



STRATÉGIE ALIMENTAIRE ET DOMINANCE DES FEMELLES PROPITHÈQUE DE VERREAUX (PROPITHECUS V. VERREAUXI) DANS LA FORÊT À DIDIEREACEAE DU SUD DE MADAGASCAR

Alexandre Charrier, Annette Hladik, Bruno Simmen

► To cite this version:

Alexandre Charrier, Annette Hladik, Bruno Simmen. STRATÉGIE ALIMENTAIRE ET DOMINANCE DES FEMELLES PROPITHÈQUE DE VERREAUX (PROPITHECUS V. VERREAUXI) DANS LA FORÊT À DIDIEREACEAE DU SUD DE MADAGASCAR. *Revue d'Ecologie, Terre et Vie*, 2007, 62, pp.257-263. <hal-00550143>

HAL Id: hal-00550143

<https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00550143>

Submitted on 23 Dec 2010

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

NOTE BRÈVE

STRATÉGIE ALIMENTAIRE ET DOMINANCE DES FEMELLES PROPITHÈQUE DE VERREAUX (*PROPIITHECUS V. VERREAUXI*) DANS LA FORÊT À DIDIEREACEAE DU SUD DE MADAGASCAR

Alexandre CHARRIER¹, Annette HLADIK¹, & Bruno SIMMEN^{1*}

SUMMARY. — *Feeding strategy and social dominance in female sifakas (Propithecus v. verreauxi) living in a Didiereaceae forest in southern Madagascar.* We addressed the issue of female social dominance as an adaptive response to seasonal energy stress in white sifakas living in a fragment of Didiereaceae forest of southern Madagascar. We tested whether female and male sifakas would exhibit different activity budgets, food choices and energy input given harsh ecological constraints that prevail in such xerophytic ecosystems. Behavioural data were obtained on 2 groups (including 8 focal individuals) during a 2-month study in the late wet season. We analysed forest composition, based on a sample of more than 1000 trees, shrubs and lianas, and phenology through a regular survey of 479 tagged individuals. Males and females were mostly feeding on mature leaves of common plant species, to which they added a range of minor food items. The activity budgets (5-min scan interval) did not differ significantly between sexes. In contrast, marked differences of food intake (using a quantitative method) were observed: we evaluated that females consumed daily 30-40% more food than males while the ranking of preferred foods remained globally similar between sexes. *Ad libitum* records confirmed female dominance over males in a feeding context, although few aggressive events were recorded. We conclude that (1) time sampling methods may not be appropriate to assess food intake because ingestion rates likely vary among individuals and (2) high food intake of adult females relative to males during the early gestation period is uncoupled with immediate physiological needs and may reflect a sex-specific fattening strategy allowing females to increase their reproductive success.

Les variations spatio-temporelles des ressources alimentaires sont au cœur des théories socio-écologiques portant sur l'évolution de traits comportementaux propres au groupe des prosimiens de Madagascar. Par rapport aux autres Primates, la dominance des femelles sur les mâles de même que les interactions agressives entre femelles d'un groupe (« female-female targeted aggression ») dans un contexte alimentaire sont interprétées en fonction des fortes contraintes alimentaires exercées sur les femelles reproductrices et sur leurs jeunes en croissance (Jolly, 1984 ; Wright, 1999 ; Richard *et al.*, 2000). Néanmoins les cycles de production des ressources alimentaires à Madagascar sont relativement méconnus sur le long terme et les avantages alimentaires associés à la dominance sociale n'ont à présent pas pu être mis en évidence chez les lémurs (Sauther, 1993 ; Rasamimanana *et al.*, 2006). Par exemple, dans son étude portant sur les variations de régime alimentaire liées au sexe chez une espèce de propi-

¹ MNHN/CNRS UMR 5145 Eco-anthropologie et ethnobiologie, Dépt Hommes, Natures, Sociétés, 4 avenue du Petit Château, F-91800 Brunoy.

* Adresse de correspondance (simmen@ccr.jussieu.fr)

thèque, *Propithecus diadema* des forêts de l'est, Hemingway (1999) observe que les femelles, dominantes sur les mâles, ne passent pas plus de temps à s'alimenter que ceux-ci ni ne diminuent leur activité locomotrice pendant les périodes de gestation et d'allaitement. Des différences mineures de la composition du régime alimentaire en fonction du sexe existent, mais elles ne présentent aucune relation évidente avec la variation saisonnière du statut reproducteur des femelles ni des coûts énergétiques associés.

Dans le souci d'appréhender plus en détail la stratégie alimentaire des mâles et des femelles *Propithecus v. verreauxi*, nous avons mené une étude dans le bush à Didiereaceae (« forêt épineuse ») de la Réserve privée de Berenty au sud de Madagascar. Si l'écologie du Propithecus de Verreaux (*Propithecus v. verreauxi*) est essentiellement connue des forêts-galeries et des forêts sèches caducifoliées, les études des populations strictement inféodées aux forêts épineuses, qui s'étendent sur une vaste région méridionale sous un climat sub-désertique, restent rares (Richard, 1978). Les précipitations annuelles dans le sud et le sud-ouest de Madagascar sont imprévisibles, et les fréquentes années de sécheresse qui s'y produisent (jusqu'à moins de 300 mm) déterminent un taux de mortalité important chez les populations de Prosimiens qui habitent ces forêts (Gould *et al.*, 1999 ; Richard *et al.*, 2000, 2002 ; Jolly *et al.*, 2006). Parmi celles-ci, *Propithecus verreauxi* est une espèce grégaire diurne à reproduction hautement saisonnière, l'essentiel des naissances ayant lieu en l'espace de deux mois pendant l'hiver austral (Jolly, 1966 ; Richard *et al.*, 2000 ; Lewis & Kappeler, 2005a). Le Propithecus de Verreaux se nourrit essentiellement de feuillages (Carrai *et al.*, 2003 ; Richard, 1978 ; Simmen *et al.*, 2003) et semble présenter une stratégie de conservation de l'énergie comme en témoigne son métabolisme basal très faible (Richard & Nicoll, 1987). Il présente un caecum élargi qui permet l'existence d'une flore facilitant la fermentation caeco-colique des fibres celluloseuses (Campbell *et al.*, 2000) mais aussi potentiellement capable de détoxifier les métabolites secondaires des plantes, qui sont communs dans le bush à Didiereaceae (Simmen *et al.*, 2003). Enfin au cours de son cycle de reproduction qui s'étend sur une année, *Propithecus verreauxi* apparaît engraisser avant la période de raréfaction des ressources en saison sèche (Richard *et al.*, 2000). Dans notre étude menée pendant cette période (c'est-à-dire juste après le sevrage des jeunes), nous avons recherché la possibilité d'une différence de régime alimentaire et de budget d'activité liée au sexe, en relation avec la dominance sociale au sein des groupes.

SITE ET MÉTHODES D'ÉTUDE

La Réserve de Berenty est située dans la partie la plus orientale de l'aire de répartition de ce lémurien qui couvre le sud de Madagascar et inclut, outre un écosystème de forêt-galerie le long du fleuve Mandrara, plusieurs blocs de forêts épineuses, dont certains sont en continuité avec la forêt-galerie. Nos prospections botaniques ont débuté dès 1998, ce qui nous a permis de constituer un herbier sur plusieurs cycles de floraison. Dans la forêt épineuse où nous avons suivi les groupes de propithecus, les deux espèces de Didiereaceae communes du genre *Alluaudia* (*A. procera* et *A. ascendens*), avec un port vertical évasé, peuvent dépasser 10 mètres de hauteur et alternent avec quelques autres ligneux à développement important (*Salvadora angustifolia*, *Boscia longifolia*, *Commiphora mafaidoha*, *Gyrocarpus americanus*, *Albizia tulearensis*). Bien que la densité de ligneux soit relativement importante, de plus petits arbres comme les *Euphorbia* arborescents, *Grewia* spp., *Commiphora* spp., *Alantsilodendron alluaudianum*, parmi les plus fréquents, ainsi que de nombreuses espèces buissonnantes et lianescentes contribuent à une canopée disjointe. Ces milieux xérophylles comportent un taux d'endémisme végétal très élevé (Phillipson, 1996), avec de nombreuses espèces qui présentent des adaptations éco-physiologiques à la sécheresse remarquables (Koechlin *et al.*, 1974). Afin de déterminer la richesse et l'abondance spécifiques de cette forêt sur sol sablo-argileux avec affleurements calcaires, nous avons inventorié les végétaux présents dans vingt et un quadrats de 100 m² (10 x 10 m) sur une large portion de la bande forestière étudiée (une dizaine d'hectares). Le critère de sélection concernait les individus de plus de 70 cm de hauteur ou de diamètre de couverture au sol, permettant ainsi de prendre en compte les ports étalés des nombreuses plantes basses. D'autre part, sur plus de 1 000 plantes que nous avons marquées en vue d'une étude longitudinale de la phénologie (totalisant une centaine d'espèces, en cours d'identification), 479 d'entre elles (≥ 77 espèces) ont fait l'objet d'un suivi régulier depuis début décembre 2005. Ces dernières étaient réparties sur quatre quadrats disposés à l'intérieur des domaines vitaux de deux groupes de propithecus principalement étudiés. La présence de feuilles jeunes et matures, de fleurs et de fruits a été notée à chaque relevé, mais nous analyserons ici seulement les résultats permettant de suivre les productions alimentaires disponibles sur la période d'étude des propithecus. La parcelle de forêt épineuse où nous avons suivi les groupes de propithecus est également présentée succinctement dans l'article de Charles-Dominique & Hladik (1971).

Nous avons mené l'étude comportementale du 1er mars au 18 avril 2006 c'est-à-dire pendant la période de transition climatique entre la fin de la saison des pluies et le début de la saison sèche qui coïncide avec la période de gestation des femelles propithecus (Jolly, 1966). D'après les trois relevés espacés d'environ 15 jours menés pendant

cette période, une faible proportion des individus était en fruits ou en fleurs (< 6 %). Le nombre d'individus portant des jeunes feuilles a diminué considérablement, passant de 69 % à 10 %. La plupart des plantes portaient des feuilles matures (plus des trois quarts des 479 individus suivis) mais à partir de mi-avril ces feuilles étaient le plus souvent proches du stade caduc.

Nos observations ont porté essentiellement sur deux groupes voisins de *Propithecus verreauxi* exclusivement inféodés à la forêt épineuse et habitués à la présence d'observateurs (jusqu'à quelques mètres de distance). Les deux groupes exploitent un territoire de quelques hectares et comprennent respectivement 8 individus (Groupe 1 : 2 mâles et 2 femelles adultes, 1 mâle et 1 femelle subadultes, 2 juvéniles) et 5 individus (Groupe 2 : 2 mâles et 1 femelle adultes, 1 mâle et 1 femelle subadultes). À de rares exceptions près, les suivis se sont déroulés entre 5h30 et 18h30 soit l'ensemble de la période d'activité journalière. Afin de déterminer le régime alimentaire sur des bases quantitatives, 8 individus des deux groupes (les 7 adultes et une femelle subadulte du groupe 2) ont été observés en continu, de manière à peu près égale (« focal animal sampling » selon Altmann, 1974, en alternant entre les individus toutes les 30 minutes dans un groupe suivi). Les 99 heures de suivis individuels ont été réparties sur 8 jours et 6 jours, respectivement, pour chacun des groupes. A chaque aliment sélectionné par un animal focal, le nombre de bouchées ingérées correspondant a été noté puis, après récolte et pesée des échantillons équivalents, la conversion en poids de matière fraîche consommée a été établie (Hladik, 1977).

Parallèlement, les budgets d'activité ont été établis en utilisant la méthode « instantaneous scan sampling » avec un intervalle de temps de 5 minutes séparant les observations (Altmann, 1974). Ces enregistrements (77 h d'observations réparties sur 28 jours) ont été effectués au cours de journées distinctes de celles ayant servi à établir le régime alimentaire.

ALIMENTATION ET BUDGET D'ACTIVITÉ DES PROPITHÈQUES

Le répertoire alimentaire des mâles et des femelles des deux groupes confondus est composé d'environ 40 espèces végétales dont les feuilles matures forment l'essentiel de l'alimentation. Dix de ces espèces représentent 75 % de la matière fraîche ingérée par les femelles contre 7 pour les mâles, ce qui indique une variété du régime alimentaire légèrement supérieure chez les femelles (Tab. I). Les plantes les plus consommées par les propithèques sont aussi parmi les plus abondantes, traduisant l'opportunisme alimentaire des groupes à cette saison.

L'alternance des observations entre les individus n'a pas permis d'établir les profils individuels de prise alimentaire sur une journée complète. Mais, à partir du calcul de la quantité moyenne de matière ingérée au cours de chaque intervalle horaire, en séparant les mâles des femelles, nous avons pu établir un profil pour chaque sexe. La figure 1 montre que les séquences alimentaires sont globalement synchronisées au sein des groupes avec une distribution bimodale de cette activité, une interruption ayant lieu au cours des heures les plus chaudes de la journée. Une estimation de la ration alimentaire quotidienne dérivée de ces profils indique que les femelles ingurgitent en moyenne 30 % d'aliments de plus que les mâles. Cette différence est portée à 40 % si l'on ne considère que les 7 individus adultes dans cette analyse. Les aliments cités à la fin du tableau I sont mineurs au regard du nombre de bouchées comptabilisées et n'ont pas été pris en compte dans les calculs.

Les propithèques étaient très largement inactifs (60 %) et passaient l'essentiel de leur activité à consommer les aliments (35 %). Le temps alloué à la recherche alimentaire (« foraging », *i.e.* déplacement dirigé dans un arbre ressource ou manipulation d'objets alimentaires) est extrêmement faible (0,8 %), traduisant l'accès immédiat aux aliments dans les végétaux ressources ainsi qu'un comportement très fréquent de « broutage » sans manipulation. Les interactions sociales (1,3 %) et les activités diverses (1,2 %) représentent une faible part du budget d'activité. Aucune différence significative de ces proportions (χ^2 , $p > 0,97$) n'est observée entre les mâles et les femelles. Globalement peu d'interactions agonistiques ont été observées dans un contexte alimentaire (N = 26). Chez les prosimiens, le maintien d'une hiérarchie sociale relativement stabilisée au sein des groupes ainsi que des relations temporaires de subordination n'impliquent pas nécessairement l'expression ouverte d'agressions inter-individuelles car elles reposent sur la signalisation olfactive ou phéromonale du statut individuel (Kraus *et al.*, 1999). Néanmoins l'analyse de ces interactions montre que la majorité des attaques est initiée par les femelles et que celles-ci sont majoritairement dirigées vers les mâles (16 cas sur 19). Les conflits entre des individus de même sexe sont peu fréquents (3 cas chez les femelles et 6 cas chez les mâles). Une seule attaque d'un mâle vers une femelle juvénile a été observée.

TABLEAU I

Régime alimentaire des propithèques en fin de saison des pluies dans la forêt à *Didiereaceae* du sud malgache

Espèces végétales	Familles	Femelles (%)	Mâles (%)
Aliments majeurs :			
<i>Commiphora humbertii</i> (fm)	Burseraceae	21,2	31,4
<i>Clerodendron</i> sp. (jf, fm) [A104]	Verbenaceae	9,4	6,4
<i>Talinella humbertii</i> (fm)	Portulacaceae	7,9	15,6
<i>Commiphora aprevalii</i> (fm)	Burseraceae	6,2	8,0
<i>Euphorbia</i> sp. (tige)	Euphorbiaceae	6,4	3,5
<i>Gyrocarpus americanus</i> (fm)	Hernandiaceae	5,8	6,7
<i>Physena sessiliflora</i> (fm)	Flacourtiaceae	4,9	1,8
<i>Cedrelopsis grevei</i> (fm)	Rutaceae	4,9	-
<i>Commiphora orbicularis</i> (fm)	Burseraceae	4,6	1,4
<i>Dioscorea nako</i> (fm)	Dioscoreaceae	4,2	2,5
<i>Talinella xerophila</i> (fm)	Portulacaceae	4,2	2,2
<i>Allophyllus decaryi</i> (fm)	Sapindaceae	3,7	6,2
<i>Cynanchum</i> sp. (cla) [A09]	Asclepiadaceae	3,6	2,3
<i>Alantsilodendron alluadianum</i> (bf)	Fabaceae	2,7	<1
<i>Securinea</i> cf. <i>capuronii</i> (fm)	Euphorbiaceae	1,9	<1
<i>Grewia grevei</i> (fm)	Tiliaceae	1,6	1,1
<i>Meiostemon humbertii</i> (fm)	Combretaceae	1,4	1,9
<i>Acalypha</i> sp. (fm) [A46]	Euphorbiaceae	1,3	-
<i>Grewia saligna</i> (fm)	Tiliaceae	1,1	5,9
Aliments mineurs :			
indéterminé [A133]	Asclepiadaceae	+	+
<i>Cadaba virgata</i> (fm)	Capparaceae	+	+
<i>Terminalia</i> cf. <i>ulexoides</i> (fm)	Combretaceae	+	+
<i>Metaporana parvifolia</i> (fm)	Convolvulaceae	+	+
<i>Diospyros</i> cf. <i>manampetsae</i> (fm)	Ebenaceae	+	+
<i>Diospyros</i> sp. 2 (fm) [A30]	Ebenaceae	+	+
<i>Croton</i> sp. (fm) [A163]	Euphorbiaceae	+	+
<i>Mimosa delicatula</i> (jf, fm)	Fabaceae	+	+
indéterminé sp.1 (fm) [A161]	Hippocrateaceae	+	+
indéterminé [A76]	Loranthaceae	+	+
<i>Olax dissitiflora</i> (fm)	Olacaceae	+	+
<i>Dombeya</i> cf. <i>lecomtei</i> (fm)	Sterculiaceae	+	+
<i>Seyrigia</i> sp. (bf) [A136]	Cucurbitaceae	+	-
indéterminé [A34]	Euphorbiaceae ?	+	-
<i>Berchemia discolor</i> (fm)	Rhamnaceae	+	-
<i>Grewia</i> cf. <i>androyensis</i> (fm)	Tiliaceae	+	-
indéterminé (fr)	non identifié	+	-
indéterminé (fm) [A70]	Asclepiadaceae	-	+
<i>Hildebrandtia valo</i> (fm)	Convolvulaceae	-	+
indéterminé sp. 2 [A154]	Hippocrateaceae	-	+
<i>Karomia</i> sp. (fm) [A54]	Verbenaceae	-	+

fm : feuille mature, jf : jeune feuille, cla : cladode, bf : bouton floral, fr : fruit

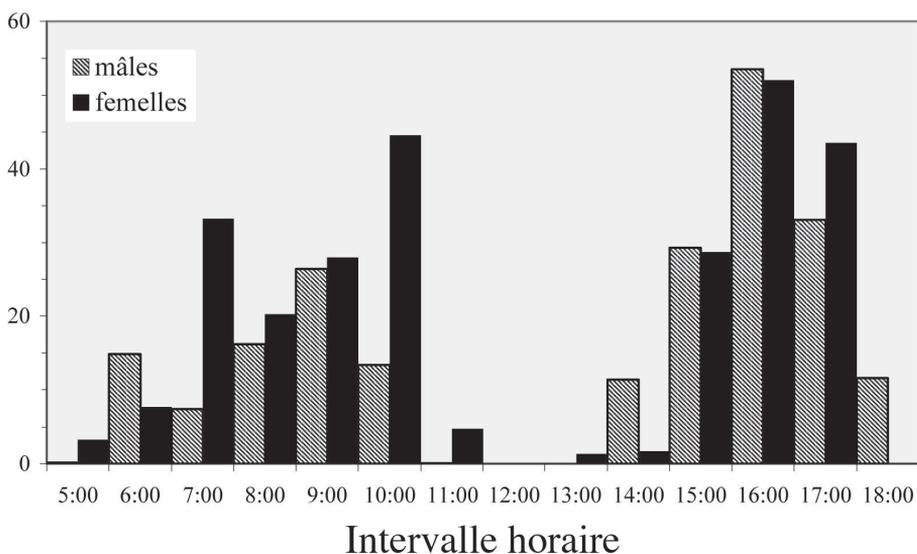


Figure 1. — Distribution horaire de la prise alimentaire chez les mâles et les femelles propithecus. En ordonnée : ingestion (g).

DISCUSSION : LES CONTRAINTES ALIMENTAIRES ET LA DOMINANCE SOCIALE DES FEMELLES PROPITHEQUES

Les données morphométriques collectées par Richard *et al.* (2000) sur une large population de propithecus de la forêt décidue sèche de Beza-Mahafaly montrent que les femelles sont significativement plus lourdes et plus grandes (taille du fémur) que les mâles. De fait, la différence de prise alimentaire que nous observons entre les sexes pourrait être liée à des besoins énergétiques de base distincts. Cependant un tel dimorphisme sexuel n'est pas observé uniformément dans toutes les forêts sèches (*e.g.* à Kirindy ; Lewis & Kappeler, 2005a). L'écart important que nous mettons en évidence sur la prise alimentaire des mâles et des femelles, sans variation significative de la composition du régime alimentaire ni du budget d'activité, suggère d'autres causes plus probables. Ainsi les contraintes énergétiques exercées sur les mâles et les femelles pendant la période de reproduction sont de nature et d'amplitude différentes. D'après nos observations menées dès novembre 2005, chaque femelle adulte du groupe 1 a allaité un jeune jusqu'en 2006 et il est possible que les coûts énergétiques importants associés à cette phase de reproduction aient nécessité de restaurer les réserves corporelles (Saito, 1998). Cependant étant donné que nos calculs ont porté sur un échantillon incluant également une femelle qui n'avait pas allaité (groupe 2), la prise alimentaire accrue pourrait plus directement correspondre à la constitution de réserves énergétiques, mobilisables au cours de la phase de gestation et d'allaitement de la saison de reproduction à venir. Le statut reproducteur des individus cibles au moment de l'étude n'est pas connu. Mais les études à long terme des populations de Propithecus de Verreaux dans les forêts décidues sèches montrent que les femelles qui n'atteignent pas un poids suffisant après le sevrage des jeunes (février à mars) ne parviennent pas à reprendre un cycle de reproduction normal, expliquant les intervalles inter-naissances de 2 ans observés chez certaines femelles (Richard *et al.*, 2000 ; Lewis & Kappeler, 2005a). Si l'on considère le fait que le poids des femelles est le plus élevé en avril à Kirindy et entre mars et juin à Beza-Mahafaly (Richard *et al.*, 2000 ; Lewis & Kappeler, 2005a), la consommation alimentaire très supérieure des femelles focales de notre étude par rapport aux mâles en mars-avril pourrait être corrélative de la nécessité d'atteindre un seuil de condition physique suffisant dès le début de la période de gestation. Chez cette espèce, la gestation et la parturition ont lieu au cours de la saison sèche qui s'étend de mai à septembre, c'est-à-dire pendant la période de raréfaction des ressources alimentaires. Dans cette hypothèse, les entrées énergé-

tiques accrues que nous mettons en évidence permettent d'augmenter le succès reproducteur mais sont découplées des besoins physiologiques immédiats. Cette interprétation accrédite la thèse d'une stratégie de reproduction de type « capital breeding » proposée pour cette espèce par Richard *et al.* (2000). Néanmoins il est possible que l'on soit en présence d'une stratégie mixte car la tactique opposée d'« income breeding », dans laquelle la phase reproductive la plus coûteuse en énergie (l'allaitement) est alignée sur la période de disponibilité maximale des ressources, pourrait également s'appliquer au propitèque (voir Brockman & van Schaik, 2005 ; Lewis & Kappeler, 2005b).

Notre étude est la première qui met en évidence, chez un prosimien malgache en conditions naturelles, une coïncidence entre la dominance sociale des femelles adultes sur les mâles et la ration alimentaire supérieure de celles-ci. Hladik (1977) a montré que la méthode d'observation classique qui consiste à échantillonner une durée d'activité comportementale (« scan sampling » ; Altmann, 1974) est inappropriée dans le cadre de l'évaluation quantitative du régime alimentaire. Appliquée dans une comparaison intra-spécifique, elle suppose de manière erronée que les taux d'ingestion sont similaires entre les individus (Zinner, 1999). Ceci expliquerait l'absence de preuves à l'appui des théories qui postulent, chez les lémuriers, un avantage direct de la dominance femelle en termes d'accès prioritaire aux ressources alimentaires dans un environnement considéré comme extrêmement variable et imprévisible.

RÉFÉRENCES

- ALTMANN, J. (1974). — Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour*, 49: 227-267.
- BROCKMAN, D.K. & VAN SCHAİK, C.P. (2005). — Seasonality and reproductive function. Pp. 269-305, in: D.K. Brockman & C.P. Van Schaik (eds), *Seasonality in primates: studies of living and extinct human and non-human primates*. Cambridge University Press, Cambridge.
- CAMPBELL, J.L., EISEMANN, J.H., WILLIAMS, C.V. & GLENN, K.M. (2000). — Description of the gastrointestinal tract of five lemur species: *Propithecus tattersalli*, *Propithecus verreauxi coquereli*, *Varecia variegata*, *Hapalemur griseus*, and *Lemur catta*. *Am. J. Primatol.*, 52: 133-142.
- CARRAI, V., BORGOGNINI-TARLI, S.M., HUFFMAN, M.A. & BARDI, M. (2003). — Increase in tannin consumption by sifaka (*Propithecus verreauxi verreauxi*) females during the birth season: a case of self-medication in prosimians? *Primates*, 44: 61-66.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. & HLADIK, C.M. (1971). — Le lépilemur du sud de Madagascar : écologie, alimentation et vie sociale. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 25: 3-66.
- GOULD, L., SUSSMAN, R.W. & SAUTHER, M.L. (1999). — Natural disasters and primate populations: the effect of a 2-year drought on a naturally occurring population of ringtailed lemurs (*Lemur catta*) in Southwestern Madagascar. *Int. J. Primatol.*, 20: 69-84.
- HEMINGWAY, C.A. (1999). — Time budgets and foraging in a Malagasy primate: do sex differences reflect reproductive condition and female dominance? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 45: 311-322.
- HLADIK, C.M. (1977). — A comparative study of the feeding strategies of two sympatric species of leaf monkeys: *Presbytis senex* and *Presbytis entellus*. Pp. 323-353, in: T.H. Clutton-Brock (ed.), *Primate ecology: studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes*. Academic Press, London.
- JOLLY, A. (1966). — *Lemur behavior. A Madagascar field study*. The University of Chicago Press, Chicago.
- JOLLY, A. (1984). — The puzzle of female feeding priority. Pp. 197-215, in: M. Small (ed.), *Female primates: studies by women primatologists*. Alan R. Liss, New York.
- JOLLY, A., RASAMIMANANA, H., BRAUN, M., DUBOVICK, T., MILLS, C., & WILLIAMS, G. (2006). — Territory as bet-hedging: *Lemur catta* in a rich forest and an erratic climate. Pp. 187-207, in: A. Jolly, R.W. Sussman, N. Koyama & H. Rasamimanana (eds). *Ringtailed lemur biology: Lemur catta in Madagascar*. Springer, New York.
- KOECHLIN, K., GUILLAUMET, J.-L. & MORAT, P. (1974). — *Flore et végétation de Madagascar*. Cramer J., Vaduz.
- KRAUS, C., HEISTERMANN, M. & KAPPELER, P.M. (1999). — Physiological suppression of sexual function of subordinate males: a subtle form of intrasexual competition among male sifakas (*Propithecus verreauxi*)? *Physiol. Behav.*, 66: 855-861.
- LEWIS, R.J. & KAPPELER, P.M. (2005a). — Seasonality, body condition, and timing of reproduction in *Propithecus verreauxi verreauxi* in the Kirindy forest. *Am. J. Primatol.*, 67: 347-364.
- LEWIS, R.J. & KAPPELER, P.M. (2005b). — Are Kirindy sifaka capital or income breeders? It depends. *Am. J. Primatol.*, 67: 365-369.
- PHILLIPSON, P.B. (1996). — Endemism and non-endemism in the flora of South-West Madagascar. Pp. 125-136, in: W.R. Lourenço (ed.), *Biogéographie de Madagascar*. Editions de l'ORSTOM, Paris.

- RASAMIMANANA, H.R., ANDRIANOME, V.N., RAMBELOARIVONY, H., & PASQUET, P. (2006). — Male and female ring-tailed lemurs' energetic strategy does not explain female dominance. Pp. 271-295, in: A. Jolly, R.W. Sussman, N. Koyama & H. Rasamimanana (eds). *Ringtailed lemur biology: Lemur catta in Madagascar*. Springer, New York.
- RICHARD, A. (1978). — Variability in the feeding behavior of a Malagasy prosimian, *Propithecus verreauxi*: Lemuriformes. Pp. 519-533, in: G.G. Montgomery (ed.). *The ecology of arboreal folivores*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- RICHARD, A.F., DEWAR, R.E., SCHWARTZ, M. & RATSIRARSON, J. (2000). — Mass change, environmental variability and female fertility in wild *Propithecus verreauxi*. *J. Human Evol.*, 39: 381-391.
- RICHARD, A.F., DEWAR, R.E., SCHWARTZ, M. & RATSIRARSON, J. (2002). — Life in the slow lane? Demography and life histories of male and female sifaka (*Propithecus verreauxi verreauxi*). *J. Zool., Lond.*, 256: 421-436.
- RICHARD, A.F. & NICOLL, M.E. (1987). — Female social dominance and basal metabolism in a Malagasy primate, *Propithecus verreauxi*. *Am. J. Primatol.*, 12: 309-314.
- SAITO, C. (1998). — Cost of lactation in the Malagasy primate *Propithecus verreauxi*: estimates of energy intake in the wild. *Folia Primatol.*, 69: 414 (Abstract).
- SAUTHER, M.L. (1993). — Resource competition in wild populations of ringtailed lemurs (*Lemur catta*): implications for female dominance. Pp. 135-152, in: P.M. Kappeler & J.U. Ganzhorn (eds), *Lemur social systems and their ecological basis*. Plenum Press, New York.
- SIMMEN, B., HLADIK, A. & RAMASIARISOA, P.L. (2003). — Food intake and dietary overlap in native *Lemur catta* and *Propithecus verreauxi* and introduced *Eulemur fulvus* at Berenty, Southern Madagascar. *Int. J. Primatol.*, 24: 949-968.
- WRIGHT, P.C. (1999). — Lemur traits and Madagascar ecology: coping with an island environment. *Yb. Phys. Anthropol.*, 42: 31-72.
- ZINNER, D. (1999). — Relationship between feeding time and food intake in hamadryas baboons (*Papio hamadryas*) and the value of feeding time as predictor of food intake. *Zoo Biol.*, 18: 495-505.

