$\phi$ et $p$ varient au cours du temps tandis que $f$ est constant
$\{\phi(t)p(.)f(t)\}$	$\phi$ et $f$ varient au cours du temps tandis que $p$ est constant
$\{\phi(t)p(.)f(.)\}$	$\phi$ varie au cours du temps tandis que $p$ et $f$ sont constants
$\{\phi(.)p(t)f(t)\}$	$p$ et $f$ varient au cours du temps tandis que $\phi$ est constant
$\{\phi(.)p(.)f(t)\}$	$f$ varie au cours du temps tandis que $\phi$ et $p$ sont constants
$\{\phi(.)p(t)f(.)\}$	$p$ varie au cours du temps tandis que $\phi$ et $f$ sont constants
$\{\phi(.)p(.)f(.)\}$	Tous les paramètres sont constants

Cette dernière étape sera effectuée à titre *post hoc* après l'obtention des résultats de la formulation précédente. La non considération du sexe dans la caractérisation des trois (3) paramètres à estimer est légitimée par le fait qu'une analyse simultanée de plusieurs groupes n'est pas possible avec ce type de modélisation.

De plus, par l'obtention de  $f$  à chaque instant  $i$ , le taux d'accroissement de la population ( $\lambda$ ) peut également être facilement obtenu par la relation (Pradel, 1996) :

$$\lambda_i = \phi_i + f_i \quad (1)$$

Chaque modèle sera dérivé du modèle général où tous les paramètres varient temporellement.

Un problème d'identification entre  $\phi$  et  $f$  est également rencontré pour le premier intervalle de temps du fait de l'incertitude du statut des individus non capturés à cette occasion mais recensés à la seconde occasion (nouveaux entrants ou survivants). De ce fait, la valeur de  $f$  pour le premier intervalle sera omise et selon l'équation (1) les valeurs de  $\lambda$  pour le premier et le dernier intervalle de temps seront également retirées du résultat.

#### 4.4.3. Test d'ajustement d'un modèle : « $\hat{c}$ »

Une mesure de l'adéquation des modèles aux données (détails en annexe 7) sera déterminée par le calcul de la valeur du facteur d'inflation de la variance noté  $\hat{c}$  (Lebreton *et al.*, 1992 ; Anderson *et al.*, 1994) et donné par la relation:

$$\hat{c} = \frac{\chi^2}{df} \quad (2)$$

Où :

- $\chi^2$  est la valeur calculée entre le modèle général et le modèle saturé (détails en annexe 7)
- $df$  est le degré de liberté

Pour cette étude, une plus précise estimation de  $\hat{c}$  a été effectuée en adoptant l'approche de la recherche de la médiane de  $\hat{c}$  (détails en annexe 7)

Par convention pour les analyses:

- Si  $\hat{c} > 1$  sa valeur sera ajustée à la valeur calculée
- Si  $\hat{c} < 1$  sa valeur sera rapportée à 1

#### 4.4.4. Outil de sélection d'un modèle parcimonieux (Akaike's Information Criterion) et mise en moyenne des modèles

La sélection de modèle sera basée sur l'AIC (Akaike's Information Criterion, Akaike, 1981 et 1987 ; Bozdogan, 1987 ; voir annexe 8). Néanmoins, pour la présente étude, l'AIC sera remplacée par sa seconde variante (notée AICc) valable pour des analyses à échantillons réduits (Anderson *et al.*, 1994). La différence entre les AICc seront rapportées afin de comparer le support de chaque modèle comme étant la meilleure approximation parmi l'ensemble considéré ( $\Delta_i = \text{AICc}_i - \text{minimum AICc}$ ). La considération d'un modèle variera selon la valeur de  $\Delta_i$  (Burnham et Anderson, 2002):

- si  $\Delta_i \leq 2$ , le modèle  $i$  supporte très bien les données
- si  $4 < \Delta_i < 7$ , les données sont moyennement supportées par le modèle  $i$
- si  $\Delta_i > 10$ , le modèle  $i$  ne supporte que très faiblement les données et n'explique en rien la distribution de ceux-ci.

De plus, afin d'estimer la relative vraisemblance de certains sous ensembles de modèles, la valeur de la pondération de l'AIC (noté  $w_i$ ) pour chaque modèle sera calculée et additionnée (Buckland *et al.*, 1997 ; Burnham et Anderson, 2002) (détails en annexe 8).

Afin de tenir compte du caractère incertain des modèles (Pötscher, 1991 ; Chatfield, 1995 ; Kabaila, 1995), la technique de mise en moyenne de ceux-ci sera utilisée (Burnham et Anderson, 2002 ; Link et Barker, 2006). Les valeurs qui en découlent seront utilisées pour l'estimation de la vraisemblance maximale et leurs erreurs standards (détails en annexe 9).

#### **4.5. Analyse de la structure d'habitat**

Une comparaison entre les paramètres d'intérêt sera effectuée entre le milieu fréquenté et celui hors du domaine vital de *C. medius*. Cette comparaison sera faite en appliquant un test de Mann-Whitney (test U) sous l'hypothèse nulle d'une ressemblance de structure entre le milieu fréquenté et celui non utilisé par les cheirogales.

## II. Résultats et interprétations

### 1. Analyse sur population fermée

Depuis 2002, une chute graduelle du nombre d'individus réellement capturés a été observée (Tableau IV).

**Tableau IV.** Nombre d'individus réellement capturés entre 2002 et 2009.

Années	$N$ capturé
2002	24
2004	34
2005	19
2006	19
2007	21
2008	16
2009	16

Le test de fermeture de la population effectué avant l'estimation de  $N$  a montré un certain support pour une structure fermée de celle-ci ( $p > 0,05$  pour la plupart des années vérifiées). Toutefois, pour quatre des cinq années prises en compte, CLOSETEST a rapporté une insuffisance de données pour permettre une conclusion fiable (Tableau V). Ceci a renforcé d'autant plus la pertinence d'une poursuite des analyses en assumant une structure ouverte de la population.

**Tableau V.** Résultat du test de fermeture de la population.

Années	$\chi^2$	Degrés de liberté	Valeur de $p$	Signification
2002*	1,761	3	0,623	(Support pour une population fermée)
2004	4,119	2	0,127	(Support pour une population fermée)
2005*	2,460	2	0,292	(Support pour une population fermée)
2008*	0,026	1	0,869	(Support pour une population fermée)
2009*	7,464	3	0,058	(Support pour une population fermée)

Note : un manque de données a été rapporté pour les années marquées par (\*).

La sélection effectuée sur l'ensemble des modèles candidats a démontrée une certaine influence de l'hétérogénéité individuelle et de la réponse comportementale sur la variation de la probabilité de capture  $p$ . Ceci est illustré par la fréquence de sélection des modèles  $b$  et  $h$  en tant que meilleurs modèles pour l'estimation de  $N$  (Tableau VI). En d'autres termes, il a été constaté

que  $p$  variait plus ou moins pour chaque individu et que ces derniers se comportaient différemment face aux pièges après une première capture.

**Tableau VI.** Sélection de modèles pour l'estimation de  $N$  pour chaque année.

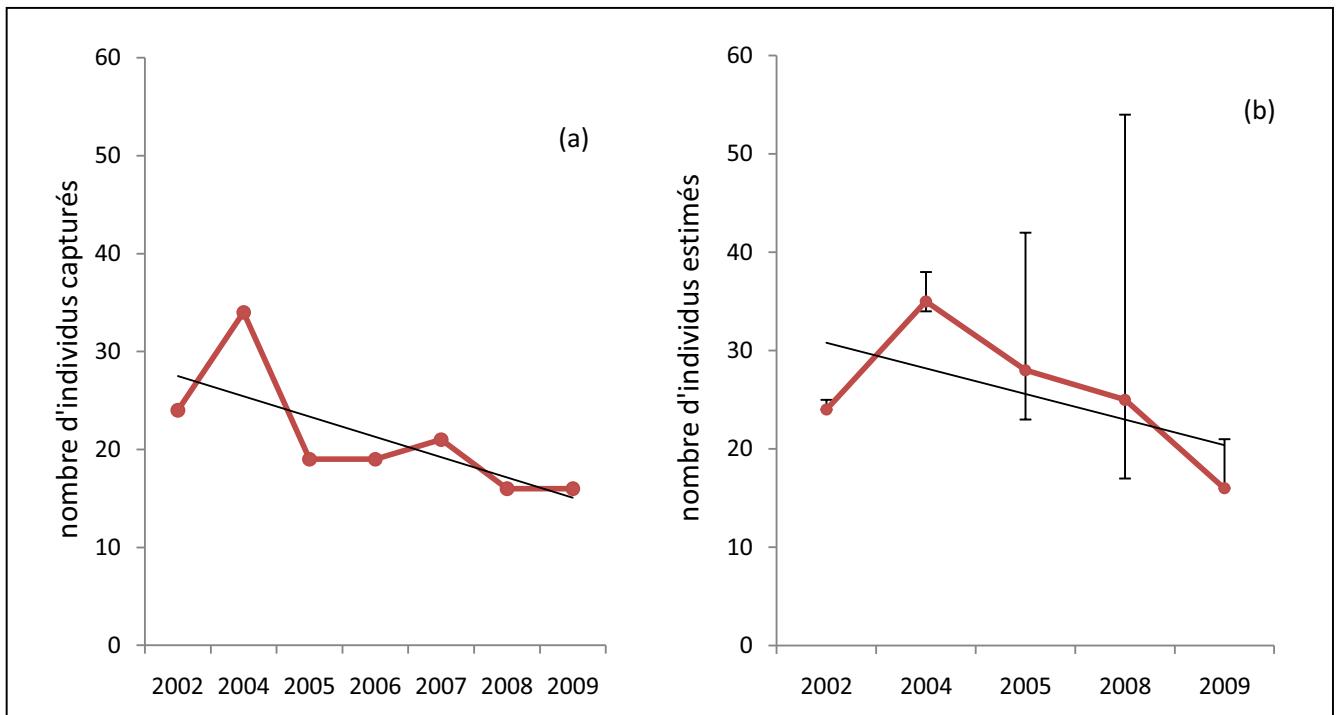
Années	Valeur de critère de sélection	Modèle sélectionné
2002	1,00	$M_b$
2004	1,00	$M_0$
2005	0,99	$M_h$
2008	1,00	$M_0$
2009	1,00	$M_{bh}$

Note : les modèles sont définis au Tableau XI de l'annexe 4

Le total d'individus réellement capturés pour chaque session s'est avéré être inférieur (rarement égal) à l'estimation de  $N$  pour chaque année (Tableau VII, Figure 5). Ceci démontre l'utilité des modèles face à une simple prise en compte du nombre d'individus recensés qui pourrait induire une forte sous estimation des valeurs de  $N$ . Néanmoins, que ce soit pour le nombre d'individus réellement capturés (Figure 5a) ou l'effectif estimé (Figure 5b), une tendance décroissante de  $N$  a été observée entre 2002 et 2009. La faible robustesse des estimations (larges barres d'erreur, Figure 5b) peut être causée par un manque de données.

**Tableau VII.** Nombre d'individus capturés et estimation de  $N$  pour chaque année de capture suivant un modèle de population fermée.

Années	$N$ capturé	$N$ estimé (95% d'intervalle de confiance)
2002	24	24 (24-25)
2004	34	35 (34-38)
2005	19	28 (23-42)
2006	19	-
2007	21	-
2008	16	25 (17-54)
2009	16	16 (16-21)



**Figure 5:** Tendance évolutive du nombre d'individus capturés (a) et de l'estimation de  $N$  pour chaque année de capture (b). Pour (a) l'équation de la courbe de tendance est donnée par la relation  $y = -2,07x + 29,57$  ; pour (b), elle est définie par  $y = -2,6x + 33,40$

## 2. Analyse sur population ouverte

### 2.1. Cormack-Jolly-Seber

Le test d'ajustement du modèle général a donné une valeur de  $\hat{c} = 0.961$  suivant la méthode de la recherche de la médiane de  $\hat{c}$ , suggérant une légère sous-dispersion de la distribution des données de capture face au modèle de base. Plus simplement, ceci signifie que les estimations tirées du modèle de base dévient légèrement des valeurs observées sur terrain et l'utilisation de ce modèle pourrait de ce fait conduire à des résultats biaisés. Afin de pallier à ce problème, la valeur de  $\hat{c}$  considérée a donc été ajustée à 1 pour les analyses.

La méthode de sélection de modèles n'a montré aucun réel modèle dominant (valeurs assez proches et faibles des  $w_i$ ). Cependant, une évidence pour la constance de la probabilité de capture  $p$  à travers les sessions de capture a été observée (Tableau VIII). En effet, deux des trois meilleurs modèles ( $\Delta_i \leq 2$ ) ont cette structure et généralement, cette dernière supporte à environ 70% la distribution des données ( $\sum w_p \text{ constant} = 0,7$ ). L'hypothèse de la constance de  $p$  supporte même deux fois plus les données que celle de la variation de ce paramètre suivant le sexe ( $\sum w_{psexe}=0,35$ ). Les modèles supposant une variation temporelle de  $p$  ont été très improbables

( $\sum w_{p \text{ temps}} = 0,08$ ). Pour simplifier, la probabilité de capture de *C. medius* semble donc être toujours constante à travers les sessions de capture.

Par contre, le support pour une variation de  $\phi$  suivant une certaine tendance linéaire est assez robuste ( $\sum w_{\phi T} = 0,46$ ) et en considérant cette variation comme étant un cas particulier d'une variation temporelle, il a été observé qu'une structure de  $\phi$  variant temporellement supporte les données de façon consistante ( $\sum w_{\phi T \text{ et temps}} = 0,86$ ). En effet, cette structure est retrouvée au niveau de tous modèles à  $\Delta_i \leq 2$  et explique à plus de deux fois mieux la distribution des données que celle supposant une variation de  $\phi$  suivant le sexe ( $\sum w_{\phi sexe} = 0,39$ ). Par conséquent, il peut en être déduit que la probabilité de survie des cheirogales varie à chaque session de capture et est de ce fait la principale cause de la tendance observée.

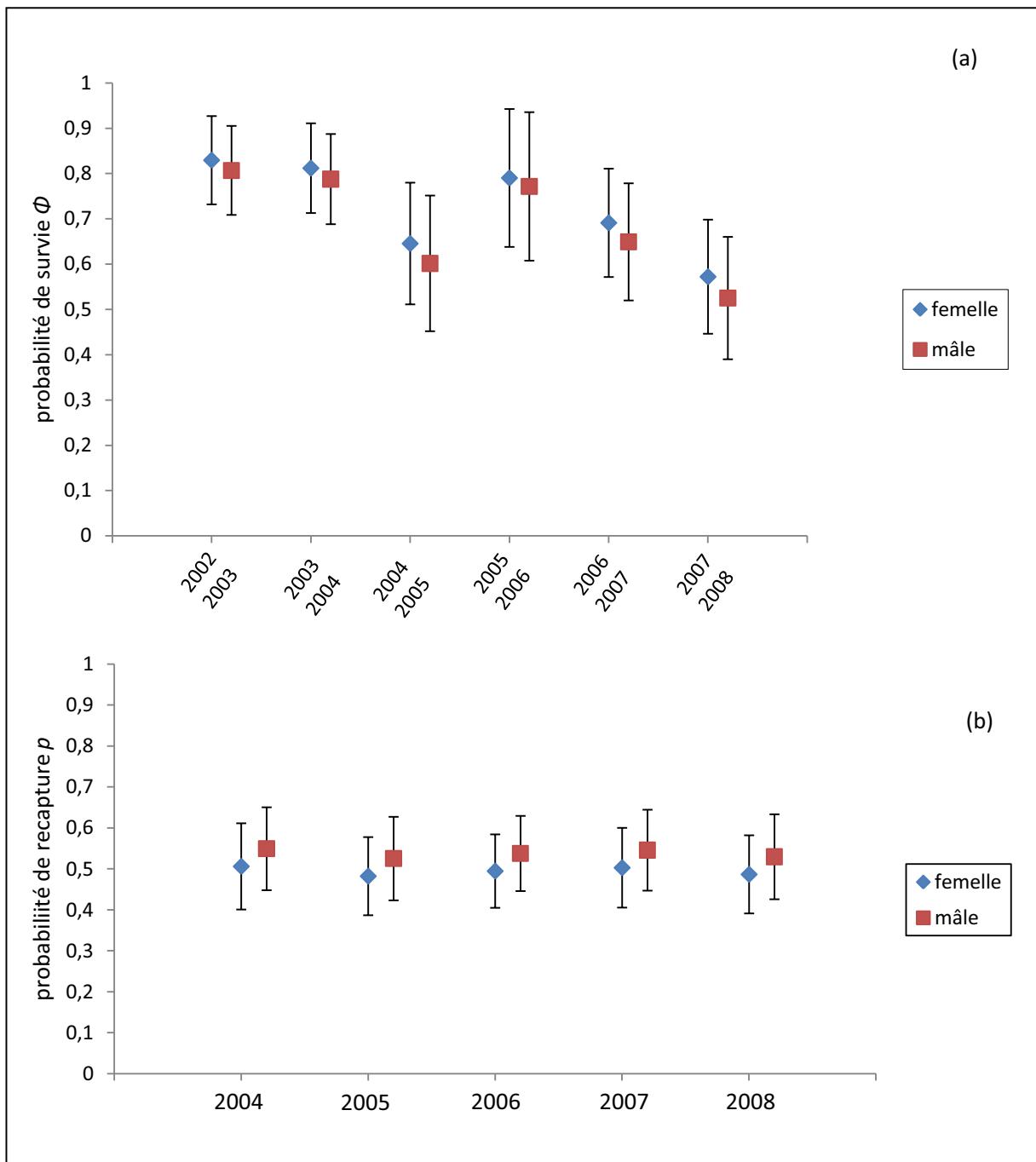
**Tableau VIII.** Récapitulation de la sélection de modèles pour la formulation de Cormack-Jolly-Seber.

Modèle	K	Déviation	AICc	$\Delta\text{AICc}$	$w_i$	Vraisemblance
$\{\phi(T) p(.)\}$	3	114,211	295,460	0,000	0,199	1,000
$\{\phi(t) p(.)\}$	7	106,244	296,126	0,666	0,142	0,716
$\{\phi(s+T) p(.)\}$	4	113,297	296,659	1,199	0,109	0,549
$\{\phi(s+t) p(s)\}$	9	102,274	296,661	1,201	0,109	0,548
$\{\phi(t) p(s)\}$	8	105,397	297,515	2,055	0,071	0,357
$\{\phi(T) p(s)\}$	4	114,178	297,540	2,079	0,070	0,353
$\{\phi(s+t) p(.)\}$	8	105,429	297,547	2,087	0,070	0,352
$\{\phi(s+T) p(s)\}$	5	112,664	298,169	2,709	0,051	0,258
$\{\phi(.) p(.)\}$	2	119,133	298,298	2,838	0,048	0,241
$\{\phi(.) p(t)\}$	7	109,591	299,473	4,013	0,026	0,134
$\{\phi(s) p(.)\}$	3	118,781	300,029	4,569	0,020	0,101
$\{\phi(.) p(s)\}$	3	119,114	300,363	4,903	0,017	0,086
$\{\phi(T) p(t)\}$	8	108,870	300,988	5,528	0,012	0,063
$\{\phi(s) p(t)\}$	8	109,234	301,352	5,892	0,010	0,052
$\{\phi(.) p(s+t)\}$	8	109,507	301,625	6,165	0,009	0,045
$\{\phi(s) p(s)\}$	4	118,493	301,855	6,395	0,008	0,040
$\{\phi(s+T) p(t)\}$	9	108,143	302,529	7,069	0,005	0,029
$\{\phi(T) p(s+t)\}$	9	108,868	303,254	7,794	0,004	0,020
$\{\phi(s) p(s+t)\}$	9	109,231	303,617	8,158	0,003	0,016
$\{\phi(s+t) p(s+t)\}$	13	100,150	303,948	8,488	0,002	0,014
$\{\phi(s+T)$	10	107,311	303,999	8,539	0,002	0,014
$\{\phi(t) p(t)\}$	11	105,612	304,636	9,175	0,002	0,010
$\{\phi(t) p(s+t)\}$	12	103,325	304,718	9,258	0,001	0,009
$\{\phi(s+t) p(t)\}$	12	104,674	306,067	10,607	0,001	0,005

Note : K : nombre de paramètres estimables ; AICc : Akaike's information criterion corrigé ; w : pondération de l'AIC ; les valeurs de AICc,  $\Delta\text{AICc}$  et  $w_i$  sont respectivement obtenues à partir des relations (6), (8) et (7) de l'annexe 8.  $\Phi$ ,  $p$ ,  $T$ ,  $s$  et  $t$  sont définis au Tableau III.

La Figure 6 montre les résultats des estimations respectives de  $\phi$  (fig 6a) et de  $p$  (fig 6b) après une mise en moyenne de leurs valeurs obtenues pour chaque modèle. Ces estimations sont données avec leurs erreurs standards non conditionnés par le caractère incertain des modèles. Le faible support de la variation des données suivant le sexe est retrouvé ici par une faible différence des estimations entre mâles et femelles (très légère avantage non significative pour la survie des femelles). Pour  $\phi$ , la plus grande différence entre les sexes était de 0,047 entre 2007 et 2008

tandis que pour  $p$ , elle a été de 0,043 en 2004. La valeur de  $p$  est restée plus ou moins constante à travers les années de capture tandis que celle de  $\phi$  a montré une tendance décroissante de 2002 (femelles :0,83/ mâles :0,81) à 2008 (femelles :0,57/ mâles :0,52).



**Figure 6:** Estimations de  $\phi$  (a) et de  $p$  (b) selon la formulation de Cormack-Jolly-Seber.

## 2.2. Link-Barker

Utilisée à titre *post hoc*, cette modélisation a permis l'omission de la variable sexe (suivant les résultats précédents) et l'estimation d'autres paramètres ( $f$  et  $\lambda$ ).

Comme prévu, une structure temporellement variable de  $\phi$  ( $\sum w_{\phi t} = 0,79$ ) et une structure constante de  $p$  ( $\sum w_p \text{ constant} = 0,82$ ) ont été fortement supportées par les données. De plus, une constance de  $f$  à travers les sessions de capture semble être également très fortement probable ( $\sum w_f \text{ constant} = 0,91$ ). Ceci signifie plus précisément que la probabilité de capture et le taux de nouveaux entrants dans la population de *C. medius* étudiée sont plus ou moins les mêmes entre les sessions de capture tandis que leur probabilité de survie est variable et reste de ce fait la clé de la tendance d'écrive par les données.

Le Tableau IX donne un résumé de la valeur des critères d'information pour les modèles candidats à la sélection.

**Tableau IX.** Récapitulation de la sélection de modèles pour la formulation de Link-Barker.

Modèle	$K$	Déviation	AICc	$\Delta\text{AICc}$	$w_i$	vraisemblance
{ $\phi(t)p(.f(.)$ }	8	76,6847	650,9418	0	0,72306	1
{ $\phi(.p(t)f(.)$ }	9	77,4627	653,9662	3,0244	0,15938	0,2204
{ $\phi(t)p(.f(t)$ }	13	70,3127	656,1093	5,1675	0,05458	0,0755
{ $\phi(.p(.f(t)$ }	8	83,1265	657,3837	6,4419	0,02886	0,0399
{ $\phi(.p(.f(.)$ }	3	95,3743	658,8316	7,8898	0,01399	0,0193
{ $\phi(t)p(t)f(.)$ }	14	71,3425	659,5425	8,6007	0,00981	0,0136
{ $\phi(.p(t)f(t)$ }	13	73,7547	659,5513	8,6095	0,00976	0,0135
{ $\phi(t)p(t)f(t)$ }	17	69,684	665,2973	14,3555	0,00055	0,0008

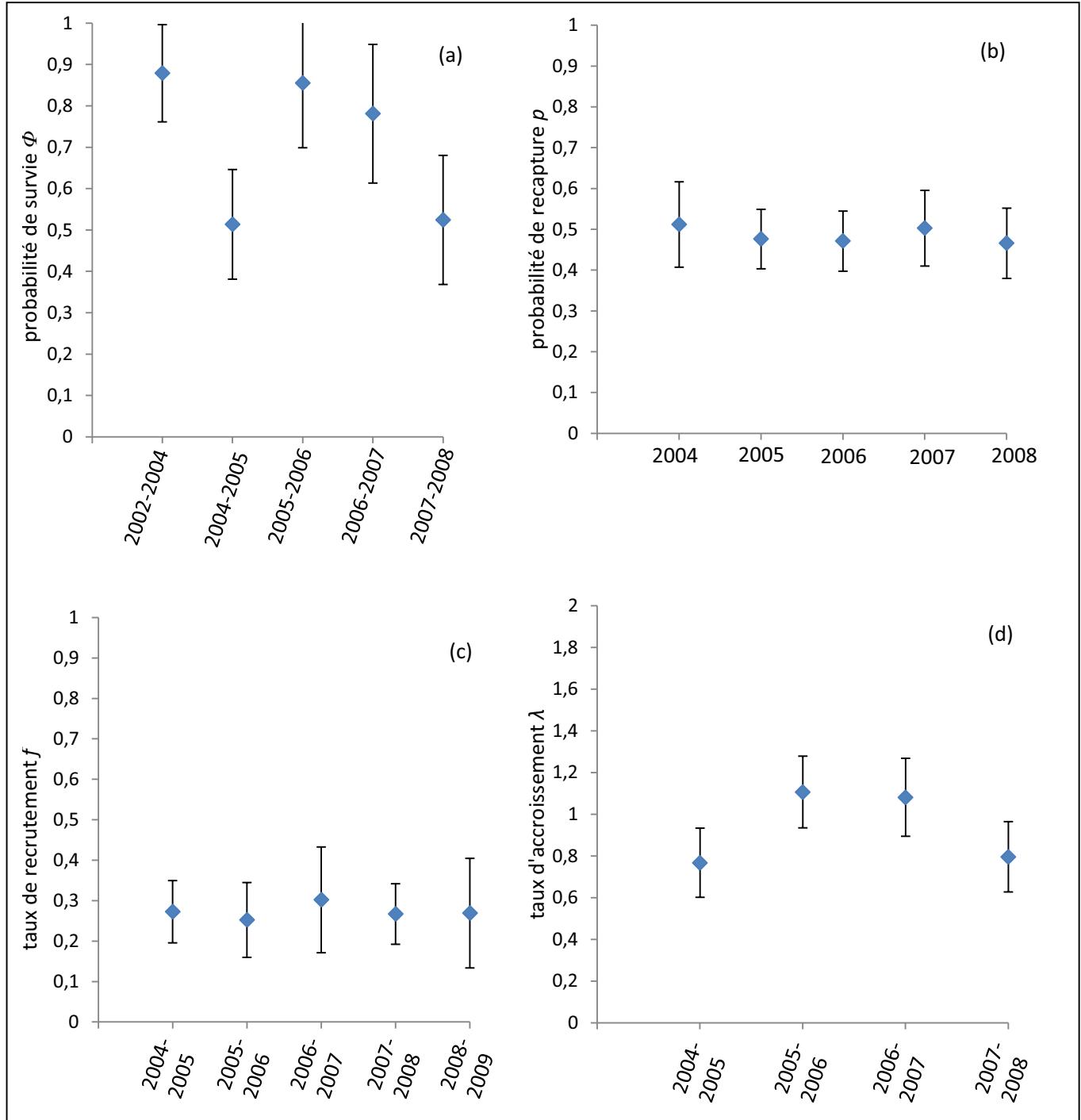
Note :  $K$  : nombre de paramètres estimables ; AICc : Akaike's information criterion corrigé ;  $w$  : pondération de l'AIC ; les valeurs de AICc,  $\Delta\text{AICc}$  et  $w_i$  sont respectivement obtenues à partir des relations (6), (8) et (7) de l'annexe 8.  $\Phi$ ,  $p$ ,  $f$  et  $t$  sont définis au Tableau III.

Les résultats des estimations de  $\phi$ ,  $p$ ,  $f$  et  $\lambda$  avec leurs erreurs standards respectifs après mise en moyenne des valeurs pour chaque modèle sont schématisés par la Figure 7.

Les estimations de  $\phi$  et de  $p$  (Figures 7a et 7b) concordent logiquement avec celles de la formulation précédente.

La faible valeur de  $f$  à travers les sessions de capture (maximum égale à 0,31 entre 2006 et 2007 ; Figure 7c) démontre la faible capacité de régénération de la population. En effet, à cette valeur maximale de  $f$ , une régénération complète de la population ne s'observerait qu'environ tous les trois (3) à quatre (4) ans. Un très faible taux d'accroissement annuel de la population a

été observé (maximum entre 2005 et 2006 = 1,11 ; Figure 7d) et à plusieurs années, une diminution de la population a même été recensée (intervalles d'année avec  $\lambda < 1$ ). Vu la constance de  $f$  et étant donnée la relation entre ce dernier,  $\phi$  et  $\lambda$ , on peut aisément en déduire que la cause principale du faible accroissement de la population est encore une fois la probabilité de survie.



**Figure 7:** Estimations de  $\phi$  (a),  $p$  (b),  $f$  (c) et  $\lambda$  (d) selon la formulation de Link-Barker.

### 3. Récapitulatif des résultats de modélisation

Afin d'avoir une meilleure perception des résultats obtenus grâce aux modèles utilisés, un récapitulatif de ces derniers sont présentés dans le tableau ci-dessous.

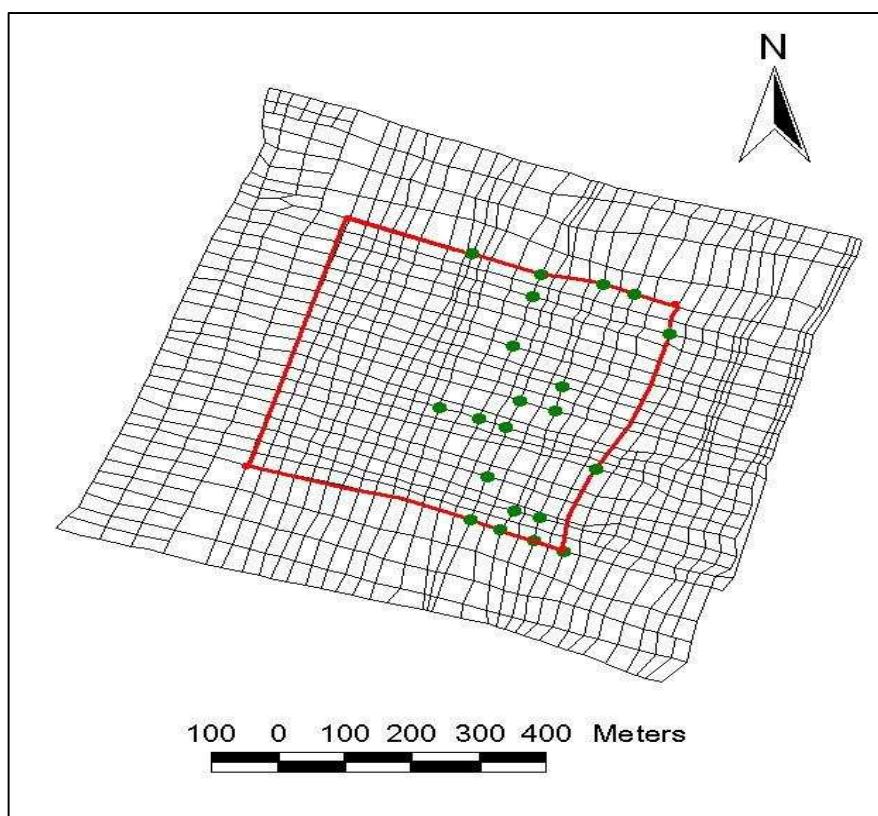
**Tableau X.** Récapitulation des résultats relatifs à la modélisation.

	Structure de population considérée: fermée	Structure de population considérée: ouverte
<b>Paramètres estimés*</b>	$p, N$	$p, f, \phi, \lambda$
<b>Modèles utilisés**</b>	$M(0), M(t), M(b), M(h), M(tb), M(th), M(bh), M(tbh)$	Cormack-Jolly-Seber Link-Barker
<b>Méthode de sélection des modèles***</b>	Test du ratio de vraisemblance + test d'ajustement	Test d'ajustement (calcul de $\hat{c}$ ) et AIC
<b>Mode d'estimation pour chaque session de capture</b>	Estimation indépendante pour chaque session (ou année)	Estimation simultanée pour les sessions (ou années)
<b>Tendance des paramètres estimés</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- <math>p</math> : variable pour chaque individu et variable après une première capture</li> <li>- <math>N</math> : décroissante</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- <math>p</math> : constante temporellement</li> <li>- <math>f</math> : constante temporellement</li> <li>- <math>\phi</math> : variable temporellement</li> <li>- <math>\lambda</math> : variable et faible valeur</li> </ul>
<b>Tendance de la dynamique de la population étudiée selon les données brutes</b>	décroissante	décroissante
<b>Tendance de la dynamique de la population étudiée selon les estimations</b>	décroissante	décroissante

Note : \*détails au Tableau I, \*\*détails aux Tableaux II, III et XI, \*\*\*détails aux annexes 6,7 et 8.

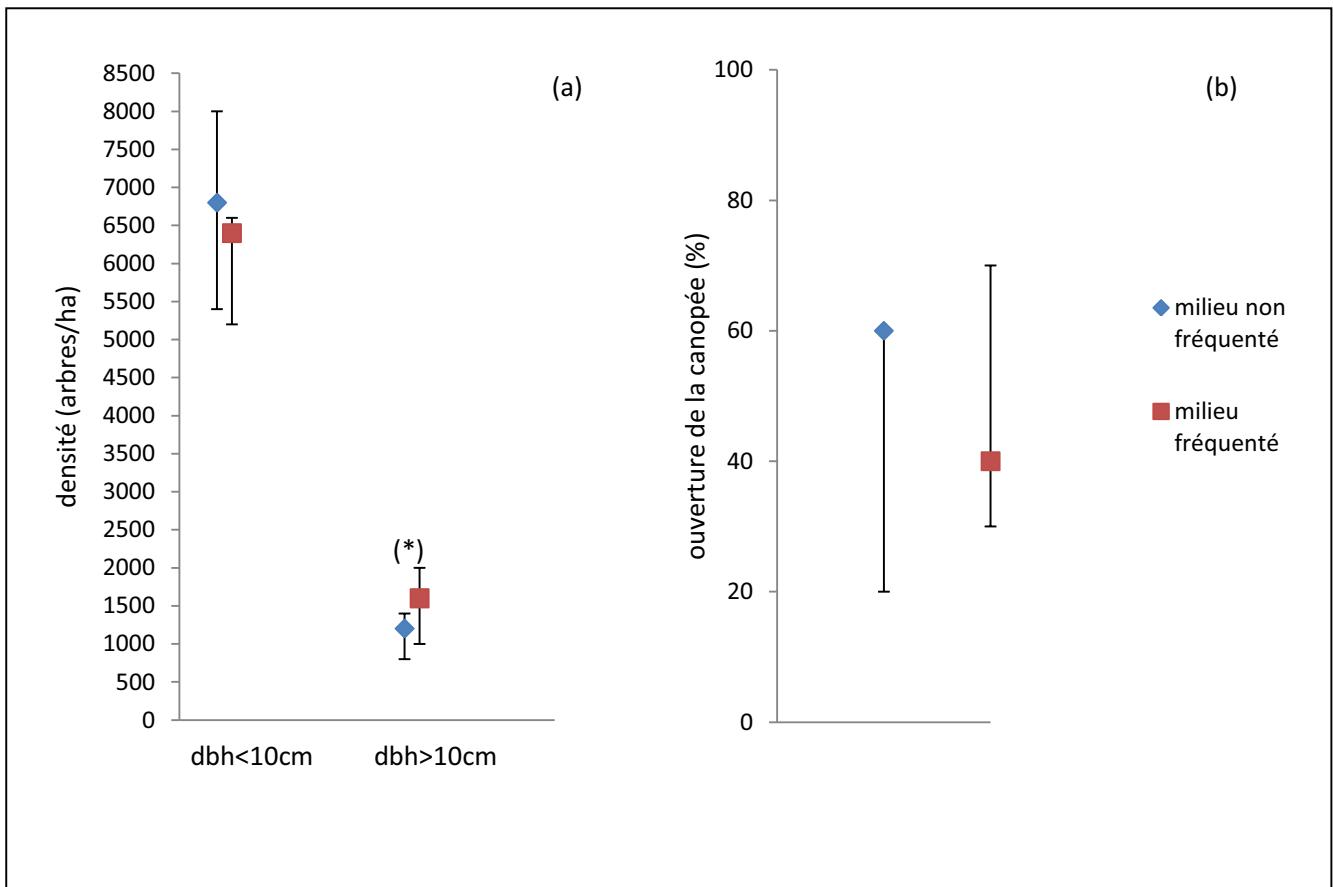
#### 4. Structure d'habitat

Des données de capture obtenues en 1995 par Schwab et Ganzhorn (2004) et Kappeler (données non publiées) ont révélés une distribution homogène des cheirogales au niveau du site N5, distribution assez différente de celle montrée par les captures de 2009 (Figure 8). Ceci a rendu d'autant plus intéressant l'identification du paramètre conduisant à cette possible préférence de milieu.



**Figure 8:** Distribution de *C. medius* sur N5 en 2009 (points verts). Le site d'étude est délimité en rouge.

La comparaison des trois (3) paramètres considérés (densité des arbres à  $\text{dbh} < 10 \text{ cm}$  et  $\text{dbh} > 10 \text{ cm}$ , ouverture de la canopée) a démontré une seule différence statistiquement significative de structure entre le milieu fréquenté et non fréquenté par la population de cheirogales sur N5 : la densité des arbres ayant un  $\text{dbh} > 10 \text{ cm}$  ( $p = 0,021$ ;  $z = -2,31$ ;  $n = 21$ ) qui est significativement supérieure au niveau du domaine utilisé par l'animal (pour la densité des arbres à  $\text{dbh} < 10 \text{ cm}$ :  $p=0,454$ ;  $z = -0,75$ ;  $n = 21$ / pour l'ouverture de la canopée:  $p = 0,785$ ;  $z = -0,27$ ;  $n = 21$ ). La Figure 9 résume graphiquement les résultats obtenus. *Bref*, *C. medius* paraît donc avoir plus de préférence pour les sites contenant plus d'arbres à  $\text{dbh} > 10 \text{ cm}$



**Figure 9:** Comparaison de la structure de l'habitat fréquenté et non fréquenté par *C. medius* en fonction de la densité des arbres (a) et de l'ouverture de la canopée (b). (les valeurs présentées sont la médiane et les quartiles 25/75% ;(\*) : $p < 0,05$ ).

### III. Discussion

Les deux types d'analyses conduits pour cette étude ayant supposés respectivement une structure fermée et ouverte de la population de *C. medius* sur N5 ont argumentés pour un fort support du déclin de la population par les données obtenues. Cette tendance, apparemment graduelle, semble être en fait moins récente que le suppose les données disponibles des sept années utilisées. En effet, des données de capture de Kappeler datant de 1995 (données non publiées) ont révélées une estimation de 70 individus en considérant les lignes de capture L à V (analyse sur population fermée). Cette estimation nettement supérieure à celles des années étudiées est également renforcée par les résultats de capture obtenus par Schwab et Ganzhorn sur le même site entre 1995 et 1996 (Schwab et Ganzhorn, 2004).

Se référant toujours aux données de capture de Schwab et Ganzhorn en 1995 (Schwab et Ganzhorn, 2004), il est aussi intéressant de prendre en compte les interactions interspécifiques au niveau du site. En effet, mis à part les cheirogales, les changements démographiques survenus chez *Microcebus murinus* en N5 sont significatifs. Très peu représentés une quinzaine d'années auparavant, les microcèbes y sont actuellement abondants et leur distribution semble être inversement proportionnelle à celle des cheirogales encore présents (données non rapportées). Étant reconnus comme des compétiteurs inférieurs aux cheirogales (Schwab et Ganzhorn, 2004), la colonisation du site par les microcèbes pourrait être interprétée comme une preuve supplémentaire du déclin de leurs antagonistes, la distribution respective des deux espèces obéissant toujours à la règle de supériorité des cheirogales. D'une autre façon, ce déséquilibre en effectif de ces deux espèces pourrait aussi être envisagé comme une source de désavantage pour les cheirogales en termes de compétition pour les ressources. En fait, si l'alimentation devait être la cause de cette disparition, cette hypothèse serait assez robuste vu que quantitativement, les ressources peuvent être considérées comme stables depuis quelques années suite à l'arrêt des activités de coupe sélective d'arbres (Razafimanantsoa : communication personnelle).

Ce déclin semble également être en relation étroite avec le cycle de vie relativement lent des cheirogales (natalité restreinte, maturité sexuelle tardive...) démontré dans les résultats par la faible capacité de régénération de la population (faibles valeurs de  $f$ ). Il est en effet évident que la sensibilité et la vulnérabilité d'une telle population à toutes sortes de perturbations externes n'est aucunement négligeable (Purvis *et al.*, 2000). Ceci est d'ailleurs constaté dans les résultats par la

subite perte en effectif et la forte dépression du taux de survie (et donc également du taux d'accroissement) de la population entre 2004 et 2005, années correspondant au passage du Cyclone tropical « Gafilo » dans la région. Face à cette observation, une certaine précaution devrait être prise dans la considération du statut de ce genre de population afin d'éviter la généralisation de cet évènement constaté à petite échelle. Porter une attention particulière sur le fait que même en absence de pressions d'origine anthropiques, un danger permanent subsiste sur celle-ci, serait judicieux d'autant plus que les consignes de conservation et les mesures prises sont le plus souvent apparentées au statut de l'espèce considérée (Jernvall et Wright, 1998 ; Ricketts *et al.*, 2005).

Le rôle attribué aux activités anthropiques dans cette tendance semble être difficile à évaluer du fait de l'incapacité de statuer si elle est la résultante de pressions ultérieures ou récente. En effet, la concession forestière de Kirindy CNFEREF a été un certain temps sujette à des activités de coupe sélective de bois (Razafimanantsoa : communication personnelle). Malheureusement, une étude des effets à long terme de ces pratiques sur la population étudiée nécessiterait des données ultérieures à celles à disposition. Si par contre, le phénomène est causé par une pression plus récente, la perte d'habitat serait alors exclue des options, le site N5 étant exclusivement réservé à la recherche depuis une quinzaine d'année. Néanmoins, une perturbation de l'espèce suite aux activités de capture-recapture directement ou indirectement liées à ce dernier pourrait être envisagée.

Un suivi minutieux de la dynamique spatiale des cheirogales pourrait également apporter un élément de réponse à cette énigme. En fait, *C. medius* n'ayant pas fait l'objet d'études approfondies au niveau du site depuis une dizaine d'année environ, une possible dispersion progressive aurait pu se produire au sein de la population ; dispersion dont les modalités et les causes seront évidemment à déterminer.

Étant donnée la surface assez restreinte du milieu d'étude rendant moindre la probabilité d'identification d'une différence entre les paramètres considérés, les informations fournies par la deuxième partie de l'analyse doivent être traitées prudemment. Plus qu'une simple préférence des cheirogales face au paramètre « densité des arbres ayant un dbh>10 cm », leur distribution en 2009 devrait plutôt être considérée comme une sensibilité des cheirogales au changement de structure du milieu, sensibilité qui semble être densité dépendante. En effet, la distribution plutôt

homogène de *C. medius* observée en 1995 sur N5 induirait que ce site est totalement favorable à l'établissement de cette espèce. Néanmoins, depuis, l'évolution dynamique de la population des cheirogales sur N5 semble les avoir mené à une préférence du milieu suivant un certain changement qui est ici la différence entre la densité des arbres ayant un dbh>10 cm. L'homogénéité des autres paramètres considérés au niveau du site ne devrait donc pas être interprétée comme une insensibilité des cheirogales à ces derniers mais juste comme une constance de ces paramètres le long du site. L'hypothèse que cette préférence du milieu qui est dépendante de la densité chez les cheirogales pourrait de ce fait être plus accentuée suivant la structure de celui-ci et inversement, qu'une densité moindre des cheirogales les rend d'autant plus sensible au changement du milieu pourrait donc être avancée.

Un tout autre fait important à signaler est l'importance de la survie dans la réalisation de l'accroissement de la population par rapport au recrutement en considérant que la population est ouverte. Même pour sa valeur la plus basse (0,51 entre 2004 et 2005), la survie tient toujours une part plus importante que le recrutement dans la valeur de l'accroissement de la population estimée. Ceci est également renforcé par l'apparente constance de  $f$ . De ce fait, pour une même proportion de l'accroissement de  $\phi$  et de  $f$ , la survie sera toujours plus importante pour l'accroissement de la population que le recrutement. Ceci pourrait expliquer l'effort fourni par les mâles dans les soins prodigues à leurs progénitures. Dans ce genre de situation, la survie des petits jusqu'à la maturation sexuelle est d'autant plus importante pour la pérennité de la population et une longue durée de vie est toujours favorable pour celle-ci. Dans toute action de conservation, cette information peut s'avérer être très utile dans le choix de la meilleure stratégie à adopter.

Néanmoins, malgré la qualité et le nombre important d'informations fournies par les méthodes d'analyse appliquées pour la présente étude, certaines limitations fortement liées à la richesse (qualitative et quantitative) des données en possession ont été ressenties. En effet, ces types de modélisations restent largement tributaires des caractéristiques des données de capture-recapture, telles que la taille de l'échantillon et la fréquence des intervalles de capture. Particulièrement pour l'analyse sur une considération fermée de la structure de la population, le résultat non probant du test de fermeture et l'omission des années 2006 et 2007 dans les estimations de l'effectif de la dite population en sont des exemples palpables.

## Conclusion

En somme, malgré aucun rapport d'un état de danger éventuel des cheirogales de l'Ouest de Madagascar, il a été fortement suggéré par les données obtenues que la population de *C. medius* du site N5 de la concession forestière de Kirindy est enclue à un déclin graduelle depuis un certain nombre d'années qui semble s'étendre même au-delà des sept (07) ans démontrés par ces dernières. Cette tendance a été d'autant plus certainement favorisée par le cycle de vie relativement lent et la faible capacité de régénération de la population.

En effet, en ayant considéré la population étudiée sous différentes structures (fermée et ouverte) et en ayant utilisé plusieurs formulations (formulations de Cormack-Jolly-Seber et Link-Barker), les résultats de capture obtenus ont toujours supportés l'hypothèse de déclin de celle-ci (tendance décroissante de l'effectif ou de la probabilité de survie, taux d'accroissement $<1$ ).

De plus, une préférence d'habitat relative à la densité de la population a pu être définie. Celle-ci a argumenté pour une colonisation favorisée des habitats où la recherche d'abri est plus aisée (habitats à densité d'arbres à dbh $>10$ cm élevée).

Plusieurs hypothèses à vérifier pourraient être avancées afin d'expliquer cette tendance locale, à savoir :

- L'influence de facteurs écologiques tels que le climat, qui pourrait facilement avoir un impact sur la population étant donné les attributs biologiques des cheirogales (cycle de vie lent...)
- Les perturbations anthropiques passées (coupe sélective des arbres) ou actuelles (activités périodiques de capture-recapture liées directement ou non à l'espèce étudiée)
- Une dispersion dont les causes et les mécanismes seront à déterminer
- Une compétition accrue pour les ressources, suite à l'explosion démographique des microcèbes au niveau du site

Nonobstant, ce travail reste une ouverture sur de multiples études puisque même la question fondamentale de la raison de ce déclin est encore irrésolue. Une analyse plus

## *Conclusion*

approfondie de la mortalité en fonction de la structure d'âge de la population permettrait également de définir la réelle stratégie démographique adoptée par les cheirogales. Il ne serait également pas à exclure d'utiliser les résultats obtenus pour une analyse de la viabilité de cette population ou une prédition de la tendance future de celle-ci.

## Références bibliographiques

1. Agarwal, D .K., Silander, J. A. Jr., Gelfand, A. E., Dewar, R. E. et Mickelson, J. G. Jr. 2005. Tropical deforestation in Madagascar: analysis using hierarchical, spatially explicit, Bayesian regression models. *Ecological Modelling*, 185: 105–131.
2. Allnutt, T. F., Ferrier, S., Manion, G., Powell, G. V. N., Ricketts, T. H., Fisher, B. L., Harper, G. J., Irwin, M. E., Kremen, C., Labat, J. N., Lees, D. C., Pearce, T. A. et Rakotondrainibe, F. 2008. A method for quantifying biodiversity loss and its application to a 50-year record of deforestation across Madagascar. *Conservation Letters*, 1: 173–181.
3. Akaike, H. 1981. Likelihood of a model and information criteria. *Journal of Econometrics*, 16: 3-14.
4. Akaike, H. 1987. Factor analysis and AIC. *Psychometrika*, 52(3) : 317-332.
5. Anderson, D. R. et Burnham, K. P. et White, G. C. 1994. AIC model selection in overdispersed capture–recapture data. *Ecology*, 75 : 1780–1793.
6. Begon, M., Townsend, C. R., et Harper, J.,L. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4th edition. Ed. Blackwell Publishing, Malden. 788p
7. Bloxam, Q. M. C., Behler, J. L., Rakotovao, E. R., Randriamahazo, H. J. A. R., Hayes, K. T., Tonge, S. J. et Ganzhorn J.U. 1996. Effects of logging on the reptile fauna of the Kirindy forest with special emphasis on the flat-tailed tortoise (*Pyxis planicauda*). *Primate report*, 46(1): 189-201.
8. Bozdogan, H. 1987. Model selection and Akaike's Information Criterion (AIC): the general theory and its analytical extension. *Psychometrika*, 52(3): 345-370.
9. Buckland, S. T., Burnham, K. P. et Augustin N. H. 1997. Model selection: an integral part of inference. *Biometrics*, 53 : 603–618.
10. Burnham, K., Anderson, D. R., White, G. C., Brownie, C. et Pollock K.H. 1987. Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture. *American Fisheries Society Monograph* 5, 422 p.
11. Burnham, K. 1993. *A theory for combined analysis of ring recovery and recapture data. In Marked individuals in the study of bird population*. Lebreton J. D. And North P. M. (eds.). pp199-213. Verlag Basel, Switzerland.
12. Burnham, K. et Anderson, D. 2002. *Model selection and multi-model inference, a practical information theoretic approach* (2nd Edition). Spring-Verlag, New-york. 496 p.

13. Carothers, A. D. 1973. The effects of unequal catchability on Jolly-Seber estimates. *Biometrics*, 29(1) : 79-100.
14. Chao, A. 2001. An overview of closed capture-recapture models. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 6(2): 158–175.
15. Chapman, D. G. 1954. The estimation of biological populations. *The Annals of Mathematical Statistics*, 25(1): 1-15.
16. Chatfield, C. 1995. Model uncertainty, data mining and statistical inference. *Journal of the Royal Statistical Society, series A*, 158: 419-466.
17. Cooch, E., et White, G. C. 2009. Program Mark “a gentle introduction”, 8th ed. 831p. <[www.phidot.org](http://www.phidot.org)>
18. Cormack, R. M. 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika*, 51 : 429-438.
19. Darroch, J. N. 1958. The multiple-recapture census: I. Estimation of a closed population. *Biometrika*, 45(3/4) : 343-359.
20. Dausmann, K. H., Glos, J., Ganzhorn, J. U. et Heldmaier, G. 2004. Hibernation in tropical primate. *Nature*, 429: 825-826.
21. Dausmann, K. H., Glos, J., Ganzhorn, J. U. et Heldmaier, G. 2005. Hibernation in the tropics: lesson from a primate. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic and Environmental Physiology*, 175: 147-155.
22. Du Puy, D. J. et Moat, J. 1996. A refined classification of the primary vegetation of Madagascar based on the underlying geologuysing gis to map its distribution and to assess its conservation status. *Biogéographie de Madagascar*, 205-218.
23. Edwards, A. W. F. 1972. *Likelihood*. Cambridge University Press, Cambridge, 235p.
24. Fietz, J. 1999. Monogamy as a rule rather than exception in nocturnal lemurs: the case of the fat-tailed dwarf lemur *Cheirogaleus medius*. *Ethology*, 105: 148-161.
25. Fietz, J. et Ganzhorn, J. U. 1999. Feeding ecology of the hibernating primate *Cheirogaleus medius*: How does it get so fat? *Oecologia*, 121 : 157-164.
26. Fietz, J., Zischler, H., Schwiegk, C., Tomiuk, J., Dausmann, K. H. et Ganzhorn, J. U. 2000. High rates of extra-pair young in the pair-living fat-tailed dwarf lemur, *Cheirogaleus medius*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49(1): 8-17.
27. Foerg, R. 1982. Reproduction in *Cheirogaleus medius*. *Folia primatologica*, 39 : 49-62.

Références bibliographiques

28. Ganzhorn, J U. et Kappeler, P M. 1996. Lemurs of the Kirindy forest. *Primate report*, 46(1): 257-275.
29. Ganzhorn, J. U. et Schmid J. 1998. Different population dynamics of *Microcebus murinus* in primary and secondary deciduous dry forests of Madagascar. *International Journal of Primatology*, 19 (5) : 785-796.
30. Ganzhorn, J.U., Sommer, S., Abraham, J-P., Ade, M., Raharivololona, B. M., Rakotovao, E. R., Rakotondrasoa, C. et Randriamarosoa, R. 1996. Mammals of the Kirindy forest with special emphasis on *Hypogeomys antimena* and the effects of logging on the small mammal fauna. *Primate report*, 46(1): 215-232.
31. Godfrey, L. R. et Irwin, M. T. 2007. The evolution of extinction risk: past and present anthropogenic impacts on the primate communities of Madagascar. *Folia Primatologica*, 78:405–419.
32. Green, G. M. et Sussman, R. W. 1990. Deforestation history of the eastern rain forests of Madagascar from satellite images. *Science*, 248 : 212-215.
33. Groves, C. P. 2000. The genus *Cheirogaleus*: Unrecognized biodiversity in dwarf lemurs. *International Journal of Primatology*, 21 : 943–962.
34. Guillaumet, J. L. et Koechlin, J. 1971. Contribution à la définition des types de végétation dans les régions tropicales (exemple de Madagascar). *Candollea*, 26 (2): 263-277.
35. Hanski, I., Koivulehto, H., Cameron, A. et Rahagalala, P. 2007. Deforestation and apparent extinctions of endemic forest beetles in Madagascar. *Biology letters*, 3 : 343-347.
36. Harcourt, C. et Thornbeck, J. 1990. Lemurs of Madagascar and the Comoros. Gland: IUCN.
37. Harper, G. J., Steininger, M. K., Tucker, C. J., Juhn, D., et Hawkins F. 2007. Fifty years of deforestation and forest fragmentation in Madagascar. *Environmental Conservation*, 34: 325-333.
38. Harville, D. A. 1977. Maximum Likelihood approaches to variance component estimation and to related problems. *Journal of the American Statistical Association*, 72(358) : 320- 338.
39. Hawkins, A. F. A. et Wilmé, L. 1996. Effects of logging on forest birds. *Primate report*, 46(1): 203-213.
40. Hladik, C. M., Charles-Dominique, P. et Petter, J. J. 1980. Feeding strategies of five nocturnal prosimians in the dry forest of the west coast of Madagascar. In *Nocturnal Malagasy primates: ecology, physiology and behavior*. Charles-Dominique, P., Cooper, H. M., Hladik, A., Hladik, C. M., Pages, E., Pariente, G. F., Petter-Rousseaux, A., Petter, J. J., Schilling, A. (eds), pp 41-73. Academic Press, New York.

Références bibliographiques

41. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.3. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Downloaded on 25 September 2010.
42. Jernvall, J. et Wright, P. C. 1998. Diversity components of impending primate extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95: 11279–11283.
43. Jolly, G. M. 1965. Explicit estimates from capture-recaptured data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika*, 52 : 225-247.
44. Kabaila, P. 1995. The effect of model selection on confidence regions and prediction regions. *Econometric theory*, 11 : 537-549.
45. Lebreton, J D., Burnham, K. P., Clobert, J., et Anderson, D. R. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: A unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62 : 67–118.
46. Lebreton, J D., Pradel, R et Clobert, J. 1993. The statistical analysis of survival in animal populations. *Trends in Ecology and Evolution*, 8 (3) :91-95.
47. Link, W. A. et Barker, R. J. 2005. Modeling association among demographic parameters in analysis of open population capture-recapture data. *Biometrics*, 61 : 45-54.
48. Link, W. A. et Barker, R. J. 2006. Model weights and foundations of multimodel inference. *Ecology*, 87 : 2626-2635.
49. Mangel, M. et Clark, C. W. 1988. *Dynamic modeling in behavioral ecology*. Princeton University press, New-Jersey. 288p.
50. Mittermeier, R. A. 2008. Lemur Diversity in Madagascar. *International Journal of Primatology*, 29(6): 1607-1656.
51. Mittermeier, R. A., Louis, E. E. Jr., Richardson, M., Schwitzer, C., Langrand, O., Rylands, A. B., Hawkins, F., Rajaobelina, S., Ratsimbazafy, J., Rasoloarison, R. M., Roos, C., Kappeler, P. M. et Mackinnon, J. 2010. *Lemurs of Madagascar* (3rd ed.). Washington DC, 767p.
52. Müller, A. 1998. A Preliminary report on the social organisation of *Cheirogaleus medius* (Cheirogaleidae; Primates) in North-West Madagascar. *Folia Primatologica*, 69 : 160–166.
53. Müller, A. 1999. Aspects of social life in the fat-tailed dwarf lemur (*Cheirogaleus medius*): Inferences from body weights and trapping data. *American Journal of Primatology*, 49 : 265–280.
54. Müller, A. et Thalmann, U. 2002. Biology of the Fat-Tailed Dwarf Lemur (*Cheirogaleus medius* E. Geoffroy 1812): new results from the field. *Evolutionary Anthropology*, 11 : 79–82.

55. Nowak, R. M. 1999. *Walker's mammals of the world*. 6th ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, 1936p.
56. Otis, D. L., Burnham, K. P., White, G. C., et Anderson, D. R. 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs*, 62 : 1-135.
57. Petter, J J. 1978. Ecological and physiological adaptations of five sympatric nocturnal lemurs to seasonal variations in food production. *Recent Advances in Primatology*, 1: 211-223.
58. Petter-Rousseaux, A. 1980. Seasonal activity rhythms, reproduction, and body weight variations in five sympatric nocturnal prosimians: simulated light and climatic conditions. In *Nocturnal Malagasy Primates: Ecology, Physiology and Behavior*. Charles-Dominique P., Cooper, H.M., Hladik, A., Hladik, C. M., Pages, E., Pariente, G. F., Petter-Rousseaux, A., Petter, J. J., Schilling, A. (eds). pp137-152. Academic Press, New York.
59. Pochron, S. T., Tucker, W. T. et Wright P. C. 2004. Demography, life history, and social structure in *Propithecus diadema edwardsi* from 1986–2000 in Ranomafana National Park, Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology*, 125:61–72.
60. Pötscher, B.M. 1991. Effect of model selection on inference. *Econometric Theory*, 7 : 163-185.
61. Pradel, R. 1996. Utilization of capture-mark-recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics*, 52(2) : 703-709.
62. Purvis, A., Gittleman, J.L., Cowlishaw, G. et Mace, G. M. 2000. Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 267: 1947-1952.
63. Rexstad, E. et Burnham, K. 1992. User's guide for interactive program Capture: abundance estimation of closed animal populations. Colorado State University, 30 p.
64. Ricketts, T. H., Dinerstein, E., Boucher, T., Brooks, T. M., Butchart, T. H. M., Hoffmann, M., Lamoreux, J. F., Parr, M., Pilgrim, J. D., Rodrigues, A. S. L., Sechrest, W., Wallace, G. E., Berlin, K., Burgess, N. D., Church, D. R., Cox, N., Knox, D., Loucks, C., Luck, G. W., Master, L. L., Moore, R., Naidoo, R., Ridgely, R., Schatz, G. E., Shire, G., Strand, H., Wettengel, W., et Wikramanayake, E. 2005. Pinpointing and preventing imminent extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102: 18497-18501.
65. Sanathanan, L. 1972. Models and estimation methods in visual scanning experiments. *Technometrics*, 14, (4) : 813-829.
66. Schwab, D. et Ganzhorn, J. U. 2004. Distribution, population structure and habitat use of *Microcebus berthae* compared to those of other sympatric Cheirogalids. *International Journal of Primatology*, 25(2) : 307-330.
67. Schwarz, C. J. et Arnason A. N. 1996. A general methodology for the analysis of capture-recapture experiments in open populations. *Biometrics*, 52(3) : 86.

Références bibliographiques

68. Seber, G. A. F. 1965. A note on the multiple recapture census. *Biometrika*, 52 : 249-259.
69. Sorg, J. P. et Rohner, U. 1996. Climate and tree phenology of the dry deciduous forest of the Kirindy forest. *Primate Report*, 46(1): 57-80.
70. Stanley, T. R. et Burnham, K. P. 1999. A closure test for time-specific capture recapture data. *Environmental and Ecological Statistics*, 6 : 197-209.
71. Tache, E. 1994. *Etude hydrogéologique dans la région du Menabe, Madagascar*. Intercoopération suisse (eds), Berne-CHYN/Université de Neuchâtel, Neuchâtel, 60p.
72. Tattersall, I. 1982. *The Primates of Madagascar*, Columbia University Press, Columbia, 382p.
73. Viallefont, A., Lebreton, J D, Reboulet, A M. et Gory, G. 1998. Parameter identifiability and model selection in capture-recapture models: a numerical approach. *Biometrical Journal*, 40 : 313-325.
74. White, G. C., Anderson, D. R., Burnham, K. P., et Otis, D. L. 1982. *Capture-Recapture and Removal methods for sampling closed populations*. Los Alamos National Laboratory, New Mexico, 235p.
75. White, G.C. et Burnham, K. P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46 : 120–139.
76. Williams K., Nichols J., and Conroy M. 2002. Analysis and Management of Animal Populations. Academic Press-San Diego. 1040 p.
77. Wright, P. C. 1995. Demography and life history of free-ranging *Propithecus diadema edwardsi* in Ranomafana National Park, Madagascar. *International Journal of Primatology*, 16(5): 835-854.

# Annexes

## Annexe 1: Agencement des données

Pour toutes analyses, les données de capture ont été exprimées sous forme matricielle tel que (Cooch et White, 2009) :

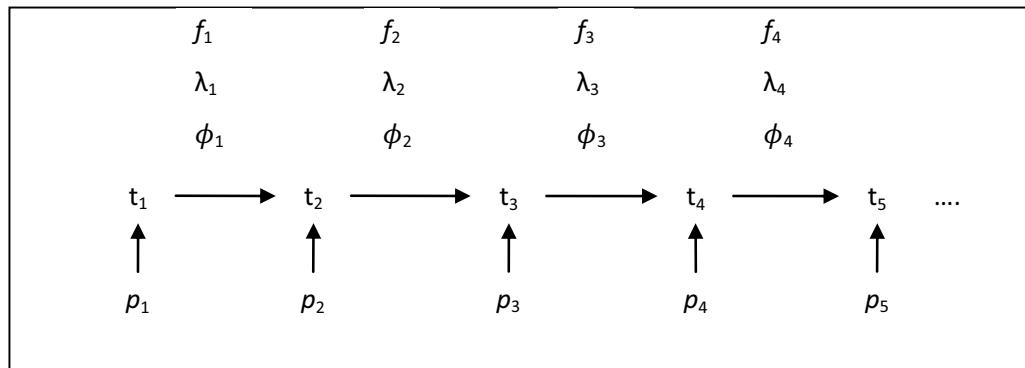
$$[\mathbf{X}_{ij}] = \begin{bmatrix} \mathbf{X}_{11} & \mathbf{X}_{12} & \cdots & \mathbf{X}_{1t} \\ \mathbf{X}_{21} & \mathbf{X}_{22} & \cdots & \mathbf{X}_{2t} \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ \mathbf{X}_{N1} & \mathbf{X}_{N2} & \cdots & \mathbf{X}_{Nt} \end{bmatrix}$$

Où

$$\mathbf{X}_{ij} = \begin{cases} 1 & \text{si l'animal } i \text{ est capturé à l'occasion } j \\ 0 & \text{si autrement} \end{cases}$$

La matrice  $\mathbf{X}$  est une simple manière d'enregistrer la capture ou non de chaque animal de la population à chaque occasion. Les lignes  $i$  décrivent les résultats de capture pour l'individu  $i$ , tandis que les colonnes  $j$  donnent ceux à l'occasion  $j$ . Pour un individu  $i$ , le rapport de capture au cours des occasions d'échantillonnage a été dénommé « historique de capture ».

## Annexe 2: Schématisation de la situation temporelle des paramètres estimés à chaque occasion $t_i$



### Annexe 3: Vraisemblance et vraisemblance maximale

La vraisemblance est définie comme étant la probabilité d'obtention des données observées suivant la valeur d'un ou de plusieurs paramètres (Edwards, 1972) La fonction de vraisemblance peut alors être définie par :

$$L(p_i|données) \text{ ou } L(p_i|n_i, y_i)$$

Où :

$p_i$  représente un ou plusieurs paramètres (l'ensemble des  $\hat{p}$  à estimer)

$n_i$  représente les données observées lors des occasions  $y_i$

L'expression de la fonction de vraisemblance est donnée par une fonction multinomiale de la loi de probabilité des historiques de capture et dépendra de ce fait de la structure du modèle considéré et des hypothèses sous-jacentes :

$$L(p_i|n_i, y_i) \propto P[\{X_w\}] \quad (1)$$

Où  $\{X_w\}$  représente l'ensemble des historiques de capture possibles.

Pour un paramètre donné, à la valeur maximale de la vraisemblance (ML pour maximum likelihood) correspondrait donc la meilleure estimation ( $\hat{p}$ ) de celui-ci étant donné les observations. La vraisemblance maximale est obtenue en définissant le point où la dérivée de la fonction de vraisemblance s'annule. Ce calcul de la dérivée peut être effectué en utilisant la fonction log de la vraisemblance et la valeur de  $\hat{p}$  peut être ainsi tirée de l'équation :

$$\frac{d \ln L(p_i|données)}{dp_i} = 0 \quad (2)$$

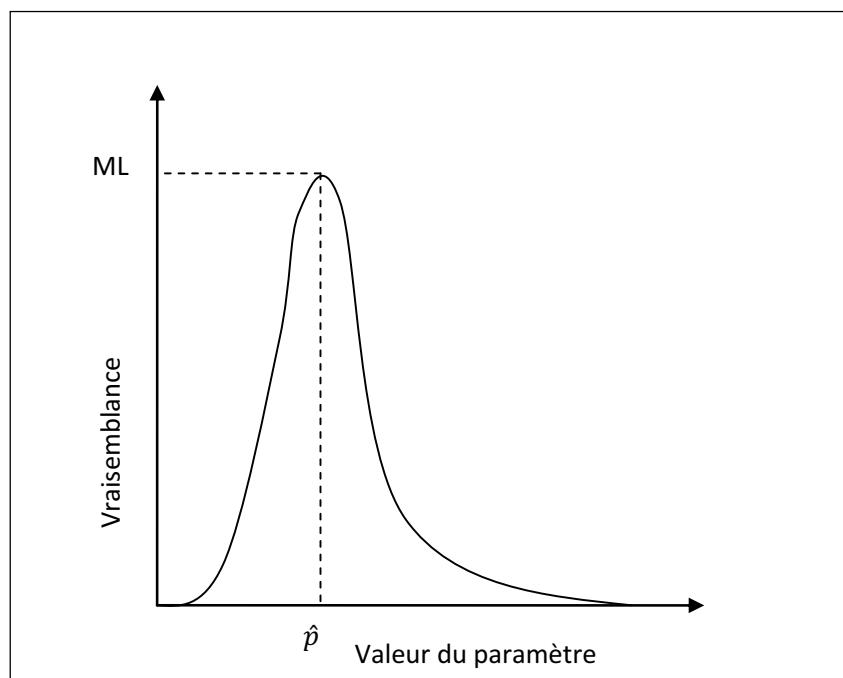
Afin de définir la distribution de la fonction de vraisemblance, un calcul de sa variance autour du ML estimé est nécessaire (Harville, 1977). En considérant le ou les paramètres étudiés, cette variance peut être obtenue par une évaluation de la dérivée seconde de la fonction log de vraisemblance (dénommée Hessien) au niveau de la meilleure estimation de la valeur du paramètre (ici  $\hat{p}$ ) :

$$var(vraisemblance) = \frac{\delta^2 \ln L(p_i|données)}{\delta p_i^2} \quad (3)$$

À partir de l’Hessien, une estimation de la variance des paramètres étudiés peut être calculée. En effet, l’inverse négatif du Hessien évalué au ML est la valeur de la vraisemblance maximale de la variance des paramètres étudiés et donne donc une estimation de la variance de  $p_i$  :

$$var(\hat{p}) = \left[ -\left( \frac{\delta^2 \ln L(p_i | \text{données})}{\delta p_i^2} \right) \right]_{p=\hat{p}}^{-1} \quad (4)$$

La corrélation entre ML et l’estimation d’un paramètre est schématisée ci-dessous.



**Figure 10:** Relation entre la vraisemblance et la valeur estimée d’un paramètre.

#### Annexe 4: Modèles candidats à la sélection pour une estimation sur population fermée

**Tableau XI.** Ensemble des modèles utilisés et leur signification biologique pour la population considérée close.

Modèles	Description et signification biologique
$M_0$	Assume que $p$ est constante au cours des captures (Darroch, 1958)
$M_t$	Assume que $p$ varie temporellement et est donc différente pour chaque occasion mais est la même pour tous les individus pour une occasion donnée (Darroch, 1958 ; Sanathanan, 1972b)
$M_b$	Assume que $p$ est affectée par la première occasion de capture. Ce modèle tient compte d'une éventuelle réponse comportementale de l'animal face au processus de piégeage (addiction ou défiance face aux pièges).
$M_h$	Assume que $p$ varie individuellement. Il n'y a donc aucune différence entre les occasions de captures mais il existe une hétérogénéité entre la probabilité de capture de chaque individu
$M_{tb}$	Assume une réponse comportementale de l'animal affectant $p$ après une capture initiale et également une sensibilité de $p$ aux changements temporelles
$M_{th}$	Assume une hétérogénéité de $p$ entre chaque individu et indépendamment une variation temporelle de $p$
$M_{bh}$	Assume une hétérogénéité individuelle de $p$ et une variation de $p$ suite à une réponse comportementale après une première capture, la réponse étant également différente entre les individus
$M_{tbh}$	Assume un effet combiné du temps, de la réponse comportementale et de l'hétérogénéité individuelle sur $p$

Note :  $p$  est définie dans le Tableau I.

## Annexe 5: Probabilité de distribution de l'ensemble des histoires de capture possibles pour les modèles de population close

- Pour le modèle  $M_0$  (Darroch, 1958)

$$P[\{X_w\}] = \frac{N!}{[\prod_w X_w!] (N - M_{t+1})!} p^{n.} (1 - p)^{tN - n.}$$

Où :

- $X_w$  représente l'ensemble des histoires de capture possibles
- $N$  représente l'effectif de la population
- $p$  représente la probabilité de capture
- $n. = \sum_{j=1}^t n_j$  est le nombre total de capture
- $M_{t+1}$  est le nombre d'individus différents capturés

- Pour le modèle  $M_t$  (Darroch, 1958)

$$P[\{X_w\}] = \frac{N!}{[\prod_w X_w!] (N - M_{t+1})!} \prod_{j=1}^t p_j^{n_j} (1 - p_j)^{N - n_j}$$

Où :

- $n_j$  représente le nombre d'individus capturés à l'occasion  $j$
- Pour le modèle  $M_b$

$$P[\{X_w\}] = \frac{N!}{[\prod_w X_w!] (N - M_{t+1})!} p^{M_{t+1}} (1 - p)^{N - M_{t+1} - M.} c^m (1 - c)^{M. - m.}$$

Où :

- $c$  représente la probabilité qu'un individu soit capturé à n'importe quelle occasion suivant celle de sa première capture
- $M. = \sum_{j=1}^t M_j$  est la somme du nombre d'individus marqués dans la population à l'occasion  $j$
- $m. = \sum_{j=1}^t m_j$  est le nombre total d'individus marqués capturés

- Pour le modèle  $M_h$

$$P[\{X_{ij}\}] = \{f_1, f_2, \dots, f_t\}$$

Où  $f_j$  représente le nombre d'individus capturés exactement  $j$  fois

- Pour le modèle  $M_{tb}$

$$P[\{X_w\}] = \frac{N!}{[\prod_w X_w!] (N - M_{t+1})!} \prod_{j=1}^t p_j^{u_j} \cdot (1 - p_j)^{N - M_{j+1}} (c_j)^m (1 - c_j)^{M_j - m_j}$$

Où :

- $p_j$  est la probabilité qu'un individu non marqué soit capturé à l'occasion  $j$
- $c_j$  est la probabilité qu'un individu précédemment marqué soit capturé à l'occasion  $j$
- $u_j$  est le nombre d'individus non marqués capturés à l'occasion  $j$
- $M_j$  est le nombre d'individus marqués dans la population après  $j$  échantillonnage
- $m_j$  est le nombre d'individus marqués capturés à l'occasion  $j$

- Pour le modèle  $M_{bh}$

$$P[\{X_w\}] = \frac{N!}{u_1! u_2! \dots u_t! (N - M_{t+1})!} \pi_1^{u_1} \pi_2^{u_2} \dots \pi_t^{u_t} (1 - \sum_{j=1}^t \pi_j)^{N - M_{t+1}} \cdot P * [\{X_w\} | u_1! u_2! \dots u_t!]$$

Où :

- $u_j$  est le nombre d'individus non marqués capturés au temps  $j$
- $\pi_j = E[(1 - p)^{j-1} p] = \int_0^1 (1 - p)^{j-1} p dG_1$  où  $G_1$  est une fonction de densité bivariée  $G_1(p; \theta_1)$  et  $\theta_1$  une constante
- $P * [\{X_w\} | u_1! u_2! \dots u_t!]$  est une distribution de probabilité conditionnelle qui ne dépend ni de  $N$  ni de  $G_1(p; \theta_1)$

## Annexe 6: Méthode de sélection de modèle sur population fermée

La procédure de sélection de modèle sur population fermée est basée sur deux tests consécutifs (Otis et al., 1978) :

- Un test spécifique (test du ratio de vraisemblance) entre deux modèles, l'un étant plus général que l'autre : à partir des données en possession, une comparaison entre les estimations fournies par ces deux modèles est effectuée. Si aucune différence significative n'est notée, le modèle le plus général sera favorisé.
- Un test d'ajustement des modèles avec les données. Pour un modèle donné, ce test visera principalement à rechercher une autre source de variation de  $p$  que celle indiqué dans les hypothèses sous jacentes à celui-ci. À partir des données, un test entre un modèle déterminé et tous ceux ayant une hypothèse alternative sera donc effectué. Si aucune différence significative n'est observée, il est alors considéré que le modèle en question s'ajuste aux données.

Pour ces deux types de test la comparaison est faite en utilisant un test du  $\chi^2$ .

## Annexe 7: Ajustement d'un modèle et variance extra-binomiale

Généralement, un test d'ajustement d'un modèle est effectué afin de déterminer si la distribution des données est conforme aux attentes fixées par les suppositions prises en compte par le modèle en question. En d'autres termes, ce test évalue si le modèle utilisé est adéquat vu les données obtenues. Il est donc appliqué logiquement au modèle de base (ou modèle général) car un non ajustement de ce dernier aux données observées implique également un non ajustement des modèles dérivés.

Pratiquement, cette mesure de l'adéquation du modèle aux données est matérialisée par la valeur du facteur d'inflation de la variance noté  $\hat{c}$ . Ce facteur donne en fait une mesure de la quantité de bruits (variations) extra binomiaux et donc de la dispersion entre la distribution des données obtenues et celles suggérées par le modèle utilisé (Lebreton, 1992 ; Anderson et al., 1994). La valeur de  $\hat{c}$  est obtenue en comparant la vraisemblance du modèle à tester à celle du modèle saturé (modèle dont le nombre de paramètre est égale au nombre de points analysables

des données et est donc considéré comme s'ajustant parfaitement à ceux-ci). Le calcul de  $\hat{c}$  est donné par la relation:

$$\hat{c} = \frac{\chi^2}{df}$$

Où :

- $\chi^2$  est la valeur calculée entre le modèle général et le modèle saturé
- $df$  est le degré de liberté

Si  $\hat{c} = 1$ , le modèle de base est considéré comme s'ajustant parfaitement aux données.

Une valeur de  $\hat{c} > 1$  indique une sur-dispersion tandis qu'une valeur de  $\hat{c} < 1$  reflète une sous-dispersion.

La méthode de la recherche de la médiane de  $\hat{c}$  est basée sur le fait que la meilleure estimation de  $\hat{c}$  est la valeur à laquelle la déviance observée de  $\hat{c}$  (c'est-à-dire le rapport entre la déviance du modèle et son degrés de liberté) partage en deux toutes les déviances de  $\hat{c}$  possibles simulées sous l'hypothèse qu'une certaine valeur de  $\hat{c}$  est la vraie valeur. En d'autres termes, plusieurs valeurs possibles de la déviance de  $\hat{c}$  seront simulées pour plusieurs valeurs de ce dernier et sera choisie comme la meilleure estimation celle où la déviance observée est la médiane des valeurs générées.

## Annexe 8: Sélection de modèle et Akaike's Information Criterion

Pour un ensemble de modèles candidats, l'AIC est un critère permettant de déterminer le modèle le plus parcimonieux ou, en d'autres termes, celui combinant au mieux précision et simplicité sachant que la précision d'un modèle est mesurée suivant son ajustement aux données et que sa simplicité est jugée suivant le nombre de paramètres qu'il contient (Akaike, 1981 et 1987 ; Bozdogan, 1987). La valeur de l'AIC pour un modèle donné est obtenue par l'équation :

$$AIC = -2 \log(L(\hat{\theta}|données)) + 2K \quad (5)$$

Où :

- $\hat{\theta}$  est un paramètre donné

- $K$  est le nombre de paramètre utilisé dans le modèle

Étant donné que plus un modèle s'ajuste aux données plus la valeur de sa vraisemblance augmente, ainsi pour cette formule :

- pour un nombre considéré de paramètres, si la vraisemblance augmente, l'AIC diminue
- si une certaine valeur de l'ajustement est atteinte avec moins de paramètres, l'AIC aura une valeur moindre

De ce fait, le modèle le plus parcimonieux sera celui avec la plus petite valeur de l'AIC parmi les modèles candidats.

Pour des analyses à échantillons réduits (Anderson et al., 1994), l'AIC peut être remplacé par sa seconde variante (notée AICc) :

$$AICc = -2 \log(L(\hat{\theta}|données)) + 2K + \left( \frac{2K(K+1)}{n-K-1} \right) \quad (6)$$

Où  $n$  représente la taille de l'échantillon.

Afin d'estimer la relative vraisemblance de certains sous ensembles de modèles, la valeur de la pondération de l'AIC (noté  $w_i$ ) pour chaque modèle peut être calculée (Buckland et al., 1997 ; Burnham et Anderson, 2002) :

$$w_i = \frac{\exp\left(\frac{-\Delta AIC}{2}\right)}{\sum\left\{\exp\left(\frac{-\Delta AIC}{2}\right)\right\}} \quad (7)$$

Où

$$\Delta AIC = AIC(\text{modèle considéré}) - AIC(\text{modèle le plus parcimonieux}) \quad (8)$$

De plus, le support des données par une structure déterminée des paramètres estimés peut être obtenue par la sommation des  $w$  ( $\sum w$ ) des modèles ayant cette même structure d'intérêt.

## Annexe 9: Mise en moyenne et inférence basée sur plusieurs modèles

La technique de mise en moyenne des valeurs estimées de chaque paramètre à partir de chacun des modèles utilisés est effectuée afin d'obtenir l'estimation la plus fiable de chacun d'entre eux (Burnham et Anderson, 2002 ; Link et Barker, 2006). Cette valeur moyenne est la valeur de l'estimation finale considérée pour chaque paramètre. L'estimation des paramètres n'est donc pas faite en utilisant le modèle le plus parcimonieux de l'ensemble des candidats. En fait, chaque modèle ayant une probabilité d'être le meilleur parmi l'ensemble des candidats (même si cette probabilité varie entre eux), baser des conclusions sur un seul modèle reviendrait à ignorer le caractère incertain de chacun d'entre eux (Pötscher, 1991 ; Chatfield, 1995 ; Kabaila, 1995). La probabilité d'avoir une estimation biaisée à partir d'un seul modèle est d'autant plus grande que la différence entre la pondération de l'AIC (Link et Barker, 2006) du modèle le plus parcimonieux et celui des autres candidats n'est pas importante ou en d'autres termes si aucun ne se démarque réellement de l'ensemble. Pour chaque paramètre, cette mise en moyenne est obtenue par la relation :

$$\text{moyenne} (\hat{\theta}) = \sum_{i=1}^r w_i \hat{\theta}_i \quad (9)$$

Où :

- $\hat{\theta}$  représente un paramètre donné et  $\hat{\theta}_i$  son estimation pour le modèle  $i$
- $w_i$  représente la pondération de l'AIC du modèle  $i$

Ainsi faisant, toutes inférences portées à partir des résultats obtenus pourront être fondées sur multiples modèles et non un modèle unique éventuellement biaisé (Pötscher, 1991).

**TITRE :** Evaluation de la tendance dynamique de la population de *Cheirogaleus medius* et de sa préférence d'habitat au niveau de la concession forestière de Kirindy CNFEREF

## **RESUME**

Selon les hypothèses actuelles, certains attributs biologiques comme un type de cycle de vie lent peuvent prédisposer une espèce sous l'influence d'aucun danger apparent à un risque élevé d'extinction. La présente étude vise à tester ces dernières en définissant la tendance dynamique d'une population de *Cheirogaleus medius*, espèce classée à risque faible d'extinction mais arborant un cycle de vie relativement lent. Pour ce faire, des modèles de capture-marquage-recapture applicables sur population fermée et sur population ouverte (formulation de Cormack-Jolly-Seber et Link-Barker) ont été utilisés sur des données provenant de la concession forestière de Kirindy CNFEREF entre 2002 et 2009. Une analyse de préférence d'habitat a ensuite été effectuée afin de consolider les résultats de la modélisation selon lesquels un déclin graduel de la population a été effectivement observé (tendance décroissante de l'effectif ou de la probabilité de survie, taux d'accroissement $<1$ ). Les caractéristiques du cycle de vie des cheirogales ont été démontrées par les faibles valeurs du taux de recrutement de la population et l'étude des habitats a révélé une préférence pour ceux ayant une forte densité en arbres avec un dbh $>10$  cm, ceci s'avérant être le reflet d'une réponse de *Cheirogaleus medius* à une démographie réduite.

---

**Mots clés :** *Cheirogaleus medius*, dynamique de population, modèles, Cormack-Jolly-Seber, Link-Barker, capture-recapture, population fermée, population ouverte, Kirindy CNFEREF, Madagascar

## **ABSTRACT**

Current idea argues that some biological attributes as slow life history predispose species to a high extinction risk. This study aimed to test those hypotheses by assessing the population dynamic trends of *Cheirogaleus medius* which is categorized as “low risk, least concern” but have also a relatively slow life history. Closed and open population models (Cormack-Jolly-Seber et Link-Barker) were then applied on capture-recapture data taken from the forestry concession of Kirindy CNFEREF between 2002 to 2009. Habitat preference assessment was also done to strengthen the modeling results which shown a gradual decline of the population (declining trend of the number of individual and the survival probability, growth rate value $<1$ ). The species slow life history was drawn by low values of the recruitment rate. Habitat preference analysis revealed that those with a higher density of big trees (dbh $>10$  cm) were more attractive for *Cheirogaleus medius*. This last pattern was considered to be a response of the species to the reduced density.

---

**Keywords :** *Cheirogaleus medius*, population dynamics, models, Cormack-Jolly-Seber, Link-Barker, capture-recapture, open and closed population, Kirindy CNFEREF, Madagascar

**Encadreur :**

Dr RAKOTONDRAVONY Daniel

**Impétrant :**

**Nom et Prénom :** RAKOTONIAINA Hasina Josué

**Adresse :** Lot 119C cité militaire Nanisana, Antananarivo, Madagascar

**Tél :** (+261)33 14 854 67

**e-mail :** rhajozy@yahoo.fr