

- World's Top 25 most endangered primates. *Neotrop. Primates* 8: 49.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Fonseca, G.A.B. da; Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Razanahoera Rakotomalala, M.; Glander, K.; Miadana Harisoa, F.; Rabesihanaka, S.; Hawkins, F.; Katz, A.; Byers, O.; Seal, U.S. (eds.). 2002. Evaluation et Plans de Gestion pour la Conservation (CAMP) de la Faune de Madagascar: Lemuriens, Autres Mammifères, Reptiles et Amphibiens, Poissons d'eau douce. Rapport du Groupe Lemuriens. Version Finale. IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group (CBSG), Apple Valley, MN.
- Supriatna, J.; Manansung, J.; Tumbelaka, L.; Andayami, N.; Indrawan, M.; Darmawan, L.; Leksono, S.M.; Seal, U.S.; Byers, O. (eds.). 2001. Conservation Assessment and Management Plan for the Primates of Indonesia: Final Report. IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group (CBSG), Apple Valley, MN.

## Étude comparative de *Haplemur simus* (Gray, 1870) de deux sites de la province autonome de Fianarantsoa, Madagascar: forêt dégradée d'Ambolomavo et forêt secondaire du Parc National de Ranomafana

**Volaso N. Andriaholinirina**

Université d'Antananarivo, Faculté des Sciences, Département de Paléontologie et d'Anthropologie Biologique, BP 906, Antananarivo 101, Madagascar, <gerp@dts.mg>

**Jean-Luc Fausser**

Université Louis Pasteur, Faculté de Médecine, Institut d'Embryologie, EA3428, 11 rue Humann, 67085 Strasbourg cedex, France, <marguerite.lavaux@embryo-ulp.u-strasbg.fr>

**Joseph C. Rabarivola**

Université de Mahajanga, Faculté des Sciences, Département de Biologie Animale, BP 339, Mahajanga 401, Madagascar, <gerp@dts.mg>

**Key words:** *Haplemur simus*, dermatoglyphes, paternity, social system, genetics, food composition

### Introduction

*Haplemur simus* ou "Varikovoka ou Varibolo" est un lémurien diurne, vivant dans des zones de bambous très denses de la forêt primaire et de la forêt dégradée de l'Est (Petter *et al.* 1977; Wright *et al.* 1987). Il se nourrit surtout de grosses pousses de bambous de l'espèce *Cathariostachys madagascariensis*, en arrachant l'écorce avec ses incisives pour pouvoir manger la moelle de la tige. De plus, il consomme de jeunes pousses de *Ravenala madagascariensis*, des fruits d'*Artocarpus integrifolius*, de *Ficus* sp., de *Dypsis* sp. et de *Pennisetum clandestinum* (Meier *et al.* 1987; Garbutt 1999). Afin d'étudier l'impact de la dégradation forestière sur l'écologie des *H. simus*, nous avons effectué une étude comparative dans deux sites différents, une forêt dégradée à Ambolomavo et une forêt secondaire dans le parc national (P.N.) de Ranomafana.

### Matériels et méthodes

**Sites:** Le P.N. de Ranomafana se situe à 400 km au sud de la ville d'Antananarivo, à 65 km au nord-est de la ville de Fianarantsoa, (21°17' S, 47°25' E). Son altitude se situe entre 400 et 1374 m. Sa végétation climatique est une forêt dense humide. Le Parc a une superficie de 41600 ha (Ramarokoto *et al.* 1999) et est subdivisé en trois parcelles. Notre étude a été menée dans la parcelle n°3. La forêt dégradée d'Ambolo-

mavo se trouve à une cinquantaine de kilomètres à l'Est du P.N. de Ranomafana. entre 21°20' et 21°21' S et 47°47' E. L'altitude est comprise entre 206 et 282 m. Cette forêt d'Ambolomavo est caractérisée par un défrichement ou "Tavy" très accentué, presque inexistant dans le P.N. de Ranomafana. Le défrichement est destiné à faire de la culture sur brûlis (riz et manioc).

À Ambolomavo, nous avons observé deux groupes de *H. simus*. Un groupe de six femelles: un adulte (E7), trois subadultes (E18, E19 et E21), deux juvéniles (E8 et E20) et un groupe de trois mâles: un adulte (E17), un subadulte (E22) et un juvénile non capturé. Au cours de cette étude, nous avons suivi seulement le groupe de six femelles moins sauvages que le groupe des mâles.

À Ranomafana, et plus précisément dans la zone de Talata-kely, un groupe de sept animaux a été étudié dont trois mâles: un adulte (E13), deux subadultes (E15 et E16), deux femelles: une adulte (E14) et une subadulte, un juvénile et un petit non capturés. En mars 1998, Tan (comm. pers.) a dénombré dans ce dernier site neuf individus (trois mâles, deux femelles adultes et quatre enfants).

**Suivi:** Les observations ont été effectuées aux mois de mars, avril et mai 2000 à Ambolomavo et à Ranomafana, puis uniquement à Ambolomavo aux mois de septembre et octobre 2000. Nous avons dû augmenter le volume horaire d'observation des animaux à Ambolomavo car, dans ce site, ces derniers sont sauvages et souvent très difficiles à approcher. Pour le groupe d'Ambolomavo, le total des heures d'observation a été de 693 heures contre 176 pour le groupe de Ranomafana. Pour le suivi journalier, nous avons utilisé la méthode de "Scan sampling" de Altmann (1974) qui consiste à noter dans le groupe les principales activités (déplacement, alimentation et activités sociales). Pour déterminer la superficie du domaine vital, nous avons utilisé la "méthode des grilles" (Ralisoomalala 1996) qui consiste à compter le nombre de carrés (25 x 25 m) traversés par le groupe.

**Capture:** La capture des animaux a été effectuée par injection de 0,5 ml de solution de kétamine à 50 mg/ml (Kétalar<sup>®</sup>) à l'aide d'un fusil à air comprimé. Après quelques minutes, lorsque l'animal est complètement endormi sous l'effet de l'anesthésie, on le recueille prudemment dans un sac de jute (Rabarivola 1998).

**Prélèvement et conditionnement des échantillons:** Pour chaque animal, on a prélevé 2 à 3 ml de sang dans la veine fémorale, puis les tubes étiquetés ont été stockés dans de l'azote liquide. Un petit bout d'oreille a été prélevé à l'aide d'une lame de bistouri stérile après rasage des poils et nettoyage à l'alcool à 90 %, puis mis dans un tube de Nunc<sup>®</sup> et stocké dans de l'azote liquide. Chaque animal a été marqué au niveau de la queue en coupant les poils d'une façon caractéristique, puis relâché à l'endroit même du lieu de capture.

**Prise des empreintes palmo-plantaires:** Elle consiste, d'une part, à lire directement les différents dessins de la paume et de la sole, à l'aide d'une loupe, et, d'autre part, à obtenir les empreintes en utilisant de l'encre. Les dermatoglyphes se présentent sous plusieurs formes au niveau des coussinets: boucles, tourbillons, arcs, champs ouverts et vestiges de dessins. Les coussinets sont des sortes d'éminences en formes de "coussin" qui garnissent l'extrémité interne des doigts, la face interne des orteils et des pieds. Les coussinets palmaires et plantaires montrent des coussinets bombés et bien individualisés.

**Techniques de laboratoire:** Extraction de l'ADN: la technique employée est celle décrite par Sambrook *et al.* (1989). La concentration en acides nucléiques des échantillons est mesurée par absorption à 260 nm.

**Conditions d'amplification: Recherche de paternité par la technique de RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA):** Pour les études de recherche de paternité, nous avons employé la technique de RAPD. L'ADN a été amplifié *in vitro* l'ADN par "polymerase chain reaction" (PCR) en employant des amorces oligonucléotidiques aléatoires (Operon Technology, OPA, OPE et OPH). Les segments d'ADN amplifiés correspondent aussi bien à des régions codantes qu'à des régions non codantes (Welsh et Mc Clelland 1990; Clark et Lanigan 1993; Lynch et Milligan 1994). Les conditions de réactions sont celles décrites par Fausser *et al.* (2000). Après amplification, les produits obtenus sont analysés sur gel d'agarose. Les profils sont comparés et les bandes communes entre deux individus notées.

**Étude du cytochrome b:** nous avons employé une réaction de PCR afin d'amplifier un fragment de 357 paires de bases correspondant à une portion du gène du cytochrome b porté par l'ADN mitochondrial. Nous avons employé la paire de primers suivants:

Pr181: 5'-CCATCCAACATGTCAGCATGATGAAA-3' et Pr182: 5'-CCCTCAGAATGATATTTGTCCTCA-3', dérivée de celle décrite par Kocher *et al.* (1989). Les conditions de réactions ont été décrites précédemment (Fausser *et al.* 2002). Les produits d'amplification sont ensuite soumis à une électrophorèse sur gel d'agarose. Après examen des gels sous lumière UV, la bande majeure est découpée puis séquencée (ABI PRISM sequencer et Taq dye deoxy terminator cycle sequencing kit). Chaque échantillon est séquencé dans le sens 5'-3' et 3'-5', puis les séquences sont alignées et comparées. Les distances génétiques (d) sont calculées par la méthode de Kimura à deux paramètres à l'aide de la formule suivante:  $d = -1/2 \ln[(1-2P-Q)X \sqrt{1-2Q}]$  avec P: nombre de transitions/nombre de positions et Q: nombre de transversions/nombre de positions; ln: logarithme népérien. Les arbres phylogénétiques sont construits à l'aide du programme "Phylogenetic Analysis Using Parsimony" (PAUP) \*4.0 (Swofford 2000).

**Statistiques:** Le test de chi-2 et le test de student (Schwartz 1963) ont été utilisées pour l'analyse des données.

## Résultats et Interprétations

### Étude morphologique

**Étude des dermatoglyphes et des coussinets:** les boucles prédominent sur les coussinets palmaires de *H. simus* tant à Ambolomavo qu'à Ranomafana (50,4 % Ambolomavo et 33,6 % Ranomafana). Pour les coussinets plantaires, on a constaté la prédominance des champs ouverts (55,2 % Ambolomavo et 36,8 % Ranomafana). On note une tendance à la simplification des dermatoglyphes de la sole plantaire par rapport à ceux de la paume. La présence des coussinets palmaires et plantaires aplatis et plus ou moins allongés proxodistalement favorise la remarquable adaptation au saut d'un support à un autre. La locomotion quadrupède sur les branches et le saut de grande amplitude d'une tige verticale à une autre suggère que les hapalemurs pourraient être considérés comme possédant un mode de locomotion intermédiaire entre les Lemuridae et les Indriidae (Rabarivola 1990). L'hallux est plus allongé chez *H. simus* que chez *H. griseus*, et la fusion de quatre coussinets (deux par deux) montreraient une adaptation plus poussée pour la saisie des différents supports au cours des sauts. Il n'y a pas de différence statistiquement significative ni au niveau des dessins des coussinets palmaires, ni au niveau des dessins des coussinets plantaires entre les *H. simus* d'Ambolomavo et ceux de Ranomafana.

**Mensurations:** pour pouvoir homogénéiser les différentes mensurations, seuls les animaux adultes et subadultes ont

été considérés (Tableau 1). Pour les dix variables étudiées (longueur de l'oreille, longueur de la paume, longueur de la sole plantaire, tour de poitrine, longueur de la symphyse pubienne – gorge, longueur de l'hallux, longueur du pouce, longueur de la queue, longueur de la jambe et longueur totale de l'animal), le test *t* n'a montré aucune différence morphologique entre les *H. simus* d'Ambolomavo et ceux de Ranomafana.

Tableau 1: Tableau récapitulatif des valeurs moyennes des différentes mensurations faites sur *H. simus* d'Ambolomavo et de Ranomafana.

Longueur (en mm)	Ambolomavo (n = 6)	Ranomafana (n = 5)
Oreille	36,25	35,00
Paume	80,75	77,75
Sole plantaire	115,00	116,25
Tour de poitrine	285,25	278,75
Symphyse pubienne-gorge	257,50	232,50
Hallux	68,75	64,75
Pouce	36,50	37,50
Queue	483,75	460,00
Jambe	138,75	167,75
Longueur totale	876,25	835,25

### Étude génétique:

La recherche de paternité a été menée sur deux groupes de *H. simus*. Le premier groupe comprend quatre animaux capturés dans la région de Ranomafana (mâles E13, E15, E16, femelle E14). Le second groupe est composé de six animaux provenant de la région d'Ambolomavo (femelles E7, E8, E18, E19, E20, mâle E17). Les recherches de paternité sont basées sur le fait que chaque individu peut être caractérisé par son profil "RAPD" qui permet d'établir des liens de parenté en fonction de la présence de bandes communes entre les individus. La détermination de paternité s'établit selon les lois de l'hérédité mendélienne. Les bandes présentes chez les enfants proviennent soit de la mère, soit du père, soit des deux parents. Les bandes présentes chez l'enfant sont comparées une par une au profil des parents potentiels en utilisant le principe d'exclusion. Les bandes présentes chez les enfants qui ne sont pas présentes chez la mère sont apportées par le père et réciproquement. Lors de ces études, on estime qu'il faut tester au moins trois amorces donnant la même réponse avant de pouvoir conclure à la paternité d'un mâle (Hadrys *et al.* 1993; Takenaka *et al.* 1993; Inoue et Takenaka 1993; Neveu *et al.* 1996).

Pour le groupe de Ranomafana, 16 primers ont été utilisés pour l'étude des quatre *H. simus*. Parmi ces primers, 10 ont été informatifs et ont permis de conclure que le mâle E13 serait le père de E15 (8 bandes communes et absentes chez E14) et de E16 (6 bandes partagées absentes chez E14). La femelle E14 serait la mère de E15 (4 bandes partagées et absentes chez E13) et de E16 (7 bandes partagées et absentes chez E13). Ce groupe de Ranomafana serait donc un groupe familial. Pour le groupe d'Ambolomavo, nous avons également utilisé 16 primers, mais aucun de ces derniers n'a pu démontrer de manière non équivoque une relation unique entre deux individus du groupe. Pour cette population, nous n'avons pas pu déterminer la filiation, ni même trouver un quelconque lien de parenté à partir des primers utilisés.

L'étude de l'homogénéité de la population de *H. simus* a été menée sur 12 animaux de trois provenances différentes: Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza (Hsi 01 et Hsi 03), Ambolomavo (E7, E8, E17, E18, E19, E20), Ranomafana (E13, E14, E15, E16).

Les séquences obtenues, d'une longueur de 357 nucléotides, ont chacune été vérifiées dans le sens 5'-3' et 3'-5'. L'analyse de ces séquences à l'aide du logiciel PAUP\*4.0 par la méthode de "neighbor-joining" permet d'obtenir le phylogramme suivant (Fig. 1):

La séquence LCA1 a été utilisée comme "outgroup". L'analyse des séquences de cytochrome b par la méthode de "neighbor-joining" montre un regroupement des animaux provenant de Ranomafana dans un même "cluster", alors que ceux du groupe d'Ambolomavo sont dispersés dans trois "clusters". Ceci laisse penser que le groupe des *H. simus* de Ranomafana est plus homogène que celui d'Ambolomavo. Il existe également une dispersion des animaux de Tsimbazaza qui pourrait s'expliquer par le fait que la provenance géographique de ces animaux est inconnue.

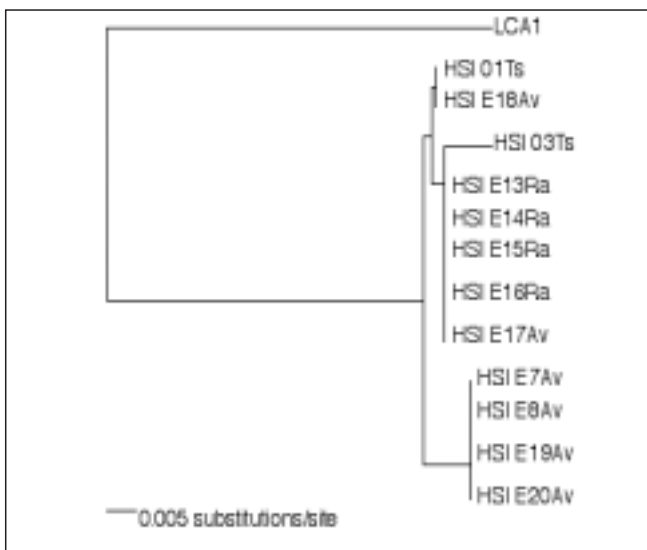


Fig. 1: Phylogramme de *H. simus*. LCA: *Lemur catta*; HSI: *H. simus*, HSI 01 et HSI 03: groupe de Tsimbazaza (Ts), HSI E7, E8, E17, E18, E19, E20: *H. simus* du groupe d'Ambolomavo (Av), HSI E13, E14, E15, E16: *H. simus* du groupe de Ranomafana (Ra).

#### Compartements:

La surface du domaine vital de *H. simus* à Ambolomavo est de 40 ha. Cette surface est inférieure à celle du domaine vital de *H. simus* de Ranomafana estimée entre 62 et 100 ha (Wright 1989; Tan comm. pers.). A priori, ce résultat paraît un peu surprenant puisqu'on s'attendait à un domaine vital plus grand dans la forêt dégradée d'Ambolomavo que dans celui de la forêt secondaire de Ranomafana. Mais à Ambolomavo, les bambous (*Bambusa barbata* ou Volozatsy) sont très abondants, tandis qu'à Ranomafana les bambous (*Cathariostachys madagascariensis* ou Volohosy) sont beaucoup plus éparpillés et de plus, les grosses pousses ne sont pas aussi abondantes que dans la première localité. Nous pensons que l'extension du domaine vital à Ranomafana résulterait en grande partie de la répartition de la nourriture (Albignac 1981; Warren et Crompton 1997; Alcock 1998).

Les animaux d'Ambolomavo se déplacent beaucoup plus que ceux de Ranomafana (Tableau 2). Ce résultat ne peut pas être corrélié à la recherche de nourriture, car les animaux d'Ambolomavo ne sont pas obligés de se déplacer très loin du fait de son abondance. Cette grande différence dans l'activité de déplacement pourrait-être due à la chasse et à la perturbation de l'environnement d'Ambolomavo par la pratique de la culture sur-brûlis ou "tavy". Ces facteurs d'origine anthropique sont en effet reconnus pour intervenir sur la distance parcourue et les différentes activités journalières (Rakotoarisoa 1999).

Tableau 2: Répartition en % des activités principales de *H. simus*.

	Ambolomavo	Ranomafana
Nourriture	13,1	30,6
Déplacement	44,5	20,3
Repos	30,6	33,6
Autres	11,8	15,6

L'alimentation de *H. simus* est constituée à 70 % de *Cathariostachys madagascariensis*, de 10 à 30 % de *Poecilostachys festuca* (ou vilon'ala), de 0,5 à 4 % de fruits et d'autres plantes comme *Ravenala madagascariensis*, *Artocarpus* et de 1,5 à 5 % de divers (Meier et Rumpler 1987). À Ambolomavo, les animaux se nourrissent surtout de grosses pousses de bambou (*Bambusa barbata* ou Volozatsy) pendant les mois de février, mars, avril et mai. Pendant les mois de septembre et octobre, quand les bambous sont en quantité insuffisante, ils attaquent la base des feuilles des bambous. À Ranomafana, les animaux se nourrissent également de grosses pousses et de jeunes pousses de bambou mais de *Cathariostachys madagascariensis* et de *Poecilostachys festuca* pendant les mois de février, mars, avril et mai. Durant les mois de septembre, octobre et mi-novembre, les Varibolo attaquent les troncs de bambou pour pouvoir manger les parenchymes médullaires des chaumes de bambou (Tan 1999). Lors de notre étude à Ambolomavo, nous n'avons observé aucune trace d'arrachement de bambou par *H. simus*. Ceci peut être lié à la richesse en bambou de cette zone dégradée.

Les systèmes sociaux peuvent se définir à partir des paramètres démographiques (comme la taille, la composition des groupes et la répartition spatio-temporelle des individus) ou des paramètres sociaux, comme la nature des interactions sociales et leur distribution au sein du groupe (Roeder et Anderson 1990). À Ambolomavo, il existe deux groupes de *H. simus* bien séparés dont l'un est formé de mâles et l'autre de femelles. Bien que la destruction massive et intensive de la forêt d'Ambolomavo ainsi que la chasse rende difficile l'interprétation des observations faites, le système social des animaux d'Ambolomavo semble être de type "multimâles-multifemelles". À l'inverse, la structure sociale à Ranomafana serait de type familial. À Ranomafana, nous avons également pu observer l'existence d'une hiérarchie sociale lors de la prise de nourriture au niveau du groupe étudié (le mâle adulte accapare la plupart du temps la grosse pousse de bambou prise par la femelle adulte, et le juvénile est toujours en bas pour récupérer les restes laissés par les adultes). En 1996 et 1997, Tan (comm. pers.) a trouvé à Ranomafana dans la zone de Talatakely un groupe de *H. simus* composé de neuf animaux (trois mâles adultes, deux femelles adultes et quatre enfants). Ensuite, en 1998, ce même auteur a constaté que deux mâles adultes, descendants probablement du mâle résident et des deux femelles adultes, vivaient alors en périphérie mais qu'ils pouvaient rester avec le groupe d'origine. Or, lors de notre expédition dans ce même site, le groupe de *H. simus* que nous avons suivi est formé seulement de sept animaux dont trois mâles (un adulte et deux subadultes), une femelle adulte, une femelle subadulte, un juvénile et un petit. Les deux mâles marginaux cités par Tan en mai 1997 se seraient détachés du groupe car nous n'avons pas pu les observer lors de notre étude. En 2000, nous avons constaté la présence d'un juvénile et d'un bébé dans ce groupe. Selon Raliva, un guide de recherche travaillant depuis des années sur les Varibolo de Ranomafana, une des femelles adultes et un enfant, qui pourrait être un des quatre enfants cités par Tan en 1996 et 1997, ont disparu du groupe. La diminution des individus constituant le groupe pourrait résulter de la prédation, de la chasse, ou de la fission du groupe (Wright 1995).

## Conclusions

La surface du domaine vital des *H. simus* d'Ambolomavo est de 40 ha et celui de Ranomafana est de 62 à 100 ha. Cette différence paraît liée à la répartition et à l'abondance des bambous dans chaque site. *Hapalemur simus* se nourrit surtout de grosses pousses de bambous du genre *Bambusa barbata* à la forêt dégradée d'Ambolomavo et du genre *Cathariostachys madagascariensis* aux mois de février, mars, avril et mai, puis de jeunes feuilles et de jeunes pousses de bambous, d'autres fruits de *Ravenala madagascariensis* et d'*Artocarpus* pendant les autres mois de l'année.

Le système social du groupe de *H. simus* d'Ambolomavo semble être du type "multimâles-multifemelles", et celui du groupe de Ranomafana serait du type familial. En effet, l'étude de paternité confirme qu'à Ranomafana un seul mâle est le père des deux petits étudiés. À Ambolomavo, par contre, aucune filiation n'a pu être déterminée. L'étude des séquences obtenues à partir d'une portion de cytochrome b montre que les animaux issus de Ranomafana sont regroupés dans un même "cluster" à l'inverse de ceux d'Ambolomavo. Toutefois, la taille de l'échantillon ne permet pas de conclure à une plus grande homogénéité de la population de Ranomafana par rapport à celle d'Ambolomavo.

Du fait de la difficulté d'étude et la rareté de cette espèce de Lémuriens suite à la destruction massive et intensive de son habitat d'une part et de l'effet néfaste de la chasse d'autre part, la détermination de l'aire de répartition et l'étude de la variabilité génétique s'avèrent nécessaires pour la conservation de l'espèce. Enfin, il faut protéger les différentes zones où survivent quelques groupes d'individus et étendre l'élevage ex-situ d'animaux dans le cadre de programmes internationaux d'élevage en captivité.

## Remerciements

Nous adressons nos vifs remerciements à Madame le Professeur B. Rakotosamimanana qui a participé à l'encadrement de mon mémoire de DEA, à Messieurs les Docteurs J.M. Leroould et P. Moisson et à tous les membres de l'Association Européenne pour l'Élevage et la Conservation des Lémuriens (A.E.E.C.L.) pour leur aide financière et pour leur soutien, à l'ANGAP (Association Nationale pour la Gestion des Aires Protégées) et à la Direction des Eaux et Forêts pour les autorisations de capture. Nous remercions également Madame M. Lavaux pour la correction et la mise en forme du manuscrit.

## Bibliographie

Albignac, R. 1981. Variabilité dans l'organisation territoriale et écologie de *Avahi laniger* (Lémurien nocturne de Madagascar). C. R. Acad. Sc. Paris 292: 331-334.

Alcock, J. 1998. Animal behavior (6th ed.). Sinauer associates Inc. (eds). Library of congress cataloging press.

Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. Behaviour 49: 227-267.

Clark, A.G.; Lanigan, C.M.S. 1993. Prospect for estimating nucleotide divergence with RAPDs. Mol. Biol. Evol. 10: 1096-1111.

Fausser, J.L.; Rabarivola, C.; Meir, B.; Hahn, T.; Rumpler, Y. 2000. Genetic comparison between different populations of *eulemur macaco flavifrons* in northwest Madagascar using RAPD markers. Am. J. Primatol. 51: 249-255.

Fausser, J.L.; Prosper, P.; Rumpler, Y. 2002. Phylogenetic relationships between *hapalemur* species and subspecies based on mitochondrial DNA sequences. BMC Evol. Biol. 2: 4, <[www.biomedcentral.com/1471-2148/2/4](http://www.biomedcentral.com/1471-2148/2/4)>.

Garbutt, N. 1999. Mammals of Madagascar. Pica Press, Sussex.

Hadrus, H.; Schierwater, B.; Dellaporta, S.L.; Desalle, R.; Buss, L.W. 1993. Determination of paternity in dragonflies by random amplified polymorphic DNA fingerprinting. Mol. Ecol. 2: 79-87.

Inoue, M.; Takenaka, O. 1993. Japanese macaque microsatellite PCR primers for paternity testing. Primates 34: 37-45.

Kocher, T.D.; Thomas, W.K.; Meyer, A.; Edwards, S.V.; Pääbo, S.; Villablanca, F.X.; Wilson, A.C. 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: Amplification and sequencing with conserved primers. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 86: 6196-6200.

Lynch, M.; Milligan, B.G. 1994. Analysis of population genetic structure with RAPD markers. Mol. Ecol. 3: 91-99.

Meier, B.; Albignac, R.; Peyrieras, A.; Rumpler, Y.; Wright, P. 1987. A new species of *Hapalemur* (Primates) from south east Madagascar. Folia Primatol. 48: 211-215.

Meier, B.; Rumpler, Y. 1987. Preliminary survey of *Hapalemur simus* and of a new species of *Hapalemur* in eastern Betsileo, Madagascar. Prim. Cons. 8: 40-43.

Neveu, H.; Montagnon, D.; Rumpler, Y. 1996. Paternity discrimination in four prosimian species by the random amplified polymorphic DNA method. Folia Primatol. 67: 157-162.

Petter, J.J.; Albignac, R.; Rumpler, Y. 1977. Mammifères lémurien (Primates prosimiens). Pp. 213-252. In: Faune de Madagascar 44, ORSTOM-CNRS, Paris.

Rabarivola, C. 1990. Coussinets et dermatoglyphes des lémurien: étude descriptive. Rapport entre coussinets, dermatoglyphes et mode de locomotion. Mémoire de DEA d'Anthropologie. Option: Anthropologie Biologique, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo.

Rabarivola, C. 1998. Étude génétique comparative de population insulaire et "continentales" de *Eulemur macaco*. Utilisation simultanée des dermatoglyphes et de marqueurs sanguins et de l'ADN (RAP) pour étudier la différenciation de *Eulemur macaco* en deux sous-espèces: *E. m. macaco* et *E. m. flavifrons*. Thèse de Doctorat d'Etat en Anthropologie Biologique, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo.

Rakotoarisoa, S.V. 1999. Contribution à l'étude de l'adaptation de *Lemur catta* (Linnaeus, 1758) aux zones sommitales de la Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra. Mémoire de DEA d'Anthropologie. Option: Biologie Evolutive, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo.

Ralisoamalala, C. 1996. Étude du rôle de *Propithecus verreauxi verreauxi* (A. Grandidier, 1967) et de *Eulemur fulvus rufus* (Auderbert, 1800) dans la dissémination des grains de la forêt dense sèche de Kirindy (Morondava), Madagascar. Mémoire de DEA d'Anthropologie. Option: Anthropologie Biologique, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo.

Ramarokoto, S.; Rakotosamimanana, B.; Raharivololona, B. 1999. Situation actuelle des aires protégées à Madagascar. Plan stratégique de l'ANGAP (Association Nationale pour la Gestion des Aires Protégées) de 1998 à 2000. Lemur News 4: 4-7.

Roeder, J.J.; Anderson, J.R. 1990. Primates Recherches Actuelles. Masson, Paris.

Sambrook, J.; Fritsch, E.F.; Maniatis, T. 1989. Molecular cloning a laboratory manual, 2<sup>nd</sup> edition. New York, Cold Spring Harbor.

Schwartz, D. 1963. Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes (3e édition). Flammarion, Paris: 303p.

Swofford, D. 2000. Paup\*4.0. Phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods) Sinauer, Sunderland, MA).

Takenaka, O.; Kawamoto, S.; Udono, T.; Arakawa, M.; Takasaki, H.; Takenaka, A. 1993. Chimpanzee microsatellite PCR primers applied to paternity testing in a captive colony. Primates 34: 357-363.

Tan, C.L. 1999. Group composition, home range size, and diet of three sympatric bamboo lemur species (genus *Hapalemur*) in Ranomafana National Park, Madagascar. Int. J. Primatol. 20: 357-363.

Warren, R.D.; Crompton, R.H. 1997. Locomotor ecology of *Lepilemur edwardsi* and *Avahi occidentalis*. Amer. J. Physic. Anthropol. 104: 471-481.

- Welsh, J.; Mc Clelland, M. 1990. Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers. *Nucl. Acid Res.* 18: 7213-7218.
- Wright, P.; Meyers, D.M.; Overdoff, D.; Rabesoa, J. 1987. A census and study of *Haplemur* and *Propithecus* in south eastern Madagascar. *Prim. Cons.* 8: 84-87.
- Wright, P. 1989. Comparative ecology of three sympatric bamboo lemurs in Madagascar. *Am. J. Phys. Anthropol.* 78: 1-327.
- Wright, P. 1995. Demography and life history of free-ranging *Propithecus diadema edwardsi* in Ranomafana. *Int. J. Primatol.* 16: 835-854.

## ~~Hormonal Basis of Reproductive Competition in Female *Propithecus v. coquereli*: Mothers and Daughters in Conflict?~~

~~Diana K. Brockman~~

~~Department of Biological Anthropology & Anatomy, Box 90383, Duke University, Durham, NC 27708, USA, <diane.brockman@duke.edu>~~

~~Patricia L. Whitten~~

~~Department of Anthropology, Emory University, Atlanta, Georgia 30322, USA~~

~~**Key words:** *Propithecus v. coquereli*, reproduction, competition~~

### ~~Introduction~~

~~Among strepsirrhine primates, seasonality is most marked in the Malagasy lemurs, where mating and births occur for a brief period once per year, coincident with austral summer rains and winter dry periods, respectively (Richard and Dewar 1991). In many seasonally breeding mammals reproduction is tightly entrained to seasonal variations in photoperiod, rainfall, and food abundance (Sadler 1969; Bronson 1989); however, social factors also play a role in regulating reproductive function and behavior within groups. In this regard, the proximate mechanisms mediating reproduction are better understood for captive strepsirrhines and for males in particular, than they are for free-ranging populations and females generally (Izard 1990; Whitten and Brockman 2001).~~

~~A few studies suggest that social factors may have a significant impact on the reproduction of strepsirrhine females. For example, serum progesterone (sP) levels in "solitary" nocturnal *Microcebus murinus* show that manipulations of female social group composition result in luteal phase defects and lower sP concentrations in group housed females (Perret 1982). Results of field endocrinological research (Brockman 1994; Brockman and Whitten 1996; Brockman *et al.* 1995) on *Propithecus verreauxi* at Beza Mahafaly Special Reserve (BMSR) show that socio-demographic factors may be as important as climatic factors in regulating hormonal estrous synchrony and receptivity during the breeding season. Hormonal data indicate that females exhibit age- and rank-related asynchronous receptivity and aggression-related periovulatory synchrony, the latter characterizing larger female groups containing mothers and daughters as well as non-kin. Intensity of reproductive competition in free-ranging sifaka varies with relatedness and reproductive state. Although dominant mothers conceive before subordinate daughters, mating with multiple resident/non-resident males occurs in the absence of intrasexual competition or hormonal evidence of reproductive suppression. In captive sifaka housed at the Duke University Primate Center, NC, *P. v. coquereli* mothers are reported to non-aggressively "suppress" reproduction in adult daughters~~

~~(Simons, pers. com.), while unrelated *P. tattersalli* females are said to "activate" reproductive function in conspecifics housed nearby (Glander, pers. com.). Coquerel sifaka at DUPC can give birth at 2.5 years of age (n=2), but these early conceptions occur in young females who had been removed from their family groups and paired with novel males, and not in older daughters remaining in their family groups. Gestation in sifaka at DUPC averages 164 ± 10.5 (SD) days (range: 154-191 days, n=10) based on observations of mating and birth (Haring pers. comm.). The objective of this research was to investigate the factors regulating female ovarian function in related Coquerel's sifaka, particularly periovulatory synchrony, receptivity, and female-female aggression during the breeding season, and the impact of this variation on female mating success, especially among daughters.~~

### ~~Materials and Methods~~

~~**Subjects:** Subjects were Coquerel's sifaka socially housed at DUPC (Table 1). Both social groups experienced a change in composition just prior to the 2000 breeding season; Marcella's death resulted in her eldest daughter, Alex, becoming alpha female (and proxy mother) in her group, and Faustina's eviction (e.g. relentless aggressive attacks by her mother) and subsequent pairing with a male (Constantine) reduced the number of focal daughters in Paulina's group from two to one. These demographic changes, however, allowed us to compare ovarian steroid levels under the maternal vs. paired conditions, thus clarifying the putative effects of mothers on reproductive function in daughters. Resident males were replaced with unrelated males to avoid father-daughter copulations. New adult males were initially housed in an adjoining wire enclosure for seven days prior to physical introduction to the social group.~~

~~Table 1: Coquerel's sifaka social group composition 1999-2000.~~

<del>Mother</del>	<del>New Male</del>	<del>Daughters</del>	<del>Sons</del>
<del>(age: yrs)</del>			
<del>Paulina 1999 (8.5) 2000 (9.5)</del>	<del>Nero (5.5) Trajan (15)</del>	<del>Faustina 1999 (2.75) 2000 (3.75) Antonia 1999 (1.5) 2000 (2.75)</del>	<del>Philip 1999 (.5) 2000 (1.5) Xeno 2000 (.5)</del>
<del>Marcella 1999 (15) 2000 (died 4/00)</del>	<del>Julian (5.5) Jovian (5.4)</del>	<del>Alex 1999 (2.75) 2000 (3.75) Livia II 1999 (1.5) 2000 (2.75) Pia 1999 (.5)</del>	<del>Marius 2000 (.5)</del>

~~**Data Collection:** Behavioral and hormonal data were collected on two mother-daughters pairs (Paulina/Faustina [prior to eviction] and Marcella/Alex) in 1999, and one mother-daughter pair (Paulina/Antonia) and one alpha-subordinate sister pair (Alex/Livia) in 2000. A total of 200 focal animal hours (mean: 33.33 hr/female) and 269 fecal samples were collected from 6 adult females during the September-November 1999/2000 breeding seasons. Early morning fecal samples (1-15 gm) were collected in their entirety, packaged, labeled, and frozen within four hours of voiding using techniques previously described (Brockman *et al.* 1995). At the end of the project the fecal samples were shipped to the Laboratory of Reproductive Ecology (PLW, Emory University) for extraction and RIA using techniques previously described (Brockman *et al.* 1995). Variation in fecal estradiol (fE<sub>2</sub>) and fecal progesterone (fP<sub>4</sub>) were used as indices of reproductive function coincident with observations of mating behavior and aggression. In captive sifaka,~~