

## OBSERVATIONS ECO-ETHOLOGIQUES SUR LES LEMURIENS MALGACHES DU GENRE HAPALEMUR

par J.-J. PETTER et A. PEYRIERAS

*Laboratoire d'Ecologie du Muséum National d'Histoire Naturelle,  
Brunoy, 91 (\*)*

L'étude comparative des Lémuriens malgaches, sur le terrain et en captivité, nous a progressivement convaincus de l'intérêt particulier du genre *Hapalemur*. Ces animaux peuvent, en effet, être considérés comme intermédiaires entre plusieurs types de Lémuriens. Leur allure générale est l'une des plus « simiennes » de tous les Prosimiens. C'est pourquoi nous avons plus particulièrement consacré une partie de nos deux dernières missions à Madagascar (juillet-septembre 1968 et septembre-novembre 1969) à la recherche de sites favorables pour leur étude. Par ailleurs, nous avons pu maintenir un certain nombre de spécimens en captivité, tant à Brunoy (depuis 3 ans) qu'à Maroantsetra (depuis 2 ans) : Ces animaux nous ont permis de recueillir une série d'informations intéressantes, ainsi qu'une reproduction en captivité.

### I. — GENERALITES : ANATOMIE ET SYSTEMATIQUE

L'Hapalémur ou « Petit Maki Gris » comme l'appelait Buffon, a une taille plus réduite que celle des Lémurs et sa tête ronde, avec une face large et un museau court, l'en différencie nettement. Comme les Lémurs, il a une longue queue dont la taille dépasse la longueur de la tête et du corps. On distingue deux espèces : *Hapalemur griseus* Link, 1795 et *H. simus* (Gray, 1870).

Ces animaux ont fait l'objet de nombreuses études anatomiques, surtout de la part de Beddard (1884, 1891, 1901), Bland Sutton (1887), Mivart (1867), Pocock (1917) et Affolter (1938). Ils possèdent une paire de mamelles comme les Lémurs. Une glande

---

(\*) Travail réalisé grâce à l'aide du Laboratoire de Zoologie de l'ORSTOM à Madagascar.

globuleuse située à l'aisselle du bras chez *H. griseus* (mais qui manque chez *H. simus*) avait été interprétée au début comme une deuxième paire de mamelles. C'est Pocock qui établit en 1917 sa nature de glande cutanée, analogue à celle du *Lemur catta*.

Les deux espèces *H. griseus* et *H. simus* sont nettement distinctes ; Gray (1870) ainsi que Pocock (1917) ont même proposé de faire de la seconde un genre spécial nommé *Prolemur*. Nous n'avons malheureusement que très peu d'informations sur *Hapalemur simus* ; c'est un animal de grande taille, originaire de l'Est Betsileo. Nous n'avons pas encore pu en observer d'exemplaire vivant. *H. simus* mesure environ 900 mm. Il ne possède pas de glande antébrachiale, ni de glande à l'épaule. Il est de couleur brun vert, avec une tache ocre sur la région sacrée et a une queue brun noir.

*H. griseus* mesure environ 700 mm de long. Le mâle possède sur l'avant-bras une surface ovale recouverte de différenciations épineuses en brosse, sous laquelle se trouve une zone glandulaire (Affolter, 1938) ; une autre glande globuleuse existe au niveau de la partie antérieure de l'épaule. Sa formule dentaire est : I : 2/2 ; C : 1/1 ; Pm : 3/3 ; M : 3/3, mais les incisives supérieures sont très régressées ; la 3<sup>e</sup> prémolaire est la dent la plus large de la mâchoire.

On a décrit (Hill, 1953) chez *Hapalemur griseus* deux sous-espèces se différenciant par la couleur : *H. g. griseus* (Link, 1795) au pelage gris jaunâtre, et *H. g. olivaceus* (L. Geoffroy, 1851) au pelage olivâtre teinté de roux. La variabilité des nuances individuelles étant très forte chez cette espèce, en fonction de l'état du pelage, il nous a été impossible jusqu'à présent, après avoir étudié de nombreuses collections et examiné les types, de considérer ces distinctions comme valables. Isidore Geoffroy Saint-Hilaire, créateur de la seconde forme qu'il élève au rang d'espèce, n'était lui-même pas très sûr de lui lorsqu'il en a fait la description. C'est ainsi qu'il écrit : « Quelques doutes subsistent pour moi et cette espèce est encore une de celles dont j'aurais ajourné la publication, sans la nécessité de donner dans le catalogue un tableau complet des collections ». Il signale que le type d'*H. griseus* collecté par Sonnerat était déjà en mauvais état de son temps. Il existe encore dans les collections du Muséum de Paris, mais le crâne manque. C'est vraisemblablement un animal qui a vécu assez longtemps en captivité. Son pelage est très abîmé. Il a perdu ses poils verts tiquetés caractéristiques des Hapalémurs et ne possède plus qu'une bourre molle, gris beige. Les Hapalémurs captifs, en général mal nourris, sont en effet très sensibles aux carences alimentaires ; leur pelage se transforme et ressemble très vite à celui de cet exemplaire naturalisé.

Le type d'*H. griseus olivaceus* est assez bien conservé. Il a la même taille que celui d'*H. g. griseus* mais possède un assez beau

pelage. C'est à notre avis un *Hapalemur griseus griseus* typique. I. Geoffroy écrit à son sujet : « Je n'aurais pas admis *H. olivaceus* comme une espèce distincte, si je n'avais connu que ses caractères extérieurs mais quelques caractères intérieurs concordent avec ceux-ci. *H. olivaceus* a la mâchoire inférieure d'une forme notablement différente dans sa partie postérieure ». Le crâne de cet exemplaire ne se trouve malheureusement plus dans les collections du Muséum. (Il est signalé dans le catalogue des types du Muséum établi par P. Rode (1941), mais il n'existait déjà plus dans les collections en 1942). Il est donc impossible de préciser les différences qu'I. Geoffroy Saint-Hilaire n'a pas décrites. Schlegel et Pollen (1868) n'ont pas admis la validité de cette espèce et J.E. Gray (1870) la met aussi en doute.

Des planches en couleur parues dans *l'Histoire physique, naturelle et politique de Madagascar*, publiée par Grandidier en 1875, montrent les 3 formes. Sur ces planches, une différence très faible apparaît entre *H. g. griseus* et *H. g. olivaceus* et il est vraisemblable qu'aucun autre document que la description des types n'a servi à les réaliser.

Nous adopterons donc aussi une attitude dubitative en attendant de nouveaux documents. Il faut signaler que l'observation d'Hapalémurs provenant de la même région permet en général de noter de petites différences dans la forme de la tête, la largeur du museau ou l'écartement des yeux. Il existe donc dans cette espèce une variabilité individuelle assez forte, mais celle-ci est moins évidente sur les « peaux » desséchées des musées.

Sur la base des renseignements de Webb (1929), nous pensions pouvoir trouver *H. simus* dans la végétation du pourtour du lac Alaotra. N'ayant jamais vu cet animal vivant, et y observant en 1968 un *Hapalemur* de grande taille, nous avons d'abord cru avoir retrouvé cette espèce. En fait, c'est d'un autre *Hapalemur* qu'il s'agit, comme des captures récentes ont pu le montrer. Les Hapalémurs du lac Alaotra sont des *Hapalemur griseus* de grande taille (environ 800 mm) et il est facile de remarquer leur grosse tête et leur épaisse fourrure de couleur plus sombre que celle d'*H. g. griseus* rien qu'en circulant en pirogue sur le lac. Les pêcheurs nous ont cependant signalé que l'on trouvait de temps en temps un animal au pelage clair parmi eux.

Il semble donc bien exister deux formes d'*Hapalemur griseus*, différant notablement par la taille et légèrement par la couleur. Ces deux formes sont actuellement en élevage au laboratoire de zoologie de l'O.R.S.T.O.M. à Tananarive. La forme la plus grande qui vit dans la végétation du lac Alaotra a une écologie différente. Elle ne peut en aucun cas être rapportée à la sous-espèce *H. g. olivaceus* décrite par I. Geoffroy Saint-Hilaire. Nous avons observé ces deux formes dans leur habitat naturel et nous les envisagerons successivement.

## II. — OBSERVATIONS DANS LA NATURE

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE. — *Hapalemur griseus griseus*, (nom vernaculaire dans la forêt de l'Est : Bokombolo), vit dans presque toutes les forêts de Madagascar et à toutes les altitudes. On le découvre peu à peu dans des zones où il n'était pas encore signalé : presque île d'Ampasindava, côte N.-O. et Tsaratanana (Mission J.M. Betsch, 1967, communication personnelle). Nous l'avons trouvé à différentes altitudes dans la forêt du Cap Masoala, jusqu'à 1 000 m.

La forme de grande taille (nom vernaculaire : Bandro), est, contrairement à la précédente, très localisée : son aire de dispersion semble actuellement limitée à une petite portion de la végétation semi-aquatique du pourtour du lac Alaotra et des marais voisins. Le lac Alaotra, se desséchant depuis des centaines d'années comme les autres nappes d'eau du pays, est actuellement très réduit en surface. Sa profondeur n'est plus que de 2,50 m alors qu'elle était encore de 8 m en 1900. Il est bordé au Sud et au Sud-Ouest par 75 000 ha de marais, mais la végétation de ceux-ci est régulièrement brûlée en saison sèche (septembre-octobre surtout) ; l'avenir de la faune qui l'habite est donc fort sombre.

HABITAT ET RÉACTION DE LA CAPTURE. — *Hapalemur griseus griseus*. Nous avons surtout observé *H. g. griseus* au voisinage de la ville de Moroantsetra, dans le N.-E. de Madagascar. Moroantsetra est située à l'embouchure de la rivière Antanambalana, sur des terrains alluvionnaires argilo-sableux. Tout autour s'étendent des zones dégradées, partiellement inondées pendant plusieurs mois de l'année (de décembre à septembre), où l'on trouve de temps en temps des cultures de manioc et de vanille ainsi que quelques rizières. Le plus souvent ces zones sont recouvertes d'arbustes et surtout de « Longosa » (*Aframomum danielli*, Hook.), aux longues tiges fragiles pouvant atteindre 3 à 4 m de haut et portant de larges feuilles. Ces végétaux poussent souvent en peuplements assez denses dans les zones les plus humides formant de larges massifs. Au milieu de cette végétation basse s'élève de place en place, tous les 50 à 100 m dans les meilleures conditions, de larges touffes de bambou, formant parfois des sortes de haies s'étendant sur 20 à 30 mètres de long et 4 à 5 m de large. Ce sont de gros bambous (« volo » en malgache) dont les tiges, très serrées près du sol, peuvent avoir une vingtaine de centimètres de diamètre à la base et se dressent à 10 ou 15 mètres de haut.

C'est dans ces touffes de bambous que vivent les Hapalémurs. Toutes, sauf les plus isolées, sont « exploitées » par ces animaux qui mangent les jeunes pousses. Les traces d'« exploitation » se distinguent de très loin par l'aspect de l'extrémité des tiges qui sont éclaircies, parfois dénudées ou portant des touffes de feuilles irrégulières. Certaines tiges sont mortes des suites de ce traitement.

Dans la presqu'île d'Ampasindava, dans le N.-O. de l'île, il semble que les conditions soient tout à fait identiques. Elles sont semblables aussi près de Sambava et près de Vohemar où ces animaux sont assez nombreux.



Fig. 1. — *Haplemur griseus* : saut entre deux bambous.

Nous avons en outre rencontré occasionnellement des Hapalémurs dans la forêt dense à Périnet, dans la forêt primaire située à l'Ouest de Moroantsetra et dans la presqu'île de Masoala. Il est rare dans ces conditions, surtout dans les zones fréquentées où ils sont chassés, de rester en contact plus de quelques instants avec ces animaux très craintifs qui disparaissent rapidement dans l'épaisseur de la végétation.

Un individu, vu à 800 m d'altitude dans la forêt de Hiaraka sur la presqu'île de Masoala dans le N.-E. de Madagascar, était à proximité d'un peuplement d'une sorte de bambou-liane à tiges grêles et à petites feuilles. Il semble donc que la présence de ces Hapalémurs soit toujours assez étroitement liée à celle des bambous.

Lorsqu'on veut voir ces animaux au cours de la journée, il faut les chercher avec soin et il est nécessaire d'emmener avec soi plusieurs personnes pour faire secouer les bambous afin de les découvrir. C'est d'ailleurs la technique qu'emploient les paysans pour

les tuer. Ils se mettent à plusieurs et cernent une touffe qu'ils secouent ; ils épuisent les animaux en les empêchant de fuir et finissent par les assommer avec des projectiles ou par les blesser avec leur « coupe-coupe ». Les Hapalémurs dérangés commencent à grimper le long des tiges jusqu'au sommet, grognant en remuant la queue et font entendre souvent un « creee » prolongé. S'ils sont pourchassés, ils essaient de fuir, soit en sautant dans une autre touffe de bambou ou sur un arbre voisin, soit en gagnant petit à petit la végétation près du sol ou en s'y laissant tomber. Contrairement à ce qui se passe chez les Lémurs, c'est le mâle qui fuit généralement le premier. Ayant gagné la végétation près du sol l'animal peut y cheminer discrètement ou bien se cacher. Un jeune *Hapalemur* conservé en semi-captivité, mais mal apprivoisé, se comportait souvent ainsi à notre approche. Surpris par notre arrivée à une vingtaine de mètres de lui, il lui arrivait de se laisser tomber d'un petit arbre à terre et de rester caché sans bouger. Il put ainsi demeurer immobile pendant 2 à 3 heures, sans que nous puissions le retrouver malgré le caractère relativement clairsemé de la végétation.

Nous avons observé un comportement très comparable chez le jeune né en captivité au laboratoire de Brunoy. A l'âge de 2 mois, nous l'avions posé dans l'herbe pour filmer sa démarche ; courant rapidement, il disparut bientôt dans un massif de hautes herbes et de buissons à proximité d'un petit bois. Nous l'y avons cherché un quart d'heure en fouillant systématiquement l'endroit où nous l'avions vu pénétrer, puis tout le voisinage, sans pouvoir le retrouver. Ce n'est qu'en apportant le magnétophone où nous avions enregistré des appels de sa mère que nous avons pu le récupérer. L'émission des grognements d'appel le fit alors sortir d'une touffe d'herbe tout près de l'endroit où il avait disparu. Nous avons remarqué que cette tendance à se cacher se manifestait chez le jeune dès l'âge de 15 jours. Agrippé sur le flanc maternel, il arrivait que le petit tombe quand sa mère courait. Il cherchait alors immédiatement à se cacher derrière quelque chose et restait immobile.

Nos observations sur la forme du lac Alaotra ont été trop courtes pour nous permettre de donner ici autre chose que des indications préliminaires sur l'habitat très particulier de cette population d'Hapalémurs. Le Lac Alaotra est aujourd'hui complètement isolé de la forêt. Ses rives sont déboisées sur plusieurs kilomètres de profondeur et assez peuplés. Une succession de petits villages de pêcheurs le bordent. Une végétation de roseaux assez dense s'étend le long du rivage dans sa partie orientale et occidentale.

Au cours d'un arrêt sur la côte Est du lac nous avons pu nous rendre compte de la difficulté de pénétration dans cette ceinture de roseaux. Les Hapalémurs qui y vivaient étaient pourtant chassés

et craintifs et des pêcheurs nous ont conseillé de nous rendre à Anororo sur la côte occidentale où les animaux étaient peu chassés. A Anororo, un chenal de 15 m de large, aménagé au milieu de la végétation aquatique, permet aux pirogues du village de gagner le centre du lac. Ce chenal est bordé par une haie de *Phragmites* (Bararata) régulièrement coupés, qui entoure des massifs de *Papyrus* (Zozoro), de Fougères et d'une plante (Tambolona) qui forme une sorte de feutrage juste au-dessus de la surface de l'eau. En prenant des précautions, il est possible de faire quelques pas sur ce tapis végétal qui s'enfonce sous le poids du corps de 50 à 60 cm, parfois plus. Dans un tel milieu la circulation se fait essentiellement en pirogue et c'est ainsi qu'avec des pêcheurs du village, nous avons pu effectuer environ 20 heures d'observations de jour et de nuit.

Les Hapalémurs ne sont pas chassés à Anororo où un « fady » (tabou) est resté vivace dans le village, la population Sianaka ne s'étant encore que peu mélangée aux autres tribus de l'île ; ils sont capturés par contre près des villages voisins où, au cours de la saison sèche, les pêcheurs isolent de temps en temps un massif de roseaux en brûlant une vaste zone tout autour. Ils le cernent ensuite et y pénètrent avec leurs longs harpons de pêche pour tuer les Hapalémurs.

Les contacts que nous avons eu avec ces animaux ont toujours été assez brefs. Les Hapalémurs étaient rarement à découvert et cherchaient à fuir ou à se cacher à notre approche, sautant sur la végétation au ras de l'eau ou se faulant vers la base des haies de papyrus. Comme chez l'*Hapalemur g. griseus*, leur fuite était le plus souvent orientée vers le bas.

LOCOMOTION ET POSTURES. — *Hapalemur griseus* peut être considéré pour sa locomotion et ses postures comme un intermédiaire entre les Lémuridés et les Indridés.

*Hapalemur griseus griseus* peut, comme tous les Lémurs, courir rapidement sur le sol. La partie antérieure du corps est alors très surbaissée, les membres de devant étant relativement très courts. Lorsqu'il broute à terre, ce Prosimien se tient souvent en position assise, avec le corps vertical, et il ressemble beaucoup ainsi à un petit Kangourou. Ses longues pattes postérieures le rendent apte, comme les Indris, aux sauts de grande amplitude, d'une tige de bambou à une autre.

La sous-espèce du lac Alaotra, bien que plus lourde, a une locomotion très comparable. Cet animal ne va jamais à terre mais peut se déplacer horizontalement sur le feutrage de végétation qui dans certains cas couvre la surface de l'eau. Le plus souvent, il saute en position verticale d'une tige à une autre, mais le support n'atteint en général que 3 à 4 m de haut et les sauts sont de faible amplitude et assez maladroits. Un saut provoqué par notre approche s'est terminé par une chute dans l'eau. Selon les

pêcheurs, cet Hapalémur nage très bien, comme un Chien, avec la tête sortant juste de l'eau ; il pourrait ainsi traverser un chenal de 15 m de large et même les femelles le feraient avec leur jeune sur le dos.

RYTHME D'ACTIVITÉ. — A Maroantsetra, lieu principal de nos observations, nous avons pu observer des *Hapalemurs griseus griseus* à toutes les heures de la journée. Leur activité commence dès le lever du jour. Ils sont alors au sommet des tiges de bambou en train de manger. Dès que le soleil s'élève ils descendent se mettre à l'ombre au centre de la touffe. Ils restent ensuite assez près du sol, à peu près inactifs, pendant toute la journée. Il se peut que les Hapalémurs qui vivent en forêt dense aient un rythme d'activité un peu différent et soient plus actifs au cours de la journée. Près du fleuve Monombolo, un animal a ainsi été vu vers midi se déplaçant dans des *Tyrbonalorum lundleyanum* Schott, dans un grand marais bordé de Phragmites. Mais le temps était couvert.

A Maroantsetra, les Hapalémurs ne reprennent leur activité que vers 16 heures, ils montent alors au sommet des tiges pour faire un autre repas ou se déplacent vers une autre touffe. Leur activité dure jusqu'à la nuit et se prolonge même souvent une à deux heures après le coucher du soleil. Nous en avons observé à la lampe électrique des groupes au sommet des tiges de bambou à plusieurs reprises entre 20 et 21 heures. C'est entre 17 et 19 h cependant que les animaux sont les plus actifs, grimpant rapidement aux sommets des tiges ou sautant de l'une à l'autre.

Le rythme d'activité de la sous-espèce du lac Alaotra paraît assez semblable. Lors de notre séjour, en juillet, la température demeurait en dessous de 10° C au cours de la nuit et nous n'avons pas été étonnés de trouver nos animaux plus ou moins engourdis, exposés au soleil sur des Phragmites à 7 heures du matin en train de manger ou exposant leur ventre aux rayons du soleil. Pendant la journée, ils restaient toujours cachés au milieu des Phragmites. Nous en avons vu aussi en activité à la tombée de la nuit. Selon les pêcheurs du lac, ils ne sont actifs que tôt le matin, le soir et au crépuscule ; ils dormiraient le reste de la nuit.

ALIMENTATION. — Deux périodes dans la journée, le matin très tôt et le soir, sont consacrés à la prise de nourriture. Il se peut que les Hapalémurs mangent aussi pendant la nuit, mais nous n'avons pu nous en assurer. Toutes nos observations nous incitent à penser qu'*Hapalemur griseus griseus* se nourrit essentiellement dans la nature de pousses et de feuilles de bambou. Un animal tué par des paysans et que nous avons pu examiner en avait l'estomac plein. Pour manger, l'Hapalémur s'installe assis confortablement sur les plus gros rameaux de la base d'une touffe, généralement près de l'extrémité d'une tige et cisaille un jeune rameau avec ses dents. Puis, le tenant par ses extrémités, souvent avec les



deux mains, il l'explore ensuite en le passant rapidement dans sa bouche, de droite à gauche ou de gauche à droite, parfois recommençant dans l'autre sens, pendant que ses mâchoires sont animées d'un mouvement rapide. La tige est écrasée légèrement au fur et à mesure de son passage au niveau des dernières pré-molaires. L'animal tranche ensuite le rameau et consomme les zones tendres en portant à la bouche, de temps à autre, le morceau qu'il tient avec la main. Il le rejette quand la partie comestible est épuisée.

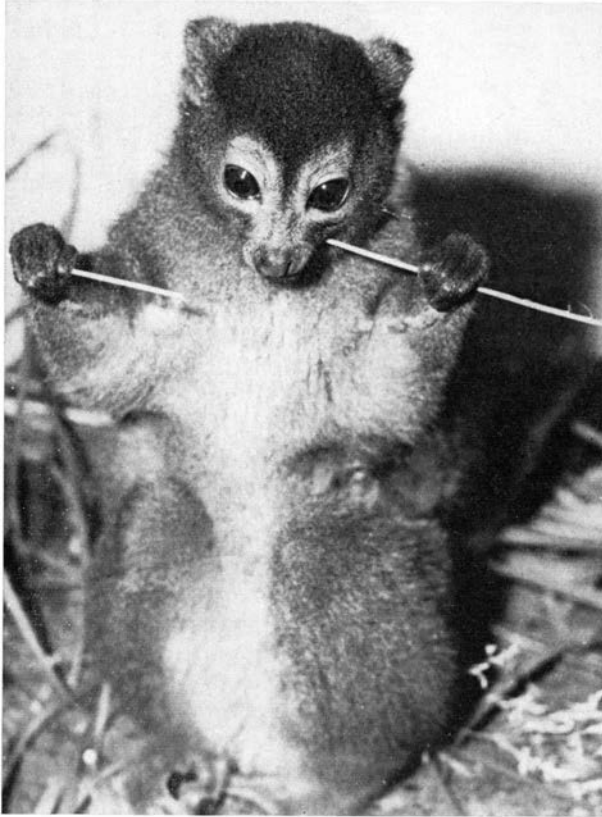


Fig. 2. — *Haplemur griseus* mangeant une tige de graminée (on distingue bien les glandes sur l'avant-bras et sur l'épaule.)

*L'Haplemur griseus griseus* recherche aussi les jeunes pousses qu'il sait dégager en écartant des deux mains les feuilles qui les entourent. La base de la jeune feuille est extraite de sa gaine en la tirant avec la bouche, puis, prise en main, elle est ensuite consommée. L'animal commence par la base incolore et

tendre, mange celle-ci morceau par morceau en la sectionnant avec les prémolaires, puis s'attaque à la feuille verte qu'il enfonce dans sa bouche par un mouvement rapide de va-et-vient de la main ; celle-ci, tenant l'extrémité de la feuille, la porte alternativement à droite et à gauche de la bouche. La feuille disparaît ainsi en diminuant à chaque fois d'une largeur de mâchoire. Ce mouvement très caractéristique est facile à observer à chaque fois qu'on offre de l'herbe à ces animaux. Il peut être effectué aussi bien par la main droite que par la main gauche.

Les Hapalémurs du lac Alaotra se nourrissent aussi essentiellement de végétaux. Plusieurs des animaux que nous avons observés étaient en train de manger des feuilles de *Phragmites* et les pêcheurs nous ont assuré qu'ils ne consommaient que les feuilles et les jeunes pousses de cette plante, ainsi que la moelle et les bourgeons du *Papyrus*.

Les deux formes s'habituent à une nourriture beaucoup plus variée en captivité. Ils restent en général très friands de Graminées dont ils acceptent de nombreuses variétés : ils aiment notamment les tiges de blé et les tiges et les feuilles de chiendent (*Agropyrum*). Ils mangent des fruits divers, mais préfèrent les pommes qui pourraient facilement devenir la base de leur régime. Ils aiment aussi les bananes, les carottes, les concombres et acceptent de manger du riz au lait et de boire du lait.

VIE SOCIALE ET DOMAINE VITAL. — C'est entre 17 et 18 h le meilleur moment pour observer les Hapalémurs dans la nature. Malheureusement, leur sauvagerie empêche les observations rapprochées et la faible luminosité du crépuscule rend l'observation peu facile de loin.

Pour *Hapalemur griseus griseus*, on trouve en général, un groupe de 3 à 5 individus dans une touffe de bambous, rarement plus. Il est à peu près impossible de loin de déterminer les sexes, mais plusieurs séries de captures réalisées en isolant une touffe habitée nous ont permis de trouver dans un même groupe : 1 mâle adulte, 1 ou 2 femelles adultes et 1 à 2 jeunes. Ces animaux semblent donc vivre le plus souvent par petits groupes familiaux mais nous n'avons aucune information sur la permanence de ceux-ci et les paysans signalent avoir vu parfois en janvier des rassemblements plus importants. Bien que les touffes de bambou soient presque toutes « exploitées », chacune d'elles ne contient pas forcément des Hapalémurs. Il semble qu'un groupe puisse vivre dans 2, 3 ou 4 touffes de bambou, suivant leur importance. Les animaux restent toujours ensemble. On peut les trouver selon les jours dans l'une ou l'autre des touffes, mais ils cherchent plutôt à passer leur journée dans celle qui est la plus éloignée des activités humaines. Les animaux passent d'une touffe à l'autre en cheminant rapidement dans la végétation près du sol.

Nous ne pouvons rien affirmer de précis sur la sociabilité de la sous-espèce de grande taille que nous avons observée au lac Alaotra, cependant nos observations sont suffisantes, et confirmées par le témoignage des pêcheurs, pour affirmer qu'au moins à cette période de l'année (juillet) les animaux vivent par petits groupes qui sont nettement séparés les uns des autres.

— Un premier groupe de 4 animaux a été vu sur la droite du chenal à 50 m de la rive. Le lendemain ces 4 animaux ont été revus de jour au même endroit et 3 paires d'yeux y ont été vues la nuit, à la lampe électrique.

— Un animal endormi a été vu à environ 30 m plus loin, sur la gauche du canal. Un groupe de 3 a été observé au même endroit en rentrant.

— 2 animaux ont été aperçus du même côté à environ 50 m plus loin et ont crié à notre approche en fuyant. 2 paires d'yeux ont été vues la nuit à la lampe électrique au même endroit.

-- 1 groupe de 3 ou 4 a été vu à environ 100 m de là sur la droite du canal.

Selon les pêcheurs, on les rencontre généralement à cette époque par groupe de 3 ou 4. Un peu plus tard on en trouverait parfois des groupes d'une dizaine et en février, au moment des hautes eaux, des bandes de 30 ou 40. Ils seraient alors très bruyants. Quand il y a de fortes pluies, ils se rapprocheraient parfois en bande des rives du lac.

Au cours de nos observations, un animal excité de l'un des groupes a été vu nettement frotter ses avants-bras sur une tige, comme le fait *Hapalemur g. griseus* pour « marquer » un support.

REPRODUCTION A MADAGASCAR. — Dans la région de Maroantsetra, la mise bas d'*Hapalemur griseus griseus* a lieu en décembre - janvier. C'est à ce moment-là que les paysans capturent des jeunes, souvent en tuant des adultes.

Dans un groupe de la sous-espèce du lac Alaotra, nous avons pu observer en juillet un jeune dont la taille était d'environ la moitié de celle d'un adulte — ce qui, par comparaison avec *Hapalemur g. griseus*, correspondrait à un âge d'environ 6 mois. Cela s'accorde avec les dires des pêcheurs selon lesquels les naissances ont lieu en janvier-février. Le jeune serait toujours unique et, dès sa naissance porté sur le dos de la mère, jamais sur le ventre.

PRÉDATEURS. — Le principal ennemi des *Hapalemur g. griseus* est maintenant l'homme qui le chasse pour le manger. Cet Hapalémur, s'habituant à un milieu dégradé pourvu qu'il contienne des bambous, n'a que peu à souffrir de la destruction de la forêt. Il se peut même que dans le milieu où nous l'avons étudié à Maroantsetra, il ait — l'homme mis à part — relativement moins de prédateurs qu'ailleurs, les Carnivores arboricoles étant surtout forestiers. Nous avons pu constater aussi, dans des zones anciennement brûlées et abandonnées où les bambous ont entièrement remplacé la forêt, que les populations semblaient plus denses

qu'en milieu non perturbé. C'est le cas, par exemple, dans la région de Sambava et Vohemar, près de Tamatave, entre Fénérive et Vavatenana et dans la région de Mahanoro-Marolambo où ces animaux sont exceptionnellement abondants.

L'abri fourni par les bambous semble une bonne protection contre les Rapaces. Dans la région de Maroantsetra la Chouette Effraye (*Tyto alba*) et la Buse malgache (*Buteo brachypterus*) sont assez communs et représentent probablement un danger pour les jeunes. Bien que plus rare, le Polyborioïde (*Gymnogenys radiatus*) peut aussi être dangereux pour les adultes. Parmi les Reptiles, le Do (*Acranthophis madagascariensis*), Serpent boïdé de taille suffisante pour manger de gros Lémurs (comme nous avons pu le constater pour *Lemur macaco albifrons*) et très répandu partout, représente certainement un prédateur potentiel des Hapalémurs adultes.

La sous-espèce du lac Alaotra, de taille plus forte qu'*Hapalemur g. griseus*, subit probablement une moindre prédation naturelle. Son milieu plus « aquatique » est d'une pénétration plus difficile pour certains prédateurs, mais la végétation des phragmitaies protège certainement moins bien les jeunes contre l'attaque des Rapaces. Selon les pêcheurs, les petits Carnivores *Galidia elegans* sont communs dans la végétation du lac, ainsi que les gros Serpents boïdés *Amanditra (Sanzinia)* ; ces deux prédateurs peuvent certainement attaquer au moins les jeunes.

L'Homme est actuellement le prédateur le plus dangereux de cette forme. En octobre 1969, une visite dans les villages du bord du lac nous a permis d'observer les feux immenses allumés dans les roseaux. Les animaux, chassés par l'incendie, étaient tués en grand nombre ou capturés pour être mangés plus tard. Dans un village de la côte Ouest du lac, 7 Hapalémurs avaient été mangés la veille de notre passage. Nous avons pu acheter une femelle qui attendait son triste sort enfermée dans un panier.

### III. — OBSERVATION D' *HAPALEMUR GRISEUS* EN SEMI-LIBERTE ET EN CAPTIVITE

Les difficultés des observations dans la nature nous ont incité à capturer un petit nombre d'*Hapalemur griseus griseus* pour les garder en captivité, de façon à pouvoir observer leur comportement. Deux types d'élevage ont été tentés : celui d'adultes pris dans la nature et celui de jeunes animaux.

**HAPALÉMURS SAUVAGES CONSERVÉS EN CAPTIVITÉ :** Les Hapalémurs se montrent peu agressifs aussi bien au moment de leur capture qu'en captivité, mais ils ne cherchent qu'à fuir et sont très craintifs, ce qui rend leur observation difficile. Les animaux adultes fraîchement capturés se groupent le plus souvent dans le

coin le plus éloigné de leur cage et restent peu actifs. Ils occupent un temps considérable au « grooming » personnel et réciproque. Leur pelage s'en trouve peu à peu arraché par leurs incisives inférieures. Ils peuvent aussi présenter des plaies de léchage sur les mains et à l'extrémité de la queue. Un tel comportement n'existe jamais chez le *Lemur macaco*. Après 2 ans de captivité, les Hapalémurs capturés adultes et sub-adultes sont restés à peu près aussi farouches et sauvages que lors de leur capture.

**ELEVAGES D'ANIMAUX EN SEMI-LIBERTÉ :** Au moment des naissances, il est assez fréquent que des bûcherons cherchent à vendre de très jeunes animaux qu'ils ont capturés en chassant les adultes. Nous avons observé plusieurs de ces animaux élevés depuis le jeune âge ; comme chez la majorité des Primates, les très jeunes animaux peuvent être élevés au biberon et s'attachent d'une façon très étroite à leur maître.

Au début, ils peuvent être nourris de lait et d'eau sucrée. En liberté totale, ils goûtent peu à peu à tous les mets qui se trouvent à leur portée. En grandissant ils s'habituent progressivement à leur entourage et ne montrent aucune crainte des humains. Dans la maison ils font leurs premiers exercices entre la table et l'épaule de leur maître, puis ils s'habituent à sauter dans le jardin, de buisson en buisson et à courir sur les branches des arbres les plus proches. La différence de comportement entre un animal capturé adulte et un animal élevé en captivité depuis le plus jeune âge est donc très nette et les conditions de semi-liberté permettent à ce dernier de manifester un comportement normal sans être gêné par la présence d'un observateur.

**JEU.** — Chez les jeunes Hapalémurs, le jeu prend une place de plus en plus importante au cours de la croissance. Au début, ils mordillent les doigts de leur maître, puis s'éloignent et reviennent, sautant brusquement sur la main — en variant à chaque fois leurs postures. A dix mois, les sauts sont beaucoup plus importants. Le plus souvent les jeux sont orientés, prenant notre main comme partenaire et cherchant fréquemment à mordiller sans faire mal, sautant, puis revenant jouer après une grande course. Un animal en semi-liberté dont on s'occupe souvent peut continuer à jouer à l'âge adulte aussi bien avec des humains qu'avec un de ses compagnons.

Au cours des observations prolongées que nous avons pu faire sur de jeunes animaux, la comparaison avec de jeunes *Lemur macaco albifrons*, élevés dans des conditions de semi-liberté, s'est montré très instructive pour comparer les réactions de ces 2 types de Lémuriens. Les jeux du jeune *Lemur macaco* sont moins prolongés. Il change plus vite d'activité et se laisse « distraire » plus facilement. Le jeune *Hapalemur g. griseus* est susceptible au

contraire d'une plus grande continuité : distrait une seconde par un bruit, par exemple, il reprend néanmoins son jeu peu après.

**SOCIABILITÉ.** — Le jeune Hapalémur, comme le jeune *Lemur macaco*, mais de façon plus assidue, passe de longs moments à lécher la personne avec qui il est. C'est en léchant, par exemple, qu'il répond à des caresses ; le léchage commence donc le plus souvent comme un échange social, mais il se prolonge souvent par attirance pour le goût du sel.

Un jeune animal vivant dans une famille peut s'attacher plus particulièrement à une ou deux personnes avec qui il est le plus souvent et avec qui il se plaît, en général, à dormir la nuit ; mais il est fréquemment très familier avec tous les humains, connus ou inconnus.

Même s'ils sont très apprivoisés, les Hapalémurs ne se laissent généralement pas tenir en main, ni toucher le ventre ; ils réagissent alors, s'ils le peuvent, par de petites morsures. Si on cherche à les attraper plusieurs fois, ils se méfient de nouveaux contacts. Si, par contre, les relations se limitent à des caresses, ils peuvent devenir extrêmement confiants.

Les *Hapalemur g. griseus* élevés près des humains depuis leur plus jeune âge peuvent s'habituer très vite à la captivité lorsqu'on veut les conserver en cage. Ils restent familiers et viennent tout de suite lécher et se faire caresser lorsqu'on vient les voir. Trois de ces animaux, un mâle de deux ans et deux femelles, furent ainsi conservés à Brunoy et installés dans de grandes cages. Les deux femelles, l'une de deux ans, l'autre un peu plus vieille, ne purent jamais être laissées ensemble, leur agressivité étant telle qu'elles se seraient entre-tuées rapidement. Le jeune mâle était par contre accepté par l'une comme par l'autre des femelles.

Plusieurs essais furent tentés pour faire cohabiter des Hapalémurs sauvages et apprivoisés, mais l'agressivité des deux femelles captives vis-à-vis des animaux sauvages était telle qu'il fut immédiatement nécessaire de les séparer. Dès leur entrée dans la cage, elles se montraient complètement dominantes envers tous les autres, attaquant aussi bien les adultes que les jeunes et présentant pour ces derniers un grave danger ; elles cherchaient à les surprendre, sautant dessus par-derrière, et les mordant sauvagement. D'après nos observations, il semble que les femelles apprivoisées soient nettement plus agressives que les mâles.

Contrairement à un *Lemur macaco*, un *Hapalemur griseus* qui cherche à mordre ne le montre pas clairement. Il se dirige vers son « ennemi » sans précipitation. Il le mord brusquement, généralement à une patte arrière, puis s'immobilise et se retourne, en regardant à côté pendant que l'autre, cherchant à répondre ne paraît savoir que faire. Après quelques attaques de ce type, même un *Lemur macaco* fuit, lorsqu'une femelle *Hapalemur griseus*

s'avance et, dans une cage de 8 m sur 4 m où nous avons tenté l'expérience, une de nos femelles arrivait ainsi à occuper tout l'espace en ne laissant aucun repos aux Lémurs.

Il arrive qu'un Hapalémur apprivoisé vienne mordre son maître si celui-ci caresse un autre animal ou s'intéresse à un enfant, ou s'il s'est absenté. Il est capable de se souvenir d'une petite brutalité et peut aussi chercher à mordre quelqu'un chaque fois qu'il le revoit. Contrairement au *Lemur macaco* qui est direct dans ses actions, et montre nettement par une posture caractéristique qu'il va mordre, l'Hapalémur est capable de venir tout doucement et de contourner discrètement quelqu'un pour le mordre au lieu de l'attaquer de face.

Chez les jeunes de 6 mois à 1 an, ainsi élevés en semi-liberté, nous avons plusieurs fois remarqué, à l'occasion d'un dérangement quelconque dans l'environnement, un comportement hésitant, puis une tendance à rester immobile, le regard fixe avec un ou plusieurs doigts dans la bouche. Le mâle adulte de 2 ans qui s'est reproduit en captivité en 1969 a gardé cette habitude. Il est possible qu'une insuffisance de contacts sociaux pendant le plus jeune âge soit la cause de cette attitude, car nous n'avons observé cette posture chez aucun adulte d'*Hapalemur griseus* sauvage, ni chez aucun de ceux qui furent capturés subadultes. Nous ne l'avons non plus jamais observé chez de jeunes Lémurs élevés dans les mêmes conditions. Elle a, par contre, été observée chez un jeune *Propithecus verreauxi* élevé en captivité depuis sa naissance.

La plus grande agressivité des animaux apprivoisés par rapport aux animaux sauvages est probablement aussi à mettre en corrélation avec un manque de contacts sociaux dans le tout jeune âge. Une de nos femelles *Hapalemur griseus* présente même de temps en temps des crises d'excitation et d'agressivité contre elle-même ou elle se mord la cuisse en se roulant par terre, type de comportement que nous n'avons jamais observé chez un *Lemur macaco*. Les Hapalémurs apprivoisés présentent donc un comportement social nettement différent de celui des Lémurs et, semble-t-il, beaucoup plus compliqué.

*Moyens d'intercommunication.* — Les attitudes et mimiques servant de moyens d'intercommunication semblent assez peu nombreuses. Nous avons déjà dit que les Hapalémurs apprivoisés n'avaient le plus souvent pas d'attitude agressive particulière. S'ils mordent, c'est sans prévenir. Seule la femelle, peu après la parturition, en montre une très nette ; nous la décrirons à propos du comportement de la mère à la mise bas du jeune.

Un curieux comportement de contact existe normalement chez les animaux faisant partie d'un groupe. Deux individus même très familiers entre eux, s'approchent l'un de l'autre le corps tendu et la bouche ouverte, comme pour mordre, et se flairent mutuellement le museau. On remarque en général la même réaction quand on

tend un objet à un Hapalémur. Il fait face, la bouche ouverte si on approche la main et même, si le geste est trop brusque, il esquisse un simulacre de morsure pour arrêter la main qui est ensuite flairée et léchée abondamment.

Le « grooming » est très fréquent chez *Hapalemur giseus*. Nous avons pu l'observer particulièrement bien sur un couple que nous avons formé dès novembre 1968 en vue d'une reproduction. Les deux animaux dormaient serrés l'un contre l'autre et avaient fréquemment de longues périodes de « grooming » réciproque. Comme tous les autres Lémuriens, sauf le Aye-Aye, l'*Hapalemur* n'utilise pour cette activité que les incisives inférieures adaptées à cet effet; les doigts n'interviennent jamais comme chez les vrais singes. Dans ses contacts avec les humains, l'Hapalémur montre souvent une manifestation de « grooming » semblable au grooming inter-individuel. Il s'intéresse beaucoup aux cheveux, s'appliquant à les « peigner » particulièrement au niveau du cou et mordillant la peau à leur base.

Le « marquage » est très intense chez les Hapalémurs. Mâle et femelle « marquent » fréquemment ce qui les entoure. Contrairement au *Lemur macaco* qui dépose ses excréments un peu par-



Fig. 3. — *Hapalemur giseus* mâle en train de « marquer » une branche verticale.



tout, l'Hapalémur peut laisser parfois, en guise de « marquage », quelques gouttes d'urine sur l'épaule de quelqu'un, mais jamais d'excréments. En semi-liberté ou en captivité, les *Hapalemurs* ont l'habitude de déposer leurs excréments toujours à peu près au même endroit. Leur cage est facile à conserver propre à cause de cette habitude. Il n'en est jamais de même avec les Lémurs. Dans notre couple captif, la femelle, plus active que le mâle, était fréquemment sur le qui-vive, grognant au moindre bruit et cherchant à sortir par la porte entrebâillée pour aller dans le couloir de l'animalerie et « marquer », en y frottant son clitoris d'où perlaient quelques gouttes d'urine, le bas d'une porte de cage ou les pieds d'une table. Lorsqu'elle « marque » ainsi un objet, la femelle appuie fortement son ventre sur le support et le frotte à plusieurs reprises par des mouvements latéraux et d'avant en arrière de tout le corps. Elle écrase ainsi son clitoris sur le support qui se trouve enduit de quelques gouttes d'urine, ainsi probablement que de la sécrétion de glandes particulières.

Le mâle, suivant la femelle, s'arrêtait aux emplacements marqués et flairait longuement l'urine qu'elle y avait déposée avant

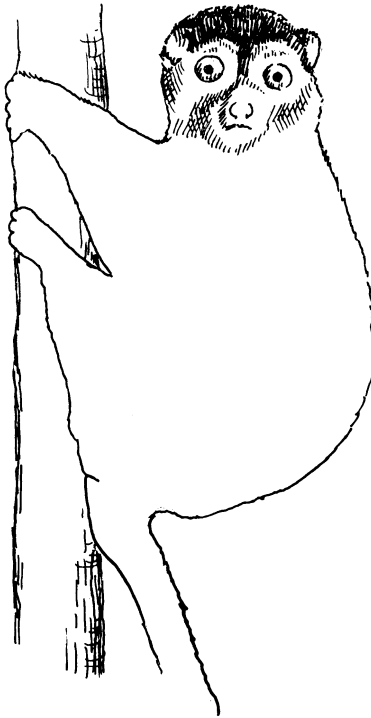


Fig. 4. — *Hapalemur griseus* femelle en train de marquer une branche en y frottant son clitoris.

de les « marquer » à son tour. Pour ce « marquage », le mâle, en position assise, frotte plusieurs fois et alternativement ses avant-bras sur sa poitrine homolatérale d'un mouvement tournant de haut en bas et de l'extérieur vers l'intérieur. Puis il empoigne le support en y entourant sa main et son avant-bras et, se reculant avec force, il y frotte sa brosse cornée de l'avant-bras qui glisse sur le support, tandis que le poignet se déplie. Ce « marquage » très caractéristique est souvent renouvelé, après avoir à nouveau flairé l'endroit, soit avec le même avant-bras, soit avec l'autre — parfois après une nouvelle imprégnation de ceux-ci par les glandes de l'épaule. Ce mouvement particulier avant le « marquage » a, comme nous l'avons décrit, pour effet de mettre en contact les glandes scapulaires (prises pour des mamelles par les anciens auteurs) et la brosse cornée de l'avant-bras.

Le léchage de la salive humaine ou le contact avec une fleur peuvent déclencher ce comportement qui parfois ne se manifeste que par une ébauche du geste, l'animal commençant à frotter son avant-bras sur sa poitrine sans « marquer » ensuite un objet.

On peut considérer que chez la femelle captive le comportement de « marquage » se déclenche chaque fois qu'il y a une excitation particulière (bruit ou mouvement à l'extérieur de la cage, pénétration à son intérieur). Ce « marquage » fut beaucoup plus fréquent que normalement pendant les deux mois qui ont suivi la naissance du jeune. Chaque fois qu'elle put sortir de sa cage, la femelle « marqua » très activement tous les supports verticaux (pieds de table, pieds de chaise, bas de portes).

Chez le mâle captif, le comportement de « marquage » se déclenche généralement après qu'il ait flairé la « marque » laissée par la femelle. S'il est excité il peut grimper à une branche qu'il « sent » et « marquer » à plusieurs endroits que la femelle a déjà probablement frotté avec son clitoris. Lorsqu'il peut sortir de sa cage, le mâle cherche en général à « marquer » les mêmes supports que la femelle. Son comportement de « marquage » est donc le plus souvent déclenché par celui de la femelle.

Les manifestations sonores des Hapalémurs sont assez nombreuses et nettement plus variées semble-t-il que celles des Lémurs. Les sons les plus fréquents sont des grognements faibles se transformant parfois en sortes de bêlements. Ils paraissent contribuer à la cohésion du groupe, étant émis en permanence par une troupe dérangée ou en déplacement ; ils sont particulièrement faciles à déclencher chez le groupe d'animaux sauvages conservés en captivité que l'on excite. Une menace plus forte déclenche souvent aussi des grognements doubles, plus aigus, sortes de « co-dot » assez forts émis à cadence rapide — les animaux se répondant les uns aux autres ou répondant par une sorte de « ou-aiïe » plus ou moins fort. Ce type de signal, très variable en intensité et en durée, semble destiné à annoncer un danger.

Les animaux très dérangés ou chassés émettent des cris puissants, sorte de longs « creeee » mêlés à des grognements divers. Nous avons, en outre, remarqué un cri spécial de la femelle en période d'œstrus, sorte de rugissement très bruyant qu'elle émet alors à la moindre excitation. Au moment de l'accouplement, mâle et femelle font aussi entendre de petits cris aigus. Au cours de périodes d'agressivité la femelle grince des dents et fait ainsi un bruit très caractéristique.

#### IV. — REPRODUCTION EN CAPTIVITE

Les deux Hapalémurs apprivoisés en semi-liberté et conservés depuis l'âge d'un an en captivité nous ont permis de faire une étude assez détaillée du comportement au cours de la fécondation et de la reproduction. La seule mention antérieure d'une naissance en captivité (Arnoult, 1954) faisait seulement brièvement état du comportement de la femelle juste après la naissance.

Notre femelle, conservée en cage depuis 1967 (avec un autre Lémurien pour lui éviter la solitude) avait montré en janvier 1968 un comportement particulier lié à sa première période d'œstrus (qu'elle présentait donc à l'âge de 2 ans). Au même moment une femelle plus vieille montrait le même comportement. Ces deux femelles acceptaient, non seulement qu'on leur caresse le ventre mais se prêtaient avec complaisance aux manipulations de leur clitoris, d'ailleurs enflé et rose à cette période — ce qu'elles n'auraient en aucun cas toléré à un autre moment. Les femelles émettaient de temps en temps des petits cris aigus et un autre cri très bruyant et caractéristique, se déclenchant brusquement à intervalles réguliers à l'occasion d'une très faible excitation (porte fermée ou bruit quelconque).

Nos deux jeunes animaux, le mâle et la femelle, furent donc réunis en novembre 1968. Dès le milieu de ce mois, nous avons remarqué une irritabilité plus grande de la femelle qui grognait très fréquemment et qui réagissait d'une façon moins confiante à notre approche, ouvrant plus fréquemment la bouche dans la posture caractéristique décrite plus haut à l'approche de notre main. Elle se laissait cependant facilement caresser, mais demeurait inquiète.

Parallèlement, le mâle semblait s'intéresser de plus en plus à sa compagne, venant la lécher plusieurs fois dans la journée, flairant son clitoris et « marquant » abondamment les montants de la porte et les branches de la cage.

*Accouplement.* — L'accouplement a été vu le 6 janvier 1969. Il faisait nuit et la scène a été observée à la lunette infra-rouge pour ne pas gêner les animaux :

A 18 heures, le mâle vient lécher longuement le clitoris de la femelle. Celle-ci le laisse faire et reste en position raidie, posée sur ses 4 pattes sur une branche inclinée. Immédiatement après, le mâle lèche 3 fois de suite sa brosse cornée et son avant-bras et saute sur une autre branche.

A 18 h 10, après avoir longuement léché le clitoris de la femelle qui avait bougé, le mâle la monte et l'accouplement a lieu. La femelle debout sur une branche qui bifurque est en position assez stable. Les pieds du mâle sont posés sur les jambes de la femelle et il lui tient les flancs avec les mains. Les 2 queues sont dirigées vers le sol. Elles sont raidies et bougent sans arrêt. On voit nettement l'introduction du pénis suivi par les mouvements spasmodiques du mâle. Les animaux restent un moment immobiles et après 5 minutes la femelle glisse et les deux animaux restent suspendus sous la branche. La femelle semble souffrir et cherche à se séparer sans y réussir pendant plusieurs secondes ; elle fait plusieurs mouvements de tête vers ses génitalia, comme pour aider à la séparation. Les animaux une fois séparés se lèchent mutuellement avec beaucoup d'application, le mâle léchant le dos de la femelle, puis les cuisses et le cou, etc... Parfois ils se lèchent mutuellement ensemble, mais le plus souvent, l'un s'arrête pour se mettre en meilleure posture. Il semble y avoir à peu près égalité dans les temps de léchage réciproques.

A 20 heures, après une brève séparation, la femelle pousse de petits cris aigus (type de cris entendus normalement seulement en période d'oestrus). Le mâle se rapproche immédiatement et la lèche à nouveau.

Le 7 janvier à 9 heures, les deux animaux étaient normalement actifs dans leur cage. La femelle avait toujours l'air aussi excitée. Elle accepta mes caresses et toléra que je lui touche longuement le clitoris, puis elle alla manger et se remit à sauter. Très nerveuse, elle bougeait sans arrêt dans sa cage. Le mâle, très calme, la regardait et parfois, quand je la caressais, venait aussi vers moi ou regardait en mettant un doigt dans sa bouche.

Pendant les mois de janvier, février et mars, les deux animaux ont gardé un comportement normal, mais la femelle a continué à manifester une certaine excitation. Le 15 avril elle se laissa caresser et je pus lui tâter longuement le ventre avec précaution sans qu'elle s'y oppose et sentir nettement une masse dure au toucher qui nous laissa espérer une naissance. Nous installâmes plusieurs abris dans la cage.

*Naissance du jeune.* — La naissance eut lieu le 25 mai 1969, probablement très tôt le matin. A 9 heures, la mère fut observée dans un nichoir avec son jeune. La durée de gestation de l'*Haplemur griseus griseus* est donc de 140 jours (soit 4 mois et 20 jours). Elle est supérieure de douze jours à celle du *Lemur macaco*.

*Comportement agressif de la mère après la parturition.* — Le jour de la naissance, à notre entrée dans la cage, la mère très excitée sortit du nichoir en grognant. Laisant le jeune à l'intérieur, elle bondit à la figure de celui qui lui apportait à manger et le mordit à la main avant de rentrer dans le nichoir. Par la suite, devant l'agressivité permanente de la femelle, nous avons dû mettre de gros gants, un manteau et nous protéger la figure pour pénétrer dans la cage.

Lorsqu'elle sortait du nichoir, la femelle montrait en outre une très intense activité de « marquage », frottant son clitoris sur tout ce qui l'entourait en poussant des grognements. Alors qu'avant la naissance du jeune, cette femelle, très apprivoisée, se laissait facilement caresser, elle s'est donc brusquement transformée en un animal agressif, bondissant et mordant tout ce qui s'approchait. La présence près de sa cage d'un observateur la mettait en rage, elle grinçait des dents et bondissait contre la paroi vitrée, mordant avec fureur l'encadrement de la vitre. Dans ces moments d'hyperexcitation, le mâle lui-même n'était parfois pas épargné. Il se tenait souvent sur ses gardes et s'éloignait d'elle pour ne pas être mordu.

Ce changement total de comportement chez *Hapalemur griseus* après la mise bas ne semble se retrouver chez aucun autre Lémurien, si ce n'est chez *Lemur (Varecia) variegatus* qui a, lui aussi, l'habitude de déposer son jeune sur un épiphyte ou sur une fourche au lieu de le porter agrippé constamment à sa fourrure comme les autres Lémurs.

Cette agressivité semble étroitement liée à la défense du jeune. Au lieu de fuir en emportant son jeune sur elle, comme le font les *Lemur macaco*, la femelle doit défendre activement la zone où le jeune a été déposé et où il reste caché et muet. Ce comportement s'estompe d'ailleurs peu à peu et deux mois après la naissance, la femelle redevient plus confiante.

*Soins du jeune.* — En dehors de ces périodes d'hyperexcitation, toute l'activité de la mère fut consacrée les premiers jours aux soins du jeune qu'elle déposait au fond du nichoir et protégeait de son corps. Elle se retournait seulement de temps en temps, prête à bondir, quand on l'observait à travers les vitres de sa cage. Lorsque le jeune était dans le nichoir il était impossible de le voir, mais on pouvait deviner d'après les mouvements de la mère qu'elle le léchait fréquemment. Au cours de l'après-midi du premier jour, le mâle fut observé en train de lécher le jeune sur le toit du nichoir. La mère pendant ce temps se tenait à côté et se préparait à bondir au moindre bruit. Ce n'est que vers la fin de la journée qu'elle vint prendre un peu de nourriture.

*Transport du jeune.* — Au cours de la première journée la mère déplaça deux fois son jeune pour le porter dans un autre nichoir. Elle le tenait alors dans sa bouche, serré entre les dents juste derrière la tête, pendant qu'il s'agrippait avec ses pattes à sa poitrine (position que nous avons observée aussi chez *Lepilemur mustelinus*). A deux autres reprises nous l'avons vu grimper sur son nichoir avec le jeune accroché à ses poils sur son flanc gauche. Le lendemain, le petit fut aperçu agrippé transversalement sur le dos de la femelle. Par la suite, lorsqu'on rendait le jeune à sa mère

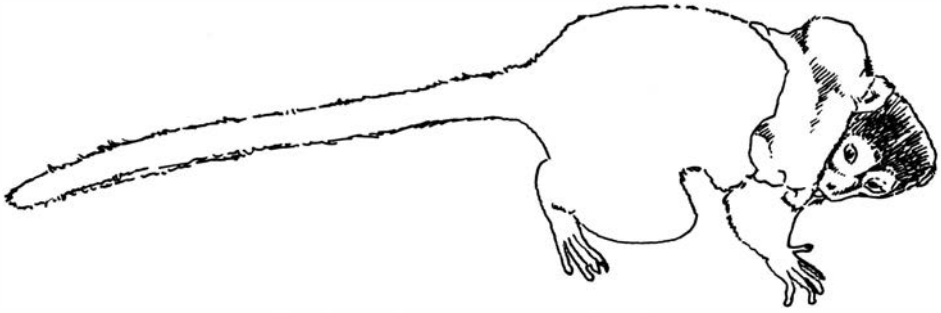


Fig. 5. — *Hapalemur griseus* femelle aidant son jeune à s'aggriper sur son cou.

après l'avoir pris pour le peser, elle se précipitait vers lui et le saisissait avec sa bouche pour l'aider à s'agripper sur sa poitrine ou son flanc avant de le porter dans le nichoir.

Vers la fin de la journée le jeune fut aperçu accroché sur le flanc gauche du mâle et fréquemment par la suite il fut observé sur le dos de ce dernier.



Fig. 6. — Jeune *Hapalemur griseus* sur le dos de son père.

*Description du jeune.* — Peu après la naissance le jeune put être observé dans le nichoir que la mère venait de quitter. Il était couché à plat ventre sur la paille, les pattes postérieures tendues

en arrière, les pattes antérieures repliées et la queue allongée. Ses poils étaient encore humides et plaqués par endroit.

Lorsque j'entrais dans la cage, la mère sortit comme un diable de sa niche et me sauta à la figure, entraînant son jeune qui était agrippé transversalement sur son dos et qui tomba sur le sol d'un mètre de haut. En me protégeant, je pus le ramasser et sortir. Il pesait 48 grammes. Il était beaucoup plus développé qu'un jeune *Lemur macaco* à la naissance.



Fig. 7. — Jeune *Hapalemur griseus* âgé de trois jours.

Une épaisse fourrure brun chocolat recouvrait tout son corps, même le ventre (qui chez le Lémur nouveau-né est complètement nu). Sa tête paraissait, relativement au *Lemur macaco*, très grosse par rapport au corps. Ses yeux marrons étaient bien ouverts. Mis sur le sol, il resta posé sur les pattes repliées, les bras écartés. Il savait tourner la tête qu'il tenait nettement soulevée et ouvrait la

bouche comme pour mordre quand on approchait la main. Il ne tenait pas debout sur ses pattes mais tentait de se relever. Il ne poussait aucun cri pendant qu'on le tenait (alors que les jeunes Lémurs dans la même situation gémissent constamment).

Par la suite, au cours des pesées régulières, nous avons toujours remarqué ce comportement discret du jeune, très différent de celui du jeune *Lemur macaco*. Lorsqu'il ne voit ni n'entend sa mère, le jeune *Hapalemur griseus* reste immobile et muet. Il n'émet de petits cris d'appel que s'il l'entend et cherche alors à se déplacer dans sa direction.

Il sait s'agripper au pelage de sa mère dès la naissance, mais la force de ses doigts est inférieure à celle du *Lemur macaco*, car on peut facilement l'arracher de la fourrure où il s'agrippe, alors que c'est presque impossible pour un jeune *Lemur macaco*.

## V. — CONCLUSION

On peut considérer que les deux formes d'*Hapalemur griseus*, la forme typique et la forme de grande taille observée au lac Alaotra, constituent un ensemble homogène dont l'écologie et le comportement sont bien différents de ceux des autres Lémuriens malgaches. En effet, ils s'en séparent en particulier par :

1) Les caractères du milieu qu'ils fréquentent : les *Hapalemur* vivent surtout dans des lieux humides ; ils peuvent s'acclimater aux zones assez froides et l'on peut ainsi rencontrer des *Hapalemur griseus* presque partout à Madagascar. On peut même considérer qu'avec le *Microcebus murinus*, c'est le Lémurien malgache possédant la plus vaste distribution.

2) Leur vie cachée au milieu du feuillage au cours de la journée et leur réaction de fuite vers le sol.

3) Leurs postures et leur locomotion. Les *Hapalemur* occupent à ce point de vue une place intermédiaire entre les Indridés et les Lepilémurs d'une part, les Lémurs d'autre part. Leur posture adaptée au support qu'ils fréquentent est souvent verticale et, lorsqu'ils sont sur le sol, ils se tiennent souvent assis comme des Indridés ; mais ils peuvent aussi courir sur les branches ou à terre, le corps en position horizontale comme des Lémurs.

4) Leur régime spécialisé, à base surtout de plantes herbacées (Bambous et Phragmites).

5) Leur vie sociale en petits groupes, dans lesquels les contacts interindividuels vocaux sont nombreux et complexes. Leurs glandes cutanées leur permettent un « marquage » très évolué (que l'on retrouve curieusement voisin chez *Lemur catta*).

6) Leurs réactions de combat, de détour dans l'action, et de « jalousie » en captivité.



7) Leur reproduction qui présente un certain nombre de particularités : durée de gestation plus longue et maturité plus grande du jeune à la naissance ; comportement particulièrement agressif de la mère après la mise-bas contrastant avec la passivité du mâle ; type particulier de transport du jeune dans les premiers jours.

Il nous semble intéressant de mettre ces caractères en relation avec les conditions particulières dans lesquelles s'exerce la prédation à Madagascar. On peut, en effet, considérer qu'à part l'homme, d'arrivée récente dans l'île, il n'existe pas de prédateur très efficace contre les gros Lémuriens diurnes. Seul le *Cryptoprocta* (*Cryptoprocta ferox*) peut capturer des adultes en les poursuivant dans les arbres. De jour, par contre, de nombreux prédateurs s'attaquent, à Madagascar comme ailleurs, aux petites espèces diurnes. Il est fréquent de constater que les genres *Microcebus*, *Cheirogaleus*, *Phaner*, tous de taille inférieure à *Hapalemur griseus*, ne comprennent que des espèces purement nocturnes. *Avahi laniger*, de taille voisine de celle d'*Hapalemur griseus* est à la fois le plus petit représentant des Indridés et la seule espèce nocturne de ce groupe. Le genre *Lepilemur* dont les représentants sont de taille assez voisine ne comprend aussi que des animaux purement nocturnes.

*Hapalemur griseus*, avec ses habitudes diurnes et crépusculaires, se trouve donc par sa taille dans une position intermédiaire, certainement très exposée à la prédation ; il est logique de penser qu'il doit sa brillante réussite à quelques-unes de ses particularités de comportement. Le biotope qu'il fréquente généralement, en partie marécageux, ou même lacustre, élimine probablement un certain nombre de prédateurs. Des *Galidia elegans*, petits Viveridés diurnes actifs et très efficaces, peuvent cependant y circuler à leur aise. Les supports verticaux, tels que les bambous, sont assez difficiles à fréquenter pour des Carnivores mais les *Galidia*, comme l'a montré R. Albignac (1969), y grimpent cependant fort bien. Ils ne peuvent pourtant pas effectuer facilement des sauts successifs d'un support vertical à l'autre, comme le font les Hapalémurs. Ce type de saut est certainement un excellent moyen de défense contre de tels prédateurs. En supprimant la piste il gêne la poursuite. Chez les Lémuriens nocturnes, les Lépilemurs et les Avahis utilisent encore plus parfaitement ce mode de progression (1).

La fuite en direction du sol, le silence, l'immobilité dans la végétation à ras de terre, semblent plus particulièrement efficaces contre l'attaque des prédateurs ailés. Les Microcèbes cherchent

---

(1) On peut penser que même les Indridés diurnes qui ont une plus grande taille et dont le genre *Propithecus*, par son abondance et sa vaste répartition, représente une incontestable réussite, ont peut-être dans le passé, particulièrement bénéficié de ce type de progression en face de gros prédateurs tels que les *Cryptoproctes* actuels et subfossiles qui ont orienté leur évolution.

également le refuge des buissons denses contre les rapaces nocturnes. Les liens sociaux particulièrement étroits, avec les grognements de contact et les cris d'alarme, sont très utiles pour prévenir à temps tous les membres du groupe d'une agression. La précocité du jeune, sa possibilité de rester dès sa naissance seul et immobile agrippé à une branche, sa faculté très précoce de se cacher au milieu du feuillage sans bouger ni crier, sont aussi probablement des adaptations avantageuses pour l'espèce. Ces particularités comportementales du jeune sont plus utiles dans le cas d'une fuite à terre des adultes que le transport du jeune par la mère, caractéristique des Lémurs. La protection du jeune Hapalémur est assurée par son immobilité, et renforcée par l'agressivité beaucoup plus développée de la mère qui pendant au moins deux mois après la naissance attaque avec vigueur tout ce qui approche.

## RESUME

Au cours de deux missions récentes à Madagascar, une étude du genre *Hapalemur* a pu être entreprise sur le terrain. Elle a été complétée par l'observation d'animaux captifs à Madagascar et au Laboratoire d'Ecologie du Museum National d'Histoire Naturelle à Brunoy.

Deux formes ont été reconnues, dont la répartition géographique, l'habitat et l'alimentation dans la nature diffèrent mais dont la locomotion, les postures, le rythme d'activité, la vie sociale, les moyens d'intercommunications, la reproduction et le comportement en face des prédateurs semblent assez comparables.

Des élevages en captivité d'*Hapalemur griseus* ont pu montrer les possibilités d'adaptation de ces animaux et ont permis de les comparer à *Lemur macaco*, d'étudier leurs moyens d'intercommunication et d'observer leur reproduction.

Cette étude permet de mieux différencier les *Hapalemur* des autres Lémuriens malgaches. Ils en diffèrent principalement par les caractères du milieu qu'ils fréquentent, leur réaction de fuite, leurs postures, leur locomotion, leur régime, leur vie sociale, leurs moyens d'intercommunication et leur reproduction. Ces caractères permettent probablement une meilleure défense contre les prédateurs.

## BIBLIOGRAPHIE

- AFFOLTER, M. (1937). — Les organes cutanés brachiaux d'*Hapalemur griseus*.  
*Bull. Acad. Malgache*, 20 : 77-100.
- ALBIGNAC, R. (1969). — Notes éthologiques sur quelques carnivores malgaches :  
I - Le *Galidia elegans*. *La Terre et la Vie*, 23 : 202-215.
- ARNOULT, J. (1954). — Naissance d'*Hapalemur griseus* au vivarium de l'I.R.S.M.  
*Le Naturaliste Malgache*, 6 : 131-132.

- BEDDARD, F.E. (1884). — On some points in the structure of *Hapalemur griseus*. *Proc. Zool. Soc. London*, 1884 : 391-399.
- BEDDARD, F.E. (1901). — Notes on the broad-nosed lemur, *Hapalemur simus*. *Proc. Zool. London*, 1901 : 121-129.
- BEDDARD, F.E. (1902). — On the carpal organ in the female *Hapalemur griseus*. *Proc. Zool. Soc. London*, 1902 : 158-168.
- BLAND-SUTTON, J. (1887). — On the arm glands of the Lemurs. *Proc. Zool. Soc. London*, 1887 : 369-372.
- GRAY, J.E. (1870). — Notes on *Hapalemur simus* (new species). *Proc. Zool. Soc. London*, 1870 : 828-831.
- HILL, W.C.O. 1953). — *Primates I Strepsirhini*. Edinburgh : University Press.
- MILNE-EDWARDS, A. & GRANDIDIER, A. (1875). — *Histoire Physique Naturelle et Politique de Madagascar*, vol. VI. Imprimerie Nationale, Paris.
- MIVART, St.G. (1864). — Notes on the crania and dentition of the *Lemuridae*. *Proc. Zool. Soc. London*, 1864 : 611-648.
- PETTER, J.J. (1962). — Recherches sur l'écologie et l'éthologie des Lémuriens malgaches. *Mem. Mus. Nat. Hist. Nat. (Ser. A)*, 27 : 1-146.
- POCOCK, R.I. (1917). — The Lemurs of the *Hapalemur* group. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (8), 19 : 343-352.
- RODE, P. (1941). — *Catalogue des Types de Mammifères du Museum National d'Histoire Naturelle* - Paris.
- SHAW, G.A. (1879). — A few notes upon four species of Lemurs, specimens of which were brought alive to England in 1878. *Proc. Zool. Soc. London*, 1879 : 132-136.
- WEBB, C.S. (1929). — *A wander in the wind*. London, Hutchinson.