VETAGRO SUP
CAMPUS VETERINAIRE DE LYON

Année 2019 - Thèse n° 028

LA CONSERVATION EX SITU DU MACAQUE DE TONKEAN (MACACA TONKEANA), ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE ET ANALYSE DES POPULATIONS

THESE

Présentée à l'UNIVERSITE CLAUDE-BERNARD - LYON I
(Médecine - Pharmacie)
et soutenue publiquement le 26 septembre 2019
pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

par

HEUSCHMIDT Chantal

VETAGRO SUP
CAMPUS VETERINAIRE DE LYON

Année 2019 - Thèse n° 028

LA CONSERVATION EX SITU DU MACAQUE DE TONKEAN (MACACA TONKEANA), ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE ET ANALYSE DES POPULATIONS

THESE

Présentée à l'UNIVERSITE CLAUDE-BERNARD - LYON I
(Médecine - Pharmacie)
et soutenue publiquement le 26 septembre 2019
pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

par

HEUSCHMIDT Chantal

Liste des enseignants du Campus Vétérinaire de Lyon

(01-06-2019)

Nom	Prénom	Département	Grade
ABITBOL	Marie	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
ALVES-DE-OLIVEIRA	Laurent	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
ARCANGIOLI	Marie-Anne	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
AYRAL	Florence	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
BECKER	Claire	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
BELLUCO	Sara	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
BENAMOU-SMITH	Agnès	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
BENOIT	Etienne	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
BERNY	Philippe	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
BONNET-GARIN	Jeanne-Marie	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
BOULOCHER	Caroline	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
BOURDOISEAU	Gilles	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
BOURGOIN	Gilles	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
BRUYERE	Pierre	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
BUFF	Samuel	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
BURONFOSSE	Thierry	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
CACHON	Thibaut	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
CADORÉ	Jean-Luc	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
CALLAIT-CARDINAL	Marie-Pierre	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
CAROZZO	Claude	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
CHABANNE	Luc	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
CHALVET-MONFRAY	Karine	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
DE BOYER DES ROCHES	Alice	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
DELIGNETTE-MULLER	Marie-Laure	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
DEMONT	Pierre	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
DJELOUADJI	Zorée	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
ESCRIOU	Catherine	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
FRIKHA	Mohamed-Ridha	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
GALIA	Wessam	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
GILOT-FROMONT	Emmanuelle	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
GONTHIER	Alain	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
GRANCHER	Denis	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
GREZEL	Delphine	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
HUGONNARD	Marine	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
JANKOWIAK	Bernard	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
JAUSSAUD	Philippe	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
JOSSON-SCHRAMME	Anne	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
JUNOT	Stéphane	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
KODJO	Angeli	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
KRAFFT	Emilie	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
LAABERKI	Maria-Halima	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
LAMBERT	Véronique	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
LE GRAND	Dominique	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
LEBLOND	Agnès	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
LEDOUX	Dorothée	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
LEFEBVRE	Sébastien	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
LEFRANC-POHL	Anne-Cécile	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
LEGROS	Vincent	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
LEPAGE	Olivier	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
LOUZIER	Vanessa	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
MARCHAL	Thierry	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
MOISSONNIER	Pierre	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
MOUNIER	Luc	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
PEPIN	Michel	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
PIN	Didier	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
PONCE	Frédérique	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
PORTIER	Karine	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
POUZOT-NEVORET	Céline	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
PROUILLAC	Caroline	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
REMY	Denise	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
RENE MARTELLET	Magalie	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
ROGER	Thierry	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
SABATIER	Philippe	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
SAWAYA	Serge	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
SCHRAMME	Michael	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
SERGENTET	Delphine	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
THIEBAULT	Jean-Jacques	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
THOMAS-CANCIAN	Aurélie	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
TORTEREAU	Antonin	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
VIGUIER	Eric	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
VIRIEUX-WATRELOT	Dorothée	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
ZENNER	Lionel	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur

Remerciements

AU JURY

A Monsieur le Docteur SANLAVILLE Damien
De l'Université Claude Bernard Lyon 1, Faculté de médecine de Lyon Sud
Qui nous a fait l'honneur d'accepter la présidence de notre jury de thèse.
Hommages respectueux.

A Madame le Docteur RENE-MARTELLET Magalie
De VetAgro Sup, Campus vétérinaire de Lyon
Pour l'encadrement de ce travail, pour son soutien professionnel et personnel.
Pour sa gentillesse.
Un grand merci.

A Madame le Docteur GILOT-FROMONT Emmanuelle
De VetAgro Sup, Campus vétérinaire de Lyon
Qui nous a fait l'honneur de participer à notre jury de thèse.
Sincères remerciements pour son implication personnelle dans ce travail.

A Monsieur le Docteur LEFAUX Brice
Directeur du Parc Zoologique et Botanique de Mulhouse
Pour m'avoir permis de réaliser cette thèse et accueilli au sein du Parc Zoologique et Botanique de Mulhouse. Pour m'avoir encadré et introduit à la biologie de la conservation. Pour m'avoir soutenu toutes ces années, pour votre humanité, partage, gentillesse et patience. Votre soutien m'aura permis de trouver ma vocation et consolider ma passion et motivation afin de poursuivre ma formation en médecine vétérinaire des animaux exotiques et de la faune sauvage.

Table des matières

Table des figures **13**

Table des tableaux **17**

Liste des acronymes et abréviations **19**

Introduction **21**

Partie bibliographique **25**

1 La conservation : acteurs, outils et enjeux **27**

1.1 Importance de la conservation des espèces 28

1.2 La conservation *ex situ versus* la conservation *in situ* 29

1.3 Les acteurs de la conservation 30

1.3.1 Les parcs zoologiques, acteurs de la conservation *ex situ* 30

1.3.2 Les autres acteurs de la conservation 31

1.3.3 Les aires protégées et la conservation *in situ* 32

1.4 Problématiques liées à la réintroduction 33

1.5 Organisations de conservation et stratégies de conservation 34

1.5.1 L'UICN, WAZA et leurs principales lignes directrices 34

1.5.2 Fonctionnement des programmes de conservation *ex situ* en Europe 35

1.5.3 Développement du programme d'élevage et conservation intégrée 36

1.6 Méthodes d'analyse de la viabilité d'une population captive 38

1.6.1 Problématique de la perte de diversité génétique et de la consanguinité en captivité 38

1.6.2 Viabilité d'une population 40

1.6.3 Analyse génétique d'une population à partir de son *pedigree* . . 40

2 Étude de cas : l'espèce *Macaca tonkeana* **43**

2.1 Origine, évolution et caractéristiques biologiques de *M. tonkeana* 44

2.1.1 Classification du genre *Macaca* 44

Taxonomie du macaque de Tonkean 44

Origine et classification du genre *Macaca* 45
2.1.2 Situation géographique de Sulawesi 49
2.1.3 Les principaux macaques de Sulawesi et leur répartition 49
2.1.4 Description morphologique du macaque de Tonkean 52
Description générale 52
Anatomie comparative de Fooden 53
2.1.5 Description de l'habitat 54
2.1.6 Régime et comportement alimentaire du macaque de Tonkean . 55
2.1.7 Reproduction du macaque de Tonkean 58
Caractéristiques morphologiques de l'appareil génital mâle et femelle 58
Variations des caractéristiques morphologiques sexuelles 59
Caractéristiques du cycle sexuel et de gestation 59
Le comportement sexuel 60
2.1.8 Particularités comportementales et mode de vie en société . . . 60
2.2 État de la conservation de l'espèce *Macaca tonkeana* 64
2.2.1 État de la conservation *in situ* de *M. tonkeana* 64
État de la population du macaque de Tonkean 64
Le macaque de Tonkean, une espèce "vulnérable" 64
Les menaces *in situ* 65
Les actions de conservation *in situ* 66
2.2.2 Conservation *ex situ* de l'espèce dans des parcs zoologiques . . . 70

Partie expérimentale **73**

1 Matériel et méthodes **75**
1.1 Population de *M. tonkeana* étudiée 76
1.2 Méthodologie d'étude 76
1.2.1 Récolte des informations nécessaires à la constitution du *studbook* 76
Données présentes sur SPARKS 77
Données présentes dans la littérature : étude des origines de la population 78
Données obtenues à partir des registres des institutions et des actualisations de ZIMS 82
Hypothèse de "multi-parenté" 82
1.2.2 Établissement du *studbook* sur Sparks 83
1.2.3 Traitement des données : Analyse de la population sous PMx . . 87
Le logiciel PMx 87

Sélection de la population pour l'analyse démographique et génétique 87
Analyse démographique de la population 90
Analyse génétique de la population 96
Modélisations sur PMx 100

2 Analyse et interprétation des résultats du *studbook* sur PMx 103
2.1 Analyse démographique de la population 104
2.1.1 Description de la population en état vivante en mai 2018 104
Description générale de la population 104
Pyramide des âges 105
Distribution de la population actuelle 107
2.1.2 Historique de la population 108
Évolution de la taille de la population 108
Taux de croissance λ de 1975 à 2018 109
Transferts entre institutions de 1972 à mai 2018 110
Évolution des institutions hébergeant des *M. tonkeana* de 1972 à mai 2018 114
2.1.3 Dynamique des populations 118
Dynamique de la reproduction 118
Mortalité 123
Évolution de la population de 1972 à 2018 128
2.2 Analyse génétique de la population 130
2.2.1 Analyse de la population fondatrice 130
Les fondateurs 130
Historique de l'introduction des fondateurs 131
Contribution génétique des fondateurs 132
2.2.2 Description génétique de la population 135
Les coefficients d'apparentement moyens des mâles et femelles (*Mean Kinship "MK"*) 135
Coefficient de consanguinité moyen (*Mean F*) 138
2.3 Modélisation d'une population viable 139
2.3.1 Dynamique des populations : projections stochastiques 139
2.3.2 Diversité génétique : projections stochastiques 140
2.3.3 Modélisation d'une population viable 142
Objectif démographique : atteindre un effectif supérieur à cent individus 142
Augmenter la diversité génétique 143

3 Discussion et perspectives sur la conservation de *M. tonkeana* **147**

3.1 La population de *M. tonkeana* vivante en mai 2018 répond-t'elle aux critères de viabilité ? 148

3.2 Stratégie de conservation proposée 150

3.2.1 Faut-il proposer *M. tonkeana* pour la mise en place d'un programme d'élevage ? 150

3.2.2 Importance de maintenir une population au sein des parcs zoologiques 151

3.2.3 Contribution de la population captive à la recherche scientifique 152

3.2.4 Gestion de la population au sein du Centre de Primatologie de Strasbourg 153

Conclusion **155**

Bibliographie **157**

Annexe 1 : Fiche de recommandations **167**

Table des figures

1 Macaque de Tonkean 44
2 Carte de répartition et espèces de la lignée *Silenus* 46
3 Carte de répartition et espèces de la lignée *Sinica* 47
4 Carte de répartition et espèces de la lignée *Fascicularis* 48
5 Carte montrant l'hypothétique migration et dispersion des macaques de Sulawesi 50
6 Carte de répartition des sept espèces distinguées par Fooden selon la localisation approximative des zones forestières dans les années 60 . . . 51
7 Groupe de macaques de Tonkean 52
8 Distribution et diversité des macaques de Sulawesi 54
9 Aire de répartition du macaque de Tonkean en 2019 55
10 Un macaque de Tonkean mâle sub-adulte utilisant une tige en métal pour obtenir du miel 57
11 Dimorphisme sexuel du macaque de Tonkean 58
12 Le "sourire silencieux" 62
13 Toilettage dans un groupe de macaques de Tonkean 63
14 Carte montrant les aires étant et devant être protégées à Sulawesi . . . 68
15 Première interface SPARKS 85
16 Interface "*Data Entry*" sur SPARKS 86
17 Représentation schématique d'un cycle de vie 91
18 Détails démographiques sur PMx 93
19 Pyramide des âges de la population de tonkeans en mai 2018 sur PMx . 105
20 Pyramide des âges : absence des premières classes d'âges 106
21 Carte représentant les institutions hébergeant des *M. tonkeana* en mai 2018 107
22 Répartition des *M. tonkeana* au sein des institutions en mai 2018 . . . 108
23 Évolution de la taille de la population entre 1972 et 2018 109
24 Évolution du taux de croissance entre 1975 et 2018 sur PMx 110
25 Transferts des macaques de Tonkean entre 1972 et 1980 111
26 Transferts des macaques de Tonkean entre 1981 et 1990 111
27 Transferts des macaques de Tonkean entre 1991 et 2000 112
28 Transferts des macaques de Tonkean entre 2001 et 2010 113

29 Transferts des macaques de Tonkean entre 2011 et 2018 114
30 Légende des institutions ayant hébergé des *M. tonkeana* 114
31 Évolution du nombre d'institutions de 1972 à 2018 115
32 Institutions et distribution des *M. tonkeana* en 1972 115
33 Institutions et distribution des *M. tonkeana* en 1985 116
34 Institutions et distribution des *M. tonkeana* en 2006 117
35 Institutions et distribution des *M. tonkeana* en 2013 118
36 Évolution du nombre de naissances de 1972 à 2018 119
37 Taux de fertilité par classe d'âge sur PMx 120
38 Saisonnalité des naissances et test de *Chi-deux* 121
39 *Sex ratio* à la naissance entre 1972 et 2018 122
40 *Sex-ratio* après naissance entre 1972 et 2018 123
41 Évolution du nombre de décès entre 1972 et 2018 124
42 Décès entre 2000 et 2002 125
43 Décès en 2008 126
44 Décès en 2014 126
45 Taux de mortalité par classe d'âge 127
46 Saisonnalité des décès 128
47 Évolution du nombre d'individus, des naissances et des décès de 1972 à 2018 129
48 Arrivée des fondateurs et leurs transferts de 1972 à 1984 132
49 Rétention allélique par fondateur 133
50 Contribution allélique par fondateur 134
51 Coefficient d'apparentement moyen par individu par ordre croissant . . 137
52 Évolution du taux de consanguinité moyen de la population de *M. tonkeana* 139
53 Projections stochastiques de l'évolution de la population de *M. tonkeana* sur 20 ans 140
54 Projections stochastiques de la diversité génétique de la population de *M. tonkeana* sur 100 ans à partir des paramètres démographique et génétiques actuels 141
55 Projections stochastiques de l'effectif et de la diversité génétique de la population de *M. tonkeana* sur 15 ans à partir des paramètres démographiques et génétiques actuels 142
56 Projection de l'évolution de la population de *M. tonkeana* sur 100 ans pour $N_{max} = 200$, T =15 ans et $Ne/N = 60\%$ 143

57 Projection de l'évolution de la population de *M. tonkeana* sur 100 ans pour $N_{max} = 200$, $T = 12{,}4$ ans, $Ne/N = 34\%$ et l'import de 2 fondateurs tous les 19 ans 144
58 Projection de l'évolution de la population de *M. tonkeana* sur 100 ans pour $N_{max} = 200$, $T = 15$ ans, $Ne/N = 40\%$ et l'import de 2 fondateurs tous les 24 ans 145

Table des tableaux

I Les macaques de Tonkean présents à Landskron en 1975 79
II Les macaques de Tonkean du groupe d'étude A en 1982 80
III Les macaques de Tonkean du groupe d'étude B en 1982 81
IV Les macaques de Tonkean morts-nés ou morts à quelques jours d'âge à parents inconnus 89
V Fondateurs de la population de tonkeans 131
VI Reproduction entre individus de MK de classe 1 138

Liste des acronymes et abréviations

AFdPZ Association Française des Parcs Zoologiques

CBD Convention on Biological Diversity

CBSG Conservation Breeding Specialist Group

CIRMF Centre International de Recherches Médicales de Franceville

CITES Convention on International Trade in Endangered Species

CNRS Centre National de la Recherche Scientifique

EAZA European Association of Zoos and Aquaria

EEP EAZA Ex situ Program

EESP European Endangered Species Programmes

EPMAG EAZA Population Management Advisory Group

ESB European StudBook

IADZG International Association of Directors of Zoological Gardens

ICAP Integrated Collection Assessment and Planning

IPBES Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services

ISIS International Species Information System

MON-P Monitored by a designated Person

MON-T MONitored by Tag

MVP Minimum Viable Population

ONG Organisation Non Gouvernementale

ONU Organisation des Nations unies

RCP Regional Collection Plan

SILABE SImian LABoratory Europe

SODEPAL SOciété D'Exploitation du PArc de la Lékédi

SPARKS Single Population Analysis and Records Keeping System

SSP Species Survival Plan

TAG	Taxon Advisory Groups
UICN	Union Internationale pour la Conservation de la Nature
UNK	UNKnown
WAZA	World Association of Zoos and Aquariums
ZIMS	Zoological Information Management System
F	Coefficient de consanguinité
GD	Genetic Diversity
ltf	Lost to follow up
L_x	Taux de survie
mk_i	Coefficient d' apparenté d'un individu
MK	Mean Kinship ou coefficient d' apparenté moyen de la population
$MULT$	MULTiple
M_x	Taux de fertilité
N	Effectif total de la population
Ne	Nombre d'individus reproducteurs dans la population
Q_x	Taux de mortalité
r	Taux de croissance instantané
$R0$	Taux de fécondité net
T	Temps moyen de génération de la population

Introduction

Notre planète subit actuellement une sixième extinction de masse depuis l'apparition de la vie à sa surface [1]. Le processus d'extinction est naturel, mais se trouve anormalement accéléré par les activités humaines. Fin 2014, une publication dans la revue Nature [2] conclut qu'il est impossible de quantifier exactement toute la biodiversité existante, mais que les espèces connues sont de plus en plus menacées par l'exploitation des ressources, la modification, la dégradation voire la destruction de leur habitat naturel, l'importation d'espèces invasives, la pollution et les maladies émergentes dues au changement climatique et à la mondialisation. Ainsi, les amphibiens sont les plus menacés (41% des espèces connues), ils sont suivis par les oiseaux et les mammifères avec, respectivement, 13 et 26% d'espèces menacées parmi celles connues. En extrapolant ces données, il a été calculé que 75% des espèces disparaitront d'ici 2200 si rien n'est fait pour l'éviter. De plus, selon le dernier rapport d'évaluation publié début 2019 par l'IPBES [3], un million d'espèces animales et végétales sont menacées d'extinction, la biomasse des mammifères sauvages a diminué de 82% et les écosystèmes naturels ont perdu plus ou moins la moitié de leur superficie.

La prise de conscience de ce phénomène a favorisé l'émergence de la volonté d'agir pour lutter contre ce processus néfaste. Ainsi, des moyens d'action pour tenter de préserver les espèces menacées ont fait surface, avec notamment la création de grandes institutions mondiales de conservation, dont l'UICN en 1948. Cette dernière a mis en place des plans de conservation *in/ex situ* que des organisations et institutions membres, dont des réserves naturelles, des parcs zoologiques et des aquariums, peuvent suivre pour contribuer efficacement à la préservation de la faune [4]. En 2002, la Convention sur la Diversité Biologique (CBD) définit la conservation *in situ* comme la conservation des écosystèmes et des habitats naturels de la faune sauvage. Celle-ci est complémentaire de la conservation *ex situ* qui vise à protéger et préserver les espèces hors de leur milieu naturel [5] et, son but ultime, si nécessaire et réalisable, est la réhabilitation et la réintroduction d'individus des espèces menacées dans leur habitat naturel (Art.9, CBD). L'UICN classe parmi les acteurs principaux de la conservation *ex situ* les parcs zoologiques, les parcs animaliers et botaniques et les centres de recherche scientifique.

Depuis les années 80, les parcs zoologiques membres de l'Association Européenne

des Parcs Zoologiques (EAZA) ont mis en place des programmes d'élevage ou *European Endangered Species Programmes* visant à préserver des populations captives destinées, pour certaines, à être réintroduites au sein de leurs habitats naturels [6]. Ces mesures européennes sont complémentaires des mesures de conservation *in situ* en élaborant des plans d'action visant à identifier et lutter contre les menaces pesant sur ces espèces dans leur milieu d'origine. Au cours des vingt dernières années, le rôle des parcs zoologiques a évolué et est maintenant destiné à intégrer, autant que possible, des populations captives dans des stratégies de conservation globale, vers une conservation intégrée regroupant tous les acteurs.

Le succès de ces actions découle de la capacité des populations à pouvoir survivre dans leur milieu naturel. Pour cela, des analyses de viabilité des populations doivent être réalisées à partir de données relatives à tous les individus du programme d'élevage répertoriées dans un livre généalogique ou *studbook* [7]. Cette méthode a pour objectif de maintenir une population démographiquement stable tout en préservant une diversité génétique acceptable [8]. Pour cela, les populations doivent répondre à un certain nombre de critères de viabilité tels que : un effectif de 100 à 200 individus minimum, un taux de croissance positif, 100% de pedigree connu et une diversité génétique supérieure à 90% maintenue sur au moins 100 à 200 ans [9] ; tout en prenant en compte un espace disponible limité au sein des diverses institutions hébergeant les spécimens [10]. Pour cela, des recommandations de reproduction sont émises par les coordinateurs de chaque programme d'élevage envers les autres institutions partenaires. Ces conseils sont actualisés chaque année à partir des données démographiques et génétiques de la population et de l'environnement politique et financier [11]. Dans le cadre de la conservation intégrée (ou *One Plan Approach*), la coopération entre les différentes institutions et les parties prenantes (ONG, gouvernement, population locale entre autres) du monde entier est fortement encouragée et favorisée afin de garantir la préservation des espèces dans la nature à long terme [12, 13].

Dans ce contexte de menace de la diversité des espèces et de de leur habitat naturel, l'île de Sulawesi et ses habitants n'ont pas été épargnés [14]. Sulawesi, anciennement île de Célèbes, fait partie de l'archipel indonésien. Des espèces animales uniques, notamment des macaques, y vivent depuis plus d'un million d'années [15]. De par leur isolement insulaire, les macaques de Sulawesi ont connu une évolution particulière, étant considérée, aujourd'hui, comme un modèle d'étude de la phylogénie des macaques [16]. Parmi les sept espèces de primates endémiques de l'île se trouve le macaque de Tonkean (*Macaca tonkeana*). Il s'agit d'un grand singe au pelage sombre, originaire du centre de l'île. Il vit en milieu forestier et possède un mode de vie arboricole et terrestre. Il s'organise en

groupes sociaux d'une dizaine d'individus et se caractérise par une tolérance sociale assez remarquable [17]. En 2018, la Liste Rouge de l'UICN [18] indique que le macaque de Tonkean est une espèce vulnérable. Elle fait donc face à un haut risque d'extinction à moyen terme. En effet, sa population à l'état sauvage a diminué de plus de 30% depuis 40 ans, essentiellement à cause des activités humaines empiétant sur son territoire. Les principales menaces anthropiques sont l'extension des zones de cultures et urbaines et l'exploitation forestière envahissant le territoire naturel du macaque de Tonkean [19]. Malgré la capacité d'adaptation des macaques aux modifications de leur environnement, d'autres problèmes issus de la cohabitation entre les macaque et l'homme surgissent. En effet, le macaque de Tonkean est également directement menacé par la chasse et le piégeage car il est devenu un maraudeur des plantations de cacao qui s'installent à la lisière des forêts qu'il occupe [20]. Pour conserver cette espèce *in situ*, des mesures de protection ont été mises en place telles son inscription à l'annexe II de la CITES [21], la création d'aires protégées [22] et l'éducation et le dialogue avec les populations partageant le territoire naturel du macaque de Tonkean [20].

Par ailleurs, ces grands primates ont été installés pour la première fois dans des centres de recherche et des parcs zoologiques dans les années 1970 à 80 à partir d'individus issus de l'état sauvage [23]. La docilité, l'intelligence et la sociabilité remarquable du macaque de Tonkean en font un candidat intéressant pour les études éthologiques et de sciences cognitives. Cependant, malgré son importance scientifique et son statut vulnérable, le macaque de Tonkean ne bénéficie pas, actuellement, de mesures de conservation *ex situ* particulières.

Dans le cadre de cette thèse, nous avons cherché à recenser la population de macaques de Tonkean présente en Europe afin de savoir si elle est démographiquement et génétiquement viable pour participer à la conservation globale de l'espèce.

Le présent document comporte une première partie bibliographique étudiant la problématique de la conservation de la faune sauvage en détaillant les acteurs, les outils et les enjeux. Cette partie décrit également les connaissances actuelles sur les particularités biologiques et la conservation du macaque de Tonkean.

Dans une deuxième partie, expérimentale, nous présentons les résultats de l'actualisation du *studbook* de l'espèce, des analyses démographiques et génétiques réalisées sur les spécimens européens et les perspectives de conservation issues de ces analyses.

Partie bibliographique

Chapitre 1

La conservation : acteurs, outils et enjeux

1.1 Importance de la conservation des espèces

Dans le cadre de la sélection naturelle, l'évolution de certaines espèces tend occasionnellement vers l'extinction pour laisser place au développement d'autres espèces plus "résistantes". Certains facteurs contribuent à accélérer ce processus, tels l'élevage intensif, la sur-pêche, l'exploitation intensive des ressources naturelles, le braconnage et l'urbanisation, au détriment de l'intégrité écologique [24]. De plus, la plupart de ces activités contribuent à la destruction des habitats naturels. Cela interfère avec la survie des espèces en diminuant leur capacité de reproduction. Par exemple, la fragmentation des habitats isole certains groupes d'individus et force à la consanguinité [25]. Celle-ci diminue, à plus ou moins long terme, la diversité génétique et la valeur sélective de l'espèce, compromettant sa survie. Ainsi, l'activité humaine serait responsable de la perte de 5 à 20 % des espèces dans plusieurs groupes d'organismes vivants [1].

La diversité des espèces est étroitement liée au fonctionnement des écosystèmes. En effet, le nombre d'espèces présentes, leur abondance relative, les interactions entre celles-ci dans un cadre spatio-temporel donné déterminent un écosystème et son équilibre intrinsèque ainsi que celui avec les autres écosystèmes. Par ailleurs, cette diversité influence la résistance et l'adaptation des écosystèmes aux changements environnementaux. Ainsi, la disparition d'une espèce aura des effets directs sur l'écosystème local et ceux adjacents. L'extinction d'une espèce n'est donc pas seulement un évènement sévèrement négatif pour l'espèce en question, mais a également des effets néfastes sur l'écosystème dont elle est issue [1].

La conservation est mise en œuvre pour permettre de limiter le mécanisme de déclin des populations, maintenant ainsi la plus grande biodiversité possible et l'équilibre des écosystèmes. La stratégie de conservation *in situ* consiste à préserver l'habitat naturel des espèces. Il s'agit du meilleur moyen de conserver la biodiversité à grande échelle, étant donné que plusieurs organismes sont protégés en même temps. Cependant, dans la pratique, il n'est pas toujours possible d'envisager cette option [26]. Il faut donc opter pour des stratégies de conservation *ex situ* permettant de maintenir des populations d'animaux dans un environnement autre que celui d'origine dans le but notamment d'une réintroduction future dans leur environnement sauvage.

En raison du nombre croissant d'espèces en voie de disparition, la conservation *ex situ* s'amplifie continuellement et on prévoit l'établissement de programmes d'élevage en captivité pour 2000 à 3000 espèces de vertébrés qui, sans la mise en œuvre de tels

programmes, sont vouées à la disparition. Cela n'est envisageable qu'avec un soutien logistique et financier suffisant [27].

1.2 La conservation *ex situ versus* la conservation *in situ*

Initialement, les termes de conservation *in/ex situ* étaient associés à l'agronomie, en particulier, à la gestion de banques de graines afin de maintenir une diversité génétique acceptable. Il existe une dichotomie entre la "collection" de ressources génétiques pouvant être utiles à l'Homme, caractérisant la conservation *ex situ* et la "maintenance" des plantes dans leur habitat naturel désignant la conservation *in situ* [5] . Cela s'est particulièrement bien adapté à la gestion des animaux par les parcs zoologiques, à qui on commençait à reprocher la détention d'animaux en captivité en même temps que la conscience sur le bien-être animal émergeait dans les années 1980 [28]. A la place du mot "captivité", qui pouvait avoir une certaine connotation négative, le terme "*ex situ*" soulignait les initiatives de conservation des espèces animales.

Le paradigme *in* et *ex situ* se manifeste également dans diverses définitions de la conservation promues par d'importantes organisations mondiales. Par exemple, selon les définitions de la Liste Rouge de l'UICN, un animal éteint *in situ* (dans son milieu naturel) est défini comme "non conservé", même s'il existe toujours *ex situ* (en captivité)[4]. D'après l' Article 9 de la "*Convention on Biological Diversity*" la conservation *in situ* serait l'objectif ultime de la conservation et la conservation *ex situ* devrait être réalisée seulement dans le but de compléter les mesures mises en place *in situ* [29].

L'utilisation de ces termes est loin d'être uniquement un choix sémantique, elle se manifeste dans les relations existantes entre les professionnels et les organisation mondiales de conservation. Il a longtemps existé un clivage entre les écologistes de terrain et les professionnels des parcs zoologiques car ces derniers ne justifiaient pas souvent la détention d'animaux dans une logique de conservation. Les personnes travaillant sur le terrain ne comprenaient pas l'intérêt du maintien en captivité pour la préservation des espèces. Cependant, depuis les années 1980, les parcs animaliers ont évolué et s'inscrivent de plus en plus dans cette volonté de conservation [5].

De plus, les habitats naturels d'une grande quantité d'espèces ont été modifiés par les activités humaines. La frontière entre le *ex* et *in* situ est donc de plus en plus floue. Les conservationnistes modernes penchent plutôt vers une complémentarité [30].

La réalité de la situation actuelle est qu'il ne sera plus possible d'assurer la survie d'un nombre croissant de taxons menacés sans utiliser efficacement un éventail diversifié d'approches et de techniques de conservation complémentaires, en augmentant notamment l'utilisation pratique des techniques *ex situ* [4].

1.3 Les acteurs de la conservation

1.3.1 Les parcs zoologiques, acteurs de la conservation *ex situ*

Les parcs zoologiques sont, aujourd'hui, les acteurs principaux de la conservation *ex situ* [31]. Pourtant, tout au long de leur histoire, ils n'ont pas toujours été liés à la protection des espèces.

Les parcs zoologiques existent depuis des siècles, bien avant la prise de conscience de l'Homme sur la nécessité de préserver la nature. Les premiers vestiges de zoos datent des royaumes monastiques de Nebu-Chadnezzar à Babylone et de l'empire de Wen Wang en Chine vers 1150 avant J.C. Vers le 16ème siècle, les ménageries, remplies de collections vivantes d'animaux exotiques dans des cages, symbolisaient le pouvoir et l'étendue de l'empire. Celles-ci furent remplacées, vers le 19ème siècle, par les zoos, définissant alors des institutions destinées à l'éducation scientifique et au divertissement du public.

Ils émergèrent surtout dans les grandes villes Européennes et américaines, mais aussi en Australie et Inde.

Afin de maintenir les animaux exhibés vivants, les zoos durent développer des connaissances sur chaque espèce détenue, concernant surtout l' alimentation et le traitement médical spécifique.

Une nouvelle ère émergea au 20ème siècle lorsque Carl Hagenbeck créa une nouvelle exposition animale où les individus furent exhibés dans des enclos sans barreaux, dans un environnement plus "naturel" [32].

Vers 1970, l'intérêt croissant du bien-être animal, et donc la remise en cause de l'existence des zoos, a fomenté l'entrée en vigueur de codes juridiques, qui limitaient la capture des animaux sauvages pour leur exhibition [33]. Les zoos devaient alors trouver un moyen pour subsister et donc apprendre à gérer la reproduction de leurs animaux et leurs transferts entre institutions [5].

Cependant, la tâche s'est révélée plus ardue que prévue car des problèmes démographiques, génétiques et éthiques émergèrent.

Depuis, les zoos ont continué à évoluer et se définissent, aujourd'hui, comme des endroits présentant des écosystèmes naturels et agissant en faveur de la conservation des espèces. Ils ont un rôle essentiel sur l'éducation ludique du public et sur la prise de conscience de la nécessité d'agir pour conserver la perte de biodiversité [5].

La définition du parc zoologique comme ambassadeur de la conservation *ex situ* date d'après la Seconde Guerre Mondiale, au moment de la création de l'Association Mondiale des Zoos et Aquariums (WAZA) et de l'UICN [34]. Ce phénomène s'est intensifié dans les années 1970 et 1980 avec l'établissement de programmes européens sur les espèces en voie de disparition et les programmes adjacents au Plan de Survie de Espèces (SSP) aux États-Unis [31].

1.3.2 Les autres acteurs de la conservation

L'élevage d'animaux pour leur conservation n'existe pas uniquement au sein des parcs zoologiques. Quelques élevages en captivité, à caractère commercial, pourraient également y contribuer, même si leur rôle dans la conservation peut parfois être controversé à cause de la valeur économique attribuée à l'animal.

Nous pouvons citer l'exemple du crocodile siamois (*Crocodylus siamensis*), une espèce se trouvant habituellement, à l'état sauvage, en Thaïlande. Cependant, la destruction de son habitat et le braconnage intensif ont réduit la population sauvage à moins de 200 individus répertoriés en 2017. L'espèce a donc été classée comme espèce vulnérable par le "*Crocodile Specialist Group of the Species Survival Commission*" de l'IUCN et placée dans l'Annexe I de la CITES. Des mesures de conservation *in/ex situ* ont dues être mises en place . Ainsi, un grand nombre de *C. siamensis* est actuellement maintenu dans douze élevages commerciaux basés en Thaïlande, sous le contrôle de coopératives thaïlandaises de sauvegarde du crocodile et de la CITES. La population s'est révélée viable avec une diversité génétique assez élevée, ce qui a permis de débuter un programme de conservation et de réintroduction de ces animaux dans leur habitat naturel en Thaïlande [35].

Par ailleurs, les centres de recherche sont également des acteurs essentiels dans la conservation d'espèces. D'une part, parce qu'ils contribuent à l'amélioration de la connaissance des espèces et donc à la possibilité d'adapter au mieux les programmes d'élevage et, d'autre part, en faisant partie intégrante de ces programmes.

Par exemple, le Centre de Primatologie du Centre International de Recherches Médicales de Franceville (CIRMF), au Gabon, a participé au projet Sphinx de réintroduction de mandrills en 2014, en collaboration avec la Société d'exploitation du Parc

de la Lékédi (SODEPAL). En effet, ces primates, présents naturellement en Afrique centrale, ont été classés parmi les espèces vulnérables sur la Liste Rouge de l'UICN. Le projet a permis la réintroduction de 31 mandrills issus du centre de recherche au sein du Parc de la Lékédi [36]. Ce parc, à gestion privée est situé au Sud-Est du Gabon et regroupe 11 000 hectares de forêt et de savanes. La quasi-totalité des espèces présentes sont autochtones, exceptés les impalas, importés de Namibie. Des espèces vulnérables y sont suivies de près, notamment quelques primates, dont les mandrills, mais aussi, des chimpanzés et des gorilles ayant été récupérés lors d'opérations anti-braconnage [37].

Les différentes institutions interagissent continuellement afin de coopérer dans la création de projets de conservation et, si possible, de réintroduction d'espèces sensibles.

1.3.3 Les aires protégées et la conservation *in situ*

Outre les différentes institutions citées ci-dessus, les animaux peuvent être préservés dans leur aire d'habitat originel au sein de réserves naturelles, de parcs nationaux ou régionaux [38].

Il s'agit d'aires protégées par des règlements et caractérisées par la mise en place de mesures de gestion, à l'initiative d'organismes publics ou privés. Leur fonction principale est de préserver la biodiversité autochtone et de servir de zone de référence aux suivis écologiques. Parfois, elles constituent le dernier refuge de certaines espèces vulnérables [37].

Elles ont également un objectif pédagogique et de recherche scientifique, voire d'expérimentation sur des modes de gestion de restauration ou de conservation de la biodiversité. La gestion de ces institutions vise, la plupart du temps, à soustraire ce milieu naturel de la menace directe des activités humaines.

Cependant, il existe très peu d'endroits réellement "sauvages" dans ces réserves car elles sont entretenues par l'Homme. De plus un grand nombre de réserves naturelles sont petites et n'atteignent pas le seuil de surface nécessaires à la protection de toutes les espèces qu'elles abritent [5]. De nombreuses espèces s'y côtoient et disposent de moins en moins de place pour évoluer correctement. Elles sont confrontées aux mêmes problématiques de consanguinité et de diversité génétique que celles évoquées dans le cadre de la conservation *ex situ*.

1.4 Problématiques liées à la réintroduction

La réintroduction d'espèces dans leur milieu naturel est un des buts ultimes des stratégies de conservation *ex situ*. Celle-ci fait partie d'un "Plan de restauration" de la biodiversité ou d'un groupe d'espèces dans une zone donnée car elle est associée à d'autres mesures de gestion de conservation *ex/in situ* tels la gestion de populations viables en captivité et la restauration d'habitats naturels [39].

Cette stratégie est souvent encadrée par des organismes internationaux tels l'ONU ou l' UICN [4], ou nationaux, tels que l' Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage en France qui, par exemple, encadre la réintroduction en Alsace du grand hamster (*Cricetus cricetus*) [40] avec la collaboration du CNRS.

La réintroduction d'une espèce est envisagée lorsque celle-ci disparaît d'une de ses zones de répartition naturelles ou quand certaines de ses populations voient leur nombre d'individus diminuer fortement. L'idéal est de restaurer des populations viables dans des zones où leurs homologues sauvages ont disparu ou diminué en effectif, avec, pour objectif, de recréer un écosystème proche de celui précédant les perturbations humaines [41].

Cependant, plusieurs projets de réintroduction sont fortement contestés à l'heure actuelle. Nous pouvons citer l'exemple de la réintroduction du loup dans les Alpes françaises et dans le sud-est de la Norvège [42]. La réapparition de ce carnivore est à l'origine de conflits dans plusieurs aires rurales, surtout avec des éleveurs. Ceux-ci accusent les loups d'être responsables de prédation de leurs troupeaux et de ne pas disposer de mesures qui puissent les protéger efficacement, ni de subventions étatiques compensatoires. La même problématique existe concernant la réintroduction de l'ours brun (*Ursus arctos*) dans le massif Pyrénéen dans les années 1996 et, récemment, en 2006 [43].

Ainsi, pour évaluer le "succès" d'une réintroduction, plusieurs paramètres entrent en jeu. Il faut que le lieu d'introduction permette le développement correct de l'espèce, donc avoir une taille et une qualité écologique suffisante. Il faut également prendre en compte l'aspect sociologique, telle la possibilité d' interférence avec des activités humaines qui peuvent être à l'origine de contestation. La plupart des espèces réintroduites nécessitent un temps d'adaptation et une gestion particulière de leur population [41].

1.5 Organisations de conservation et stratégies de conservation

1.5.1 L'UICN, WAZA et leurs principales lignes directrices

L' UICN est l'une des principales organisations non gouvernementales internationales dédiées à la conservation. Elle comprend 1400 membres dont d'autres ONG et agences gouvernementales distribuées dans 51 pays.

En 2005, l'UICN publia le "*Technical Guidelines on the Management of ex situ Populations for Conservation*" [4]. Ce document synthétise un ensemble de stratégies de conservation *ex situ* reparties selon trois objectifs.

Le premier domaine est celui de la conservation des processus écologiques et de la biodiversité. Pour cela il est nécessaire de maintenir une diversité génétique au sein de la faune, de la flore et des micro-organismes [44].

Les deuxièmes et troisièmes domaines insistent sur l'importance de l'exploitation durable des ressources naturelles, et, enfin, sur la nécessité de trouver des solutions pour contrer les problèmes inhérents au développement durable tels le changement climatique ou la sécurité alimentaire [4].

Afin de prioriser les actions à mener, l'UICN a créé une "Liste Rouge" des écosystèmes vulnérables qui vient compléter la "Liste Rouge" des espèces vulnérables ou en danger critique [45].

Une des plus importantes organisations internationales de protection des espèces animales est l'Association Mondiale des Zoos et Aquariums (WAZA), ayant remplacé, en 2000, l'IADZG ("*International Association of Directors of Zoological Gardens*") qui avait contribué à la création de l'UICN en 1948. De nos jours, la WAZA continue à maintenir financièrement l'UICN en qualité de membre fondateur.

La WAZA est composée de plus 330 membres dont l'Association Française des Parcs Zoologiques (AFdPZ) et compte plus de 1300 parcs zoologiques sur 50 pays.

Lors de la 58ème Conférence annuelle, en 2003, la WAZA émet les recommandations suivantes : les parcs zoologiques et aquariums doivent encourager la conservation des espèces, gérer la reproduction viable de celles-ci, collaborer avec la recherche scientifique et respecter le bien-être animal. De plus, ceux-ci doivent, dans la mesure du possible, s'impliquer dans la conservation des espèces et de leurs habitats naturels par l'intermédiaire de projets et de sensibilisation du public [5].

1.5.2 Fonctionnement des programmes de conservation *ex situ* en Europe

L'Association Européenne des Zoos et Aquariums (EAZA) fut fondée en 1988 par des zoos européens bénévoles dans le but d'encourager la coopération entre les différents acteurs de la conservation. Elle permit la création de plans de collection régionaux, en particulier au travers de programmes d'élevage. Ces derniers désignent l'ensemble des individus d'une même espèce présents dans toutes les institutions membres de l'EAZA et sont classés suivant différents niveaux de gestion [6] :

- Les EESP (*European Endangered Species Program*) et les ESB (*European Stud-Book*) : il s'agit de programmes d'élevage spécifiques à une population captive d'espèce donnée. Les informations relatives à cette population sont répertoriées dans un registre généalogique ou *studbook*. Ces données sont utilisées par un coordinateur responsable pour réaliser des analyses démographiques et génétiques dans le but d'émettre des recommandations d'élevage. Depuis janvier 2018, les EESP et ESB sont réunies sous un même programme : l'"*EAZA Ex situ Program*" (EEP).
- Les MON-T : il s'agit de programmes d'élevages correspondant à un plus faible niveau de gestion. Leur but principal est de surveiller l'évolution de la population sans gestion particulière. Ils ne font pas l'objet de recommandations ni ne sont gérés par un coordinateur.

Depuis les années 90, ces programmes ont été placés sous la tutelle du *Taxon Advisory Groups* (TAG) qui réunit l'ensemble des *studbook keepers* d'espèces appartenant à un même taxon ainsi que d'autres experts tels des vétérinaires et des chercheurs, membres de l'EAZA ou d'autres organisations (UICN).

Un des principaux objectifs de la TAG est de développer un "*Regional Collection Plan*" (RCP) donnant des directives pour la gestion en captivité de la population de chaque espèce du taxon (EEP ou MON-T), les moyens mis en place et les objectifs.

Le responsable de chaque TAG (*TAG chair*) est nominé par le comité de l'EEP, chargé de conseiller les *TAG chair* et de contrôler le développement des stratégies de gestion *ex situ*.

1.5.3 Développement du programme d'élevage et conservation intégrée

Le Groupe de Spécialistes de la Planification de la Conservation (*Conservation Breeding Specialist Group* ou CBSG) a élaboré un plan de conservation intégrée : " *The One Plan Approach*") qui contourne la dichotomie *in/ex situ* [5].

Cette approche propose une planification intégrée de la conservation des espèces en tenant compte de l'ensemble des populations de l'espèce, existant à l'extérieur et à l'intérieur de son aire de répartition naturelle. En effet, les populations en captivité et sauvages ne sont souvent pas viables séparément et peuvent le devenir si elles sont gérées ensemble. Les population *in situ* et *ex situ* sont maintenant considérées comme des entités inter-connectées et communément appelées "méta-populations".

La gestion de la reproduction en captivité, qui est considérée comme la stratégie de conservation *ex situ* par excellence, vise à créer une population de réserve pour les espèces en voie de disparition ou même, parfois, pour les espèces disparues à l'état sauvage [46]. La réintroduction d'espèces dans leur habitat naturel est fortement contrôlée car celle-ci peut provoquer de vraies catastrophes écologiques en transmettant des maladies "de captivité" aux populations sauvages ou en diminuant la diversité génétique des populations autochtones [31].

Un tel plan permettra de veiller à ce que les communautés *in/ex situ* coopèrent dans les activités de gestion *ex/in situ* et que chaque espèce ait son propre plan intégré de conservation [13].

Idéalement, chaque espèce menacée devrait disposer d'un plan de conservation intégrée. Cependant, compte tenu de l'ampleur actuelle de perte de biodiversité, il est difficile d'élaborer des plans uniques pour chaque espèce menacée. Les zoos et aquariums doivent alors choisir avec précaution les espèces qu'ils détiendront dans un but de conservation, en tenant compte de l'espace et des ressources limitées. Ils doivent ainsi trouver un équilibre entre les besoins de conservation et les autres rôles essentiels pouvant être assumés par les espèces tels la valeur d'exposition, l'éducation du public ou la recherche scientifique.

Afin de faciliter la gestion intégrée des espèces, le CBSG de l'UICN, en collaboration avec les associations régionales de zoos et d'aquariums, ont élaboré un atelier de planification de la conservation, le ICAP (*Integrated Collection Assessment and Planning*) [13].

Ces ateliers sont structurés autour des cinq étapes décisionnelles suivant chaque programme d'élevage [47] :

- Compiler les données relatives à l'espèce (traits d'histoire de vie, taxonomie, facteurs liés à la démographie et génétique de l'espèce) ainsi qu'à sa fonction au sein de l'écosystème sous la forme d'un compte rendu, et réaliser une étude des menaces. Cette dernière a pour but d'identifier les menaces actuelles qui mettent en danger la survie de l'espèce, les contraintes augmentant sa probabilité d'extinction dans la nature et sa conservation.
- Attribuer les rôles que le programme d'élevage *ex situ* jouera dans la conservation globale de l'espèce. Ceux-ci ciblent certaines menaces mises en évidence lors de l'étude de l'espèce.
- Déterminer les caractéristiques et objectifs nécessaires aux populations *ex situ* pour remplir ces rôles (*e.g.* taille des populations, diversité génétique). Cette étape requiert une analyse démographique et génétique de la population *ex situ* considérée.
- Définir les ressources et le niveau d'expertise nécessaires à la gestion du programme, sa faisabilité et les risques associés.
- Définir la stratégie de gestion *ex situ* à adopter (EEP, MON-T) en tenant compte des bénéfices pour l'espèce, de sa probabilité de succès et des coûts et risques associés.

L'ICAP ne vise pas à remplacer un plan de conservation intégré, qui est beaucoup plus exhaustif, mais peut servir comme une première étape de réflexion autour des actions de conservation *ex situ* à mener.

L'ICAP d'une espèce fournit les priorités à prendre en compte pour sa conservation et la planification des collections par les zoos et aquariums. Il est également à l'origine de directives visant la conservation et le soutien des organisations *in situ*. Finalement, il permet l'intégration des acteurs *in/ex situ* avec la collaboration entre associations régionales de zoos et aquariums, des écologistes sur le terrain et des groupes de spécialistes de l'UICN.

Le premier atelier de l'ICAP a eu lieu en 2016 au sujet de 43 canidés et hyénidés [13].

1.6 Méthodes d'analyse de la viabilité d'une population captive

1.6.1 Problématique de la perte de diversité génétique et de la consanguinité en captivité

La diversité génétique est une des trois formes de biodiversité reconnues par l'UICN et mérite d'être conservée [48]. Celle-ci correspond au niveau d'hétérozygotie transmise par la population des fondateurs à la population captive. La population fondatrice est l'ensemble des individus issus de l'état sauvage à l'origine de la population captive [49].

Une diversité génétique élevée est nécessaire pour maintenir le processus évolutif naturel et pour permettre aux populations de s'adapter à leur environnement [50].

Cependant, le nombre d'institutions ainsi que l'espace disponible en leur sein constituent des ressources limitées, d'autant plus que le nombre d'espèces à protéger continue à augmenter.

Les populations conservées en captivité sont souvent de petite taille et assez fragmentées. Cette caractéristique est à l'origine d'un risque élevé de consanguinité. En effet, avec un faible nombre d'individus dans la population, le pool génétique est limité et tend vers l'homozygotie. Par ailleurs, les individus ne peuvent plus vraiment s'accoupler au hasard, ce qui augmente encore le risque de consanguinité [51]. La dérive génétique peut, finalement, aboutir à la diminution de la diversité génétique au sein des populations à faible effectif [52].

Les effets de la consanguinité et de la perte de diversité génétique dans une population peuvent être délétères à sa survie. D'une part, ils provoquent la perte du pouvoir reproducteur et du *fitness* des individus, pouvant être à l'origine d'une chute démographique [51].

D'autre part, la consanguinité peut entrainer la rétention d'allèles nuisibles au sein de la population [53]. Nous pouvons citer l'exemple du condor californien (*Gymnogyps californianus*) vivant en Amérique du Nord. En 1987, il ne restait que 27 individus vivants *in situ*. Quelques spécimens furent alors élevés en captivité dans un but de réintroduction et de renforcement de la population sauvage. Cependant, les reproductions aboutirent à la rétention, à une fréquence relativement élevée, d'un allèle récessif à l'origine de chondrodystrophie, étant une forme mortelle de nanisme [54].

La sélection des individus pour la reproduction *ex situ* peut être à l'origine d'une adaptation plus ou moins poussée de l'espèce aux conditions de captivité et cela peut entraîner, à son tour, un déclin du *fitness* de l'espèce assez rapide [55].

Par exemple, le crapaud de Majorque Midwife (*Alytes muletensis*) dispose de sa queue, qu'il développe pendant sa vie de têtard, comme d'un mécanisme de réaction et de défense face aux prédateurs [56]. Dans cette étude, après 9 à 12 générations élevées dans un programme de reproduction en captivité, la queue se développait plus lentement et d'une forme différente que celle des populations sauvages ou des individus élevés en moins de générations. Cela rendait les crapauds plus vulnérables aux prédateurs et, donc, ne permettait pas leur réintroduction.

Par ailleurs, les populations isolées disposent d'un patrimoine génétique particulier leur ayant permis de survivre dans un environnement donné. Un apport d'un nouveau pool génétique par des croisements externes avec une autre population de la même espèce pourrait aboutir à des phénotypes ne permettant pas la survie dans cet environnement [57].

Ainsi, dans cette étude, les chercheurs ont croisé par fertilisation artificielle une grande population de grenouilles (*Rana temporaria*) avec une petite population homologue isolée et séparée de 130 km. Ils purent alors évaluer l'impact des croisements externes sur le *fitness*. Les croisements entre les femelles de la grande population et les mâles de la petite aboutirent à des têtards beaucoup plus petits et présentant un plus grand nombre de malformations que les têtards issus des croisements entre individus de la grande population. Les transferts et les introductions d'individus au sein d'une population assez éloignée génétiquement doivent donc être effectués avec prudence.

Il existe, néanmoins, des populations menacées d'extinction et dont la seule survie dépend de la réintroduction de nouveaux individus au sein de la population sauvage [58]. Nous pouvons citer le cas de la population du crapaud à crête de Puerto Rico (*Pettophryne lemur*) composée uniquement d'une population sauvage basée dans la côte sud de Puerto Rico et de deux populations captives fondées par des animaux provenant des côtes nord et sud. Après des analyses génétiques des trois populations il fut recommandé de créer une troisième colonie captive issue d'un croisement de crapauds des côtes nord et sud. Cette colonie pourrait ainsi préserver les composants génétiques de la population de la côte nord et être une source d'individus dans le cas où la population de la côte nord venait à disparaître.

Afin de limiter la perte de diversité génétique et les phénomènes qui en découlent, il a été établi que les populations captives doivent maintenir un minimum de 90% de diversité génétique sur 100 à 200 ans[46]. Le principal défi de la gestion génétique des populations captives d'espèces menacées est donc d'instaurer une gestion explicite qui permette de minimiser l'adaptation génétique à la captivité afin de maximiser le succès de la réintroduction tout en évitant de modifier le phénotype des populations sauvages [59].

Il est alors nécessaire d'effectuer des analyses génétiques des populations captives afin d'évaluer leur viabilité. Il existe pour cela des méthodes de génétique moléculaire qui permettent de caractériser et mesurer précisément la diversité génétique au sein d'une population. Cependant, cela n'est pas toujours réalisable dans la pratique faute de moyens et de données.

Il est alors possible d'estimer la diversité génétique et le taux de consanguinité d'une population à partir de son *pedigree* et à l'aide d'outils mathématiques d'analyse génétique [52].

1.6.2 Viabilité d'une population

L'élaboration des programmes d'élevage et l'accomplissement des objectifs demandés se basent sur des analyses de viabilité des populations captives [60]. Ces analyses sont réalisées à partir du livre généalogique ou *studbook*, qui cumule toutes les données relatives aux individus du programme d'élevage.

Cette méthode vise à maintenir une population démographiquement stable ainsi qu'à minimiser la perte de diversité génétique [61]. Les différents critères de viabilité auxquels doivent répondre les populations sont : un effectif minimal de 100 à 200 individus, un taux de croissance supérieur à 1, 100% de *pedigree* connu et un nombre minimal de 20 à 50 fondateurs [9, 10, 62].

Ces critères sont calculés à partir d'une analyse démographique et génétique de la population basée sur le livre généalogique de l'espèce.

1.6.3 Analyse génétique d'une population à partir de son *pedigree*

La gestion génétique des populations captives est essentielle à leur viabilité à long terme. Les stratégies de gestion basées sur la connaissance du *pedigree* grâce à la mise en place d'un livre généalogique sont très efficaces pour permettre la rétention d'une diversité génétique élevée au sein d'une population [63].

Une des stratégies les plus utilisées consiste à calculer le coefficient d'apparentement moyen de chaque individu "*Mean Kinship*" (MK) et à sélectionner comme individus reproducteurs ceux à MK le plus faibles. Cela permet le croisement des individus les moins apparentés et donc de maintenir une diversité génétique élevée. De la même façon, les individus à MK élevé doivent être exclus de la reproduction [64].

Cependant, même avec une gestion génétique irréprochable, la taille des populations captives est souvent trop faible pour éviter la dérive génétique et donc la perte de diversité génétique. Une population de moins de 100 individus serait forcément sujette à la dérive génétique [65].

Outre l'importance de l'effectif, il est nécessaire de disposer d'au moins 90% du *pedigree* de la population étudiée [63]. Une méconnaissance de 5% des parentés ne dégrade pas vraiment la qualité de l'analyse génétique de l'ensemble de la population. Si plus de 10% des parents sont inconnus, il vaut mieux baser l'analyse génétique sur la portion de la population à *pedigree* connu car les MK sont calculés à partir d'une matrice basée sur tous les croisements aléatoires possibles entre les individus.

Cette méthode de gestion basée sur l'apparenté génétique moyenne d'une population permet une estimation indirecte de la diversité génétique et de la consanguinité dont la qualité dépend directement de celle du *studbook*. De plus, la véritable valeur de la diversité génétique de la population fondatrice et donc celle des générations suivantes est une donnée inconnue.

Par ailleurs, cette méthode ne donne pas d'informations relatives aux allèles rares, ni le pourcentage d' homozygotie ou d' hétérozygotie présents au sein de la population. Un individu portant un allèle rare mais ayant un MK élevé pourrait ainsi être écarté de la reproduction et l'allèle serait perdu.

Il est donc intéressant de combiner l'analyse génétique basée sur *pedigree* et celle utilisant des marqueurs moléculaires afin de compléter les données inconnues du livre généalogique, de connaître la valeur exacte de la diversité génétique de la population fondatrice et d'évaluer la présence d'allèles rares dans la population [66].

Dans le cadre de cette thèse nous étudierons la viabilité et l'importance de la conservation d'une population de macaques de Tonkean (*Macaca tonkeana*) importée des îles Sulawesi en Europe en 1972.

Chapitre 2

Étude de cas : l'espèce *Macaca tonkeana*

2.1 Origine, évolution et caractéristiques biologiques de *M. tonkeana*

Le macaque de Tonkean (*Macaca Tonkeana*, Meyer 1899) est un grand primate au pelage sombre (Figure : 1) occupant la région centrale de l'île indonésienne de Sulawesi autrefois dénommée Célèbes [67].

FIGURE 1 – Macaque de Tonkean [© T. Bresson, 2009]

2.1.1 Classification du genre *Macaca*

Taxonomie du macaque de Tonkean

D'après la classification moderne, proposée dans le livre de référence "*Mammal Species of the World*" publié en 2005 par Wilson et Reeder [68] le macaque de Tonkean appartient à l'embranchement des *Chordata*, à la classe des Mammifères et à l'ordre des primates. Au sein des primates, il est classé dans le sous-ordre des *Haplorhiniens* caractérisés par la présence d'un nez à la place d'une truffe ainsi que par la perte des vibrisses. Il se trouve ensuite dans l'infra-ordre des *Simiformes* ou *Simiens* dont la racine latine signifie "à forme de singe". Consécutivement, le micro-ordre accueillant cette espèce est celui des *Catarhiniens*.Il s'agit d'un clade de primates simiformes regroupant les espèces traditionnellement désignées comme étant les singes de l'Ancien Monde. Au sein de ce clade, *M. tonkeana* appartient à la famille des *Cercopithécidés* caractérisée par l'attribut d'une queue non préhensile, puis, à la sous-famille des Cercopithécinés caractérisée par la présence d'abajoues et le développement de callosités fessières. Enfin, cette espèce appartient au genre Macaca caractérisé par une queue de taille réduite, presque inexistante.

Origine et classification du genre *Macaca*

Les premières traces de l'existence du genre *Macaca* datent d'environ 11 millions d'années, et ont comme origine le nord-ouest de l'Afrique. Leur dispersion hors du continent africain date d'environ 7 milliards d'années. Après le genre *Homo*, le genre *Macaca* est celui qui a la plus grande étendue géographique parmi l' ordre des primates. Ce genre est surtout présent dans les zones tropicales et tempérées d'Asie et d'Afrique du Nord [69].

Les données fossiles indiquent que les macaques ont colonisé l'Eurasie il y a 5 à 6 millions d'années via le Proche-Orient [70]. Ils se sont ensuite diversifiés en plusieurs lignées qui furent identifiées à partir de données morphologiques [70] et de phylogénie moléculaire [71].

Il existe actuellement 22 espèces appartenant au genre *Macaca*, réparties sur plusieurs lignées. On distingue trois lignées principales, correspondant à trois vagues de dispersion au sein de l'Asie : *Silenus*, *Sinica* et *Fascicularis*.

La lignée *Silenus* a une répartition géographique assez disséminée ce qui indique une dispersion précoce à partir du continent Africain. Seul le macaque à queue de cochon (*M. nemestrina*) possède une grande aire de répartition. Par ailleurs, le macaque à queue de lion (*M. silenus*) occupe les forêts du sud de l'Inde. Les autres espèces de cette lignée, dont *M. tonkeana*, habitent dans les îles de Sulawesi et de Mentawai [69] (Figure : 2).

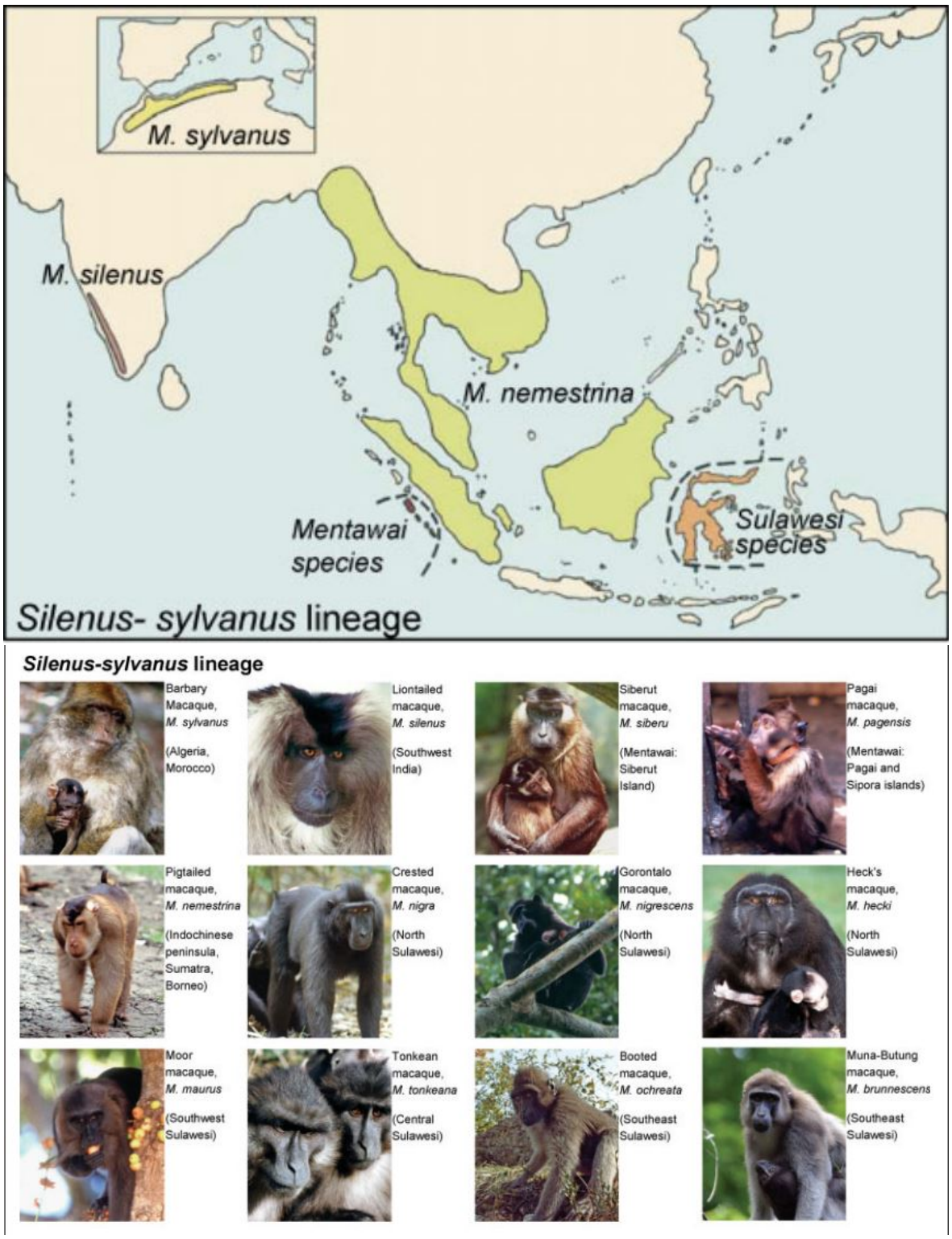


FIGURE 2 – Carte de répartition et espèces de la lignée *Silenus* [69]

La lignée *Sinica* a une distribution plus homogène que *Silenus*, localisée au sud de l'Asie. Il s'agirait de la deuxième lignée à s'être dispersée. Quatre de ses espèces habitent des zones tropicales et sub-tropicales continentales tandis que la cinquième espèce, le macaque à toque (*M. sinica*) vit au Sri Lanka [69] (Figure : 3).

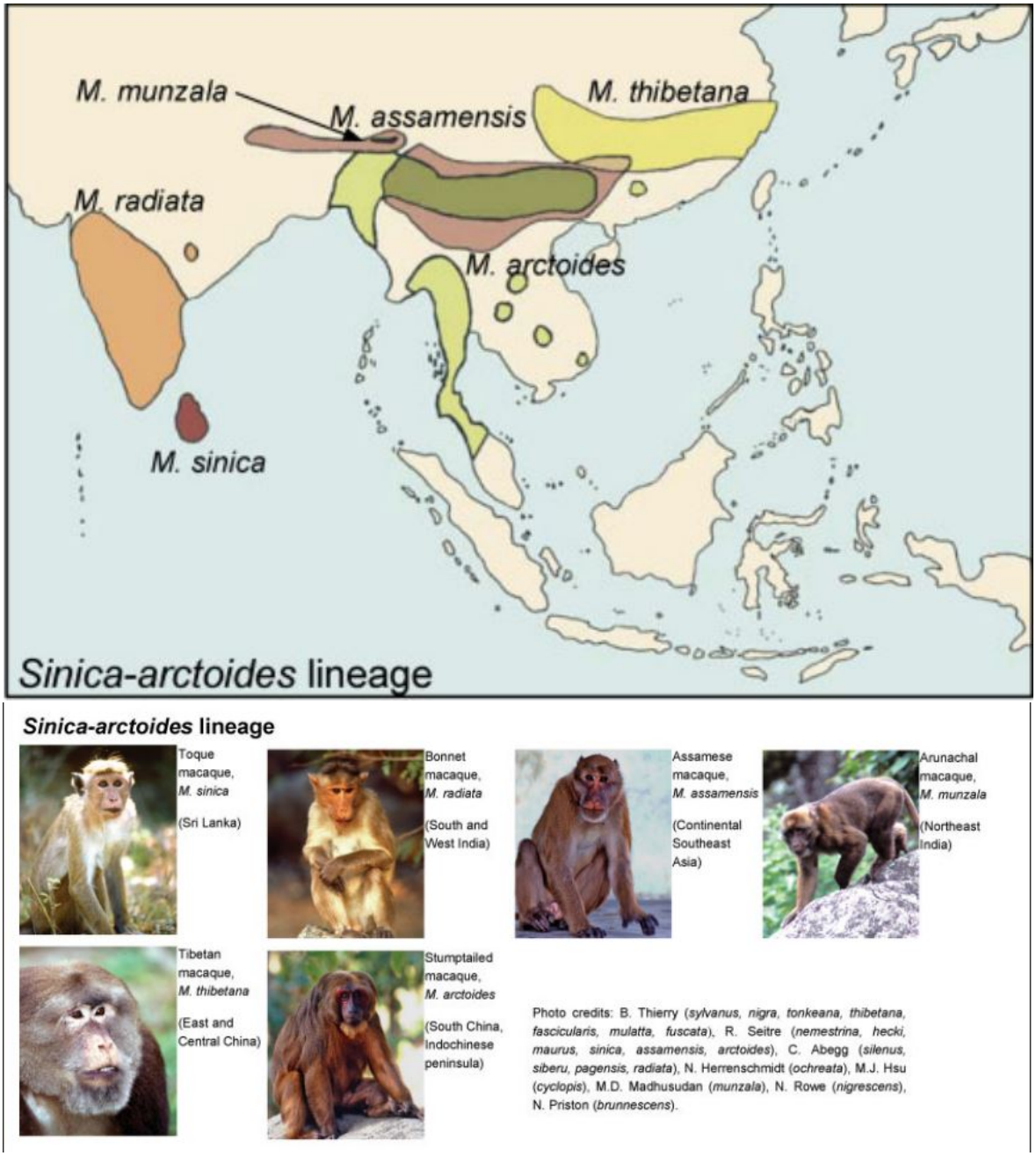


FIGURE 3 – Carte de répartition et espèces de la lignée *Sinica* [69]

Finalement, la lignée la plus répandue et qui présente la plus grande aire de distribution est la lignée des fascicules *Fascicularis* qui serait la troisième lignée à s'être dispersée. Trois des espèces de cette lignée se trouvent en dans les régions tempérées et sub-tropicales d'Asie. Le macaque à queue longue (*M. fascicularis*) est présent dans les régions équatoriales [69] (Figure : 4).

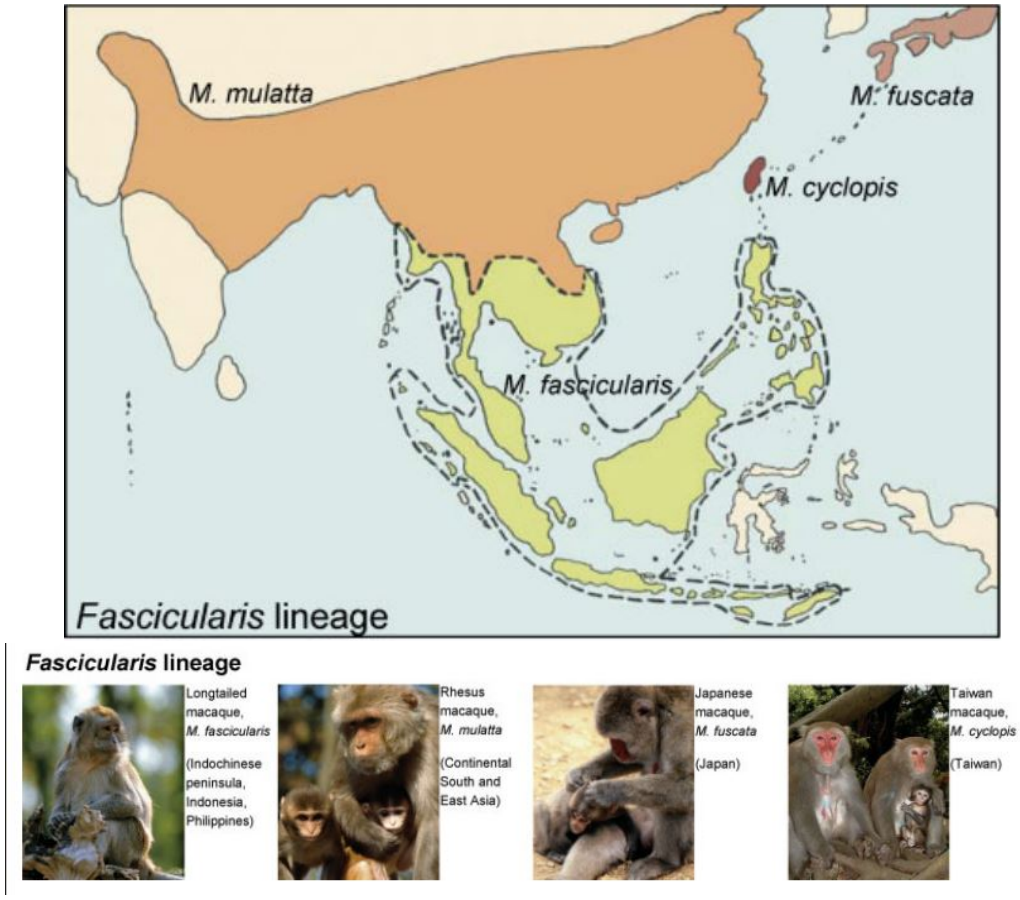


FIGURE 4 – Carte de répartition et espèces de la lignée *Fascicularis* [69]

La position taxonomique du macaque de Barbarie (*M. sylvanus*) et du macaque à face rouge (*M. arctoides*) est toujours source de débat. En effet, le macaque de Barbarie (*M. sylvanus*) qui occupe les forêts montagneuses d'Afrique du Nord est le taxon le plus ancien du genre *Macaca*. Il est également classé comme étant le seul membre de sa propre espèce [70] ou comme appartenant à la lignée *Silenus-sylvanus* [72]. Par ailleurs, le macaque à face rouge (*M. arctoides*) peuplant les forêts persistantes de l'Asie du Sud, est classé soit comme membre d'une espèce à part [72, 73], soit inclus dans la lignée des *Sinica-arctoides* [70].

2.1.2 Situation géographique de Sulawesi

Sulawesi est une île indonésienne située à 300 kilomètres à l'est de Bornéo, à 600 kilomètres au sud des Philippines, à 200 kilomètres à l'ouest des Moluques et au nord-est de Java. Ses coordonnées géographiques sont : latitude de 1°, 15', 0 Nord et longitude 124°, 49', 59 Est. Il s'agit de la quatrième plus grande île du pays et de la 12ème plus grande île du monde avec une superficie de 189 035 km^2.

Cette île comporte quatre péninsules : la péninsule de Minahasa au nord, la péninsule orientale, la péninsule méridionale et la péninsule du sud-est. Ces péninsules n'ont pas beaucoup de rapports géographiques, en effet, le centre de l'île est formé de montagnes escarpées couvertes d'une forêt tropicale dense et ne permet pas l'existence de corridors écologiques entre elles.

Java, Sumatra et Bornéo auraient été reliées l'une à l'autre ainsi qu'au continent de l'Asie du Sud-Est lors d'une période glaciaire. En effet, ces trois îles se trouvent sur le plateau de la Sonde [15]. Il semblerait, néanmoins, que du fait de l'importante activité tectonique, Sulawesi n'aurait jamais été reliée au plateau de la Sonde, ce qui explique sa faune particulière et si différente de celle des autres îles aujourd'hui voisines [74].

Sulawesi possède quatre grands parcs nationaux : le parc national marin de Bunaken, le parc national Bogani Nani Wartabone, le parc national de Lore Lindu et le parc national de Bantimurung [74].

2.1.3 Les principaux macaques de Sulawesi et leur répartition

D'après Fooden, il existerait sept espèces de macaques à Sulawesi, qui proviendraient d'une population ancestrale liée à *M. nemestrina* [16]. Celui-ci est présent à Bornéo mais reste introuvable à Java, même sous forme de fossile.

Pendant l'ère du Pléistocène, cette population ancestrale serait arrivée à Sulawesi, qui constituait à l'époque un archipel et non une île, à partir de Bornéo, par le détroit de Makassar, lors des marées basses (Figure : 5). Elle se serait alors divisée en sept espèces dans des îles respectives, loin de l'espèce la plus primitive, *M. tonkeana*, habitant la partie centrale de l'île actuelle (Figure : 6). L' hypothèse du lien d'apparenté avec *M. nemestrina* reste discutable de part le comportement très différent de ces différents macaques. *M. nemestrina* est une espèce dont le lien social est peu développé alors

que chez *M. nigra* et *M. tonkeana*, le lien social est très marqué. En effet, il existe de multiples comportements visant à conforter la cohésion du groupe[75].

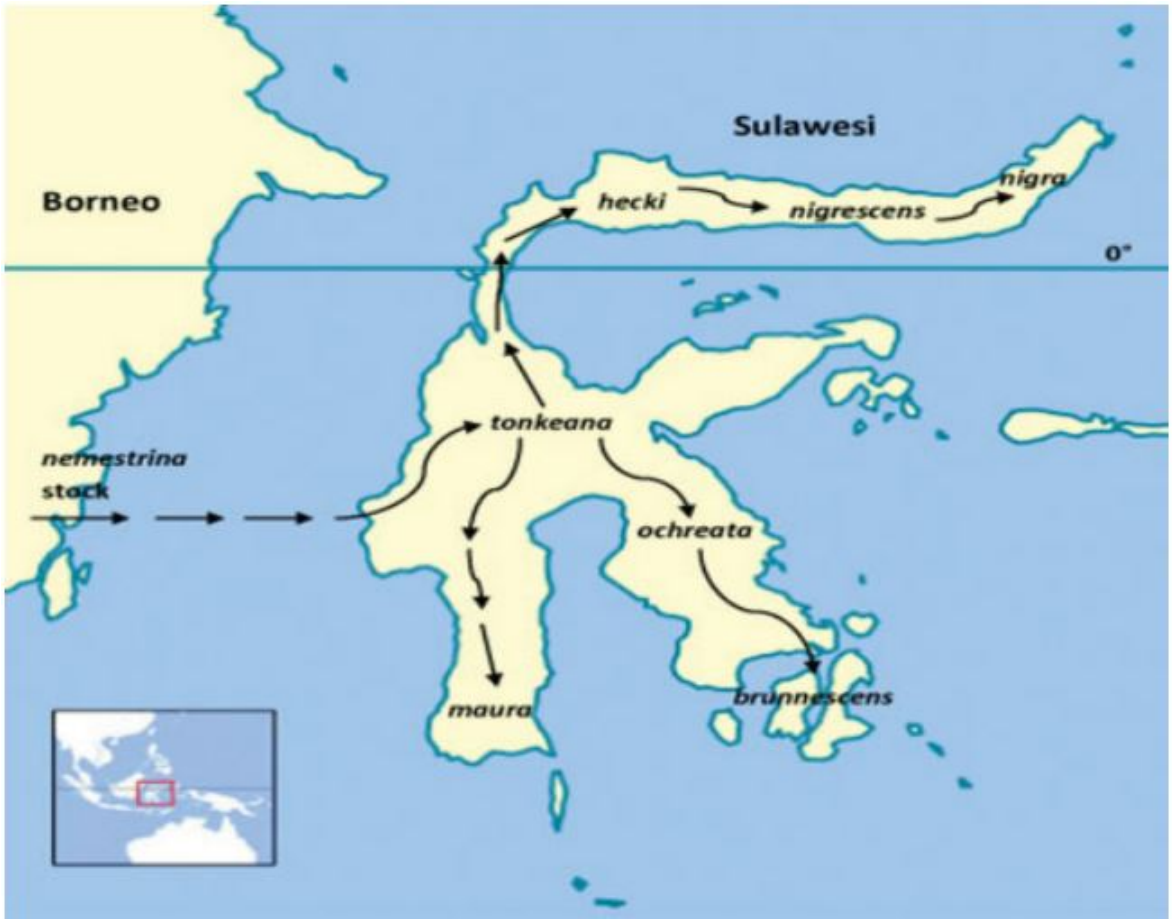


FIGURE 5 – Carte montrant l'hypothétique migration et dispersion des macaques de Sulawesi [16, 76]

A partir de données morphologiques, dont l'aspect de la région glutéale, les callosités ischiatiques et la fourrure de l'arrière train, Fooden [16] différencie sept espèces de macaques existant à Sulawesi : *M. maurus*, *M. nigra*, *M. tonkeana*, *M. hecki*, *M. nigrescens*, *M. brunnescens* et *M. ochreata* (Figure : 6). *M. tonkeana* serait l'espèce la plus proche de *M. nemestrina* de part sa proximité de Bornéo, son installation au centre de l'île et ses caractères morphologiques primitifs.

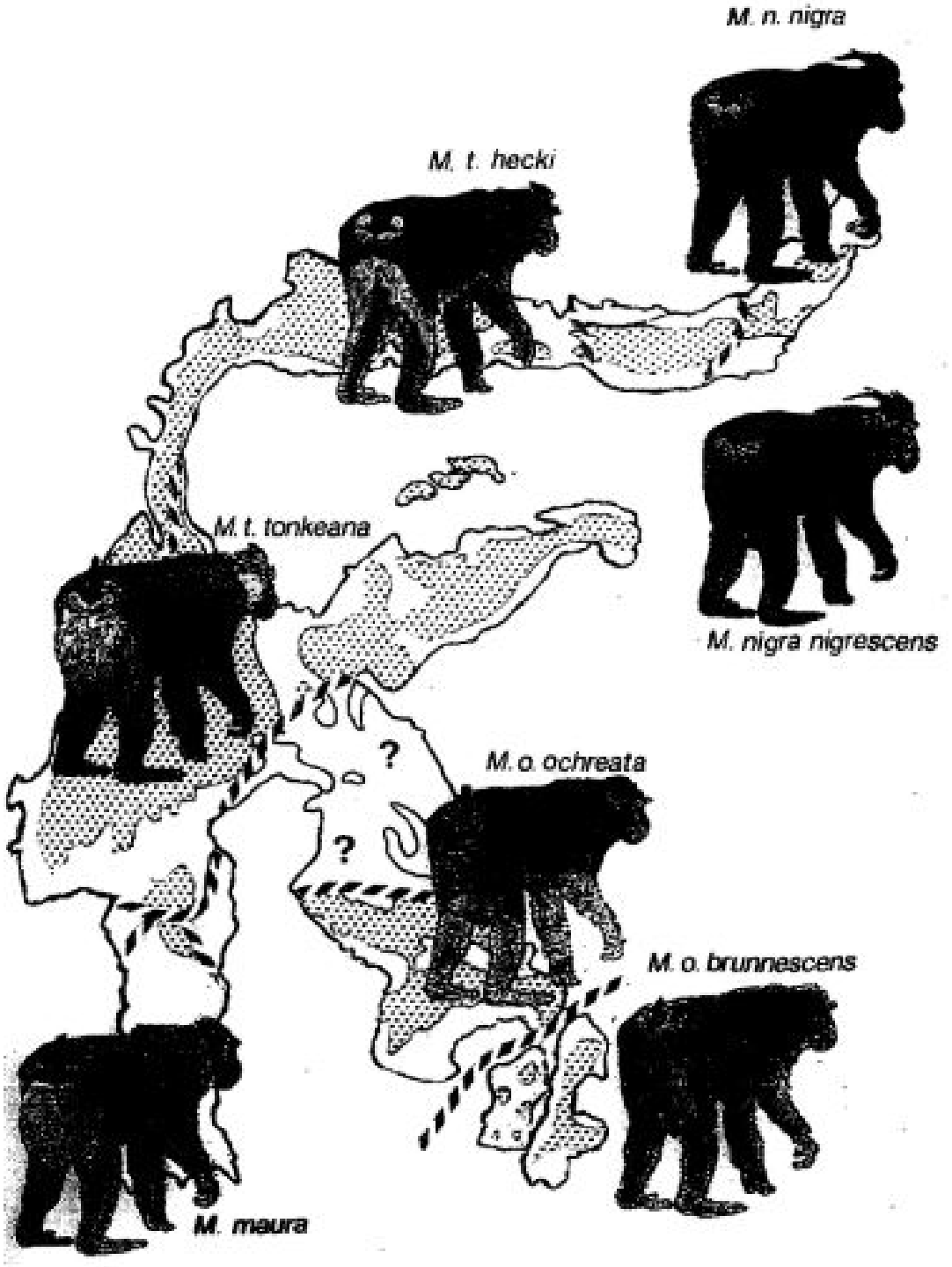


FIGURE 6 – Carte de répartition des sept espèces distinguées par Fooden selon la localisation approximative des zones forestières dans les années 60 [16]

Cependant, Groves [15] soutient que les ancêtres des macaques présents sur l'île auraient pu atteindre Sulawesi par le sud, grâce à un pont entre Java et Sulawesi qui aurait disparu rapidement. Il distingue quatre espèces de macaques : *M. maurus*, *M. nigra*, *M. tonkeana* et *M. hecki* ; ainsi que trois sous-espèces : *M. nigrescens*, *M. brunnescens* et *M. ochreata*.

Les macaques de Sulawesi sont peu menacés par des prédateurs et disposent de ressources alimentaires suffisantes, ce qui, d'après Fooden et Lanyon [77], s'est traduit par une évolution lente, caractéristique de celle de la faune insulaire. Cela explique leur variabilité génétique réduite et l'existence de certains allèles inexistants chez d'autres macaques. Les macaques de Sulawesi forment donc un modèle d'étude intéressant pour la phylogénie des macaques.

2.1.4 Description morphologique du macaque de Tonkean

Description générale

Le macaque de Tonkean est un primate d'environ un mètre de hauteur, à la carrure trapue et au pelage brun foncé à noir. Il possède un pelage plus clair sur le torse, l'abdomen, la face intérieure des membres et la croupe. Une petite crête de poils se trouve au sommet du crâne (Figure : 7). Sa queue est presque vestigiale, se réduisant à quelques centimètres de longueur, ne lui permettant pas un mode de vie entièrement arboricole. Le dimorphisme sexuel est très marqué (Figure : 11), les mâles pouvant atteindre les 20 kg et les femelles ne dépassant presque pas les 12 kg. Les canines sont très développées chez le mâle.

FIGURE 7 – Groupe de macaques de Tonkean [© P. Straub]

Anatomie comparative de Fooden

Fooden distingua sept espèces de macaques de Sulawesi après une étude comparative de certains caractères morphologiques : le crâne, la longueur de la queue et les particularités de l'arrière-train. Le macaque de Tonkean possède un crâne de taille conséquente avec un rostre particulièrement long. Les arcades supraorbitaires sont proéminentes alors que les arcades supramaxillaires sont peu développées [16].

M. tonkeana possède une queue de 3 à 5 cm, un peu plus longue que celle des autres macaques de Sulawesi. La queue tend à disparaître chez lez lignées plus récentes. Il s'agit donc d'un caractère primitif que partage *M. tonkeana* avec l'ancêtre commun des macaques de Sulawesi [16].

En ce qui concerne les particularités de l'arrière-train, on distingue la forme de la région glutéale et des callosités ischiatiques ainsi que la fourrure de la croupe. Le macaque de Tonkean présente des muscles fessiers peu développés et ses callosités ischiatiques sont ovales. Celles-ci sont unies chez le mâle et séparées par la vulve chez la femelle. La fourrure de la croupe est plus claire et se distingue nettement du reste du pelage. *M. nigra* présente des callosités ischiatiques davantage séparées et il n'existe pas de zone distincte de fourrure claire. Chez *M. maurus*, cette zone claire est plus petite et moins bien définie [16] (Figure : 8).

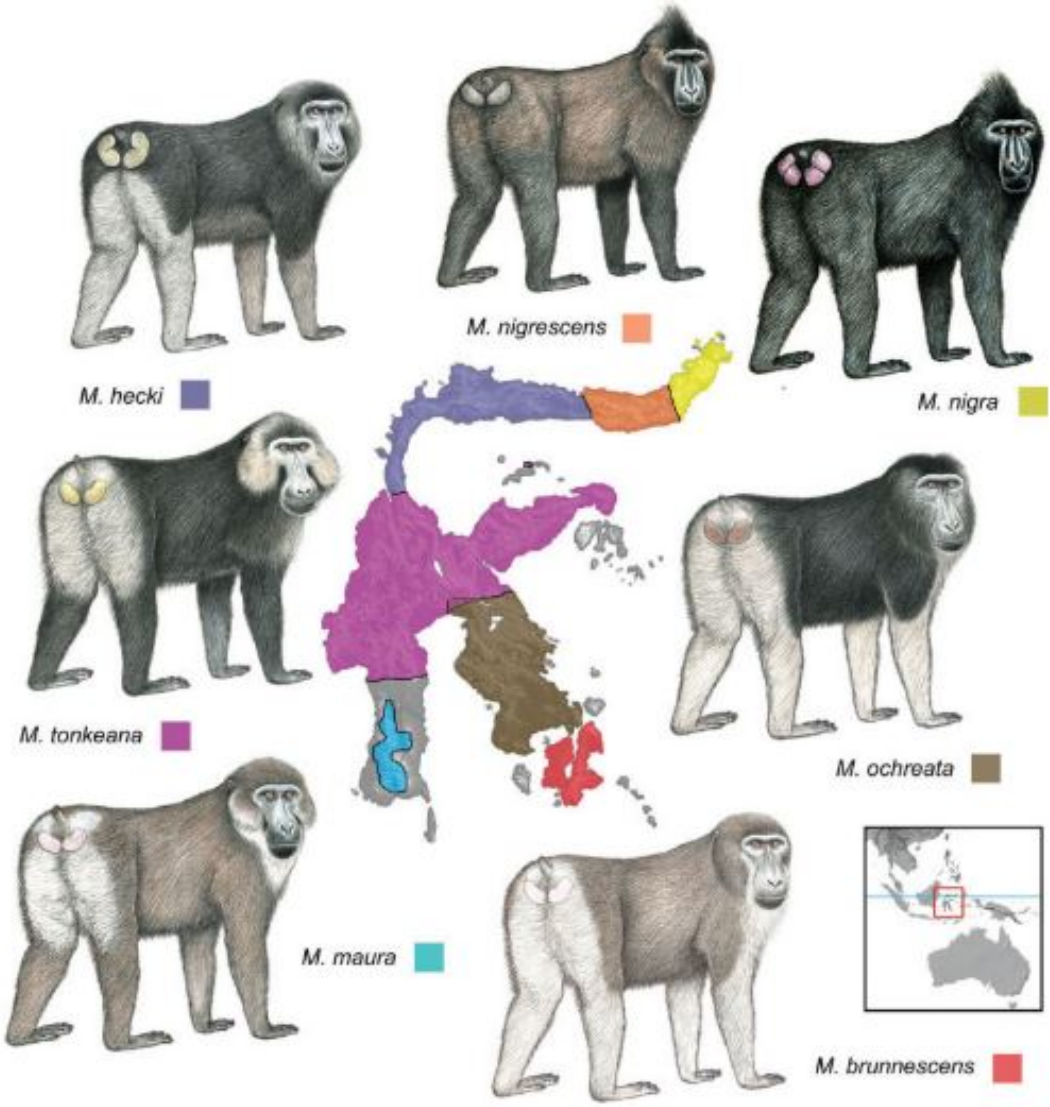


FIGURE 8 – Distribution et diversité des macaques de Sulawesi [76]

2.1.5 Description de l'habitat

Le macaque de Tonkean occupe actuellement la partie centrale de Sulawesi, le sud de Latimojong, le sud-ouest des hautes terres des Toraja (où elle s'hybride avec *M. Maura*), le sud-est de la région des lacs de la péninsule sud-est, et le nord-ouest de l'isthme entre Palu et Parigi (où il s'hybride avec *M. hecki*) [19] (Figure : 9).

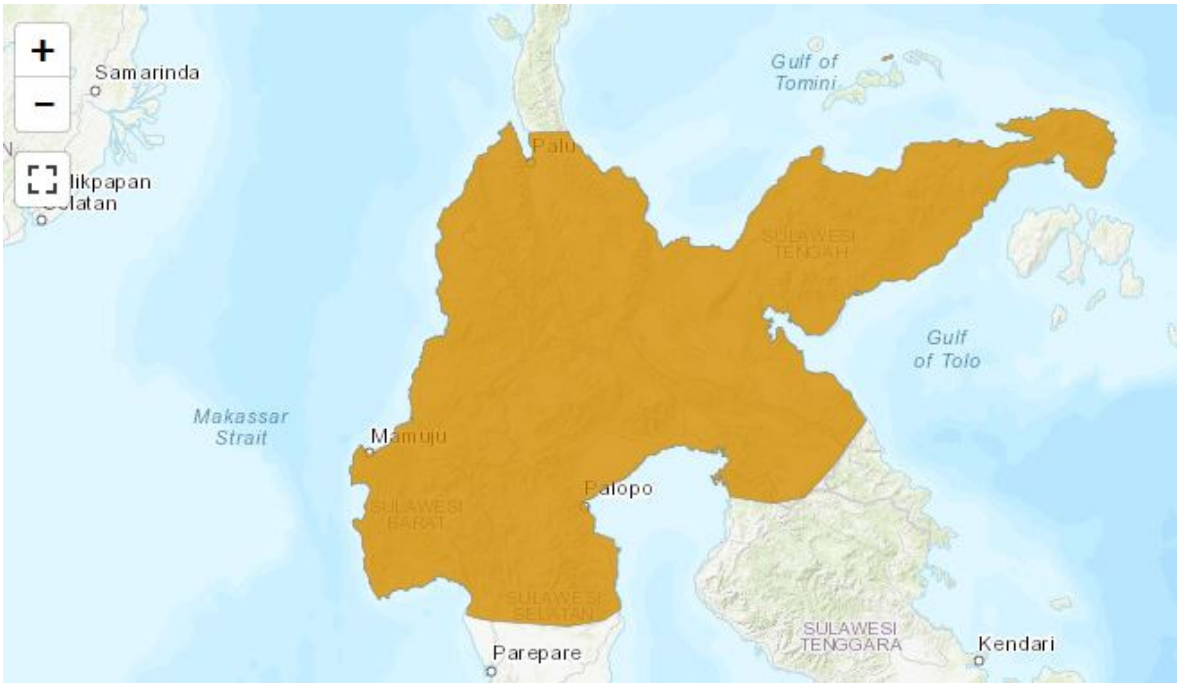


FIGURE 9 – Aire de répartition du macaque de Tonkean en 2019 [19]

C'est un animal semi-terrestre (disparition de la queue). On le retrouve dans les forêts humides de montagne ou de plaine, du niveau de la mer à 2000 m d'altitude [19].

Les activités sociales et de repos sont réalisées dans les zones de haute altitude ou les zones à végétation dense, tandis que les activités de recherche alimentaire ont lieu dans des zones à densité végétale faible, le plus souvent au sol [78]. *M. tonkeana* peut néanmoins s'approcher des habitations humaines et des champs cultivés pour y trouver de la nourriture [19].

2.1.6 Régime et comportement alimentaire du macaque de Tonkean

Le macaque de Tonkean est principalement frugivore, il est secondairement insectivore et se nourrit occasionnellement de feuilles immatures, de tiges et de plantes en floraison [79]. Ce macaque possède un comportement de alimentaire intéressant. Il est notamment capable d'adapter sa recherche alimentaire par inspection et/ou visuelle de l'intérieur de ses congénères [80, 81]. Il peut ainsi associer une source alimentaire à une odeur buccale d'un autre macaque et, également, trouver un site alimentaire après avoir vu faire un autre congénère. Ce comportement est assez commun des espèces vivant en groupes sociaux et permet d'économiser l'énergie dépensée à une recherche alimentaire individuelle [82].

De plus, le macaque de Tonkean peut se servir d'outils pour obtenir et faciliter sa prise de nourriture. Lors d'une étude réalisée sur la population de *M. tonkeana* située au Centre de Primatologie de Strasbourg en 1985, [33], un groupe de macaques a eu la possibilité d'utiliser une tige en métal pour obtenir du miel qui était hors de portée de manière directe. Deux mâles sub-adultes apprirent spontanément à utiliser cette tige pour atteindre le miel (Figure : 10).

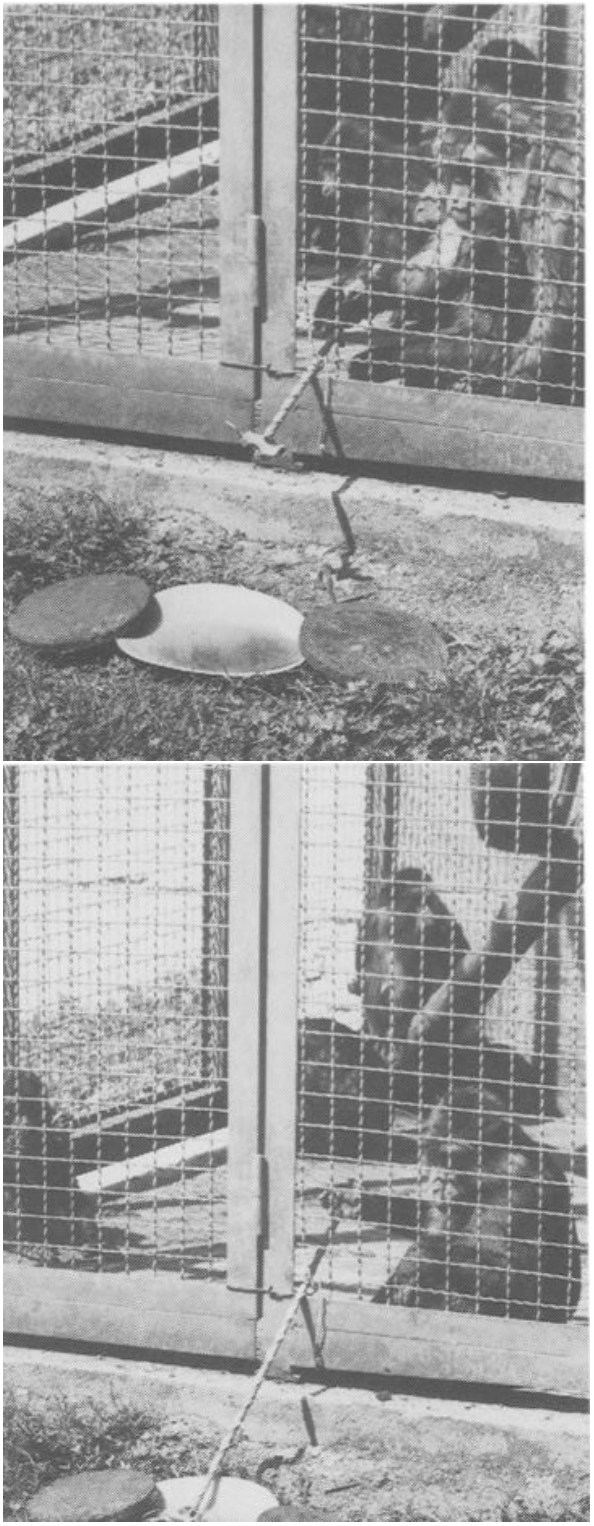


FIGURE 10 – Un macaque de Tonkean mâle sub-adulte utilisant une tige en métal pour obtenir du miel [33]. Le mâle sub-adulte ("Gogo") pousse la tige vers la plaque de miel, ses actions sont surveillées de près par sa mère ("Gaudeama") et son frère ("Galaad").

Une autre étude réalisée en 1982, sur le même groupe de macaques de Tonkean appuie cette observation. En 1982, Bayart [83] rapporte en effet l'utilisation intéressante d'outils par un adulte de 17 ans. Ce macaque insérait des brins d'herbes ou une tige de plante dans ses narines afin de récupérer le mucus et le lécher.

Finalement, dans une étude réalisée sur ce groupe de Tonkeans, Ducoing et Thierry démontrèrent qu'entre deux leaders, celui qui était le moins informé avait tendance à suivre celui qui était le plus informé sur les lieux de recherche alimentaire intéressants [84].

Les macaques de Tonkean peuvent ainsi s'adapter plus facilement à leur environnement en collaborant entre eux et optimiser leur prise de nourriture par l'utilisation d'éléments disponibles dans le milieu.

2.1.7 Reproduction du macaque de Tonkean

Caractéristiques morphologiques de l'appareil génital mâle et femelle

L'appareil génital mâle est une des caractéristiques utilisées pour distinguer les sept macaques de Sulawesi [72]. Chez le macaque de Tonkean, le gland du pénis a la forme d'un casque, il est subdivisé en deux lobes et est nettement séparé du corps du pénis. Le baculum est légèrement plus court et mince que celui des autres macaques de Sulawesi et ressemble à celui de *M. nemestrina* [16].

La femelle macaque de Tonkean présente des changements morphologiques de la région ano-génitale au cours du cycle sexuel. Un gonflement progressif accompagné d'une coloration rouge de la peau débute lors du premier jour du cycle sexuel [16] (Figure : 11).

FIGURE 11 – Dimorphisme sexuel du macaque de Tonkean, femelle à gauche et mâle à droite [© B. Thierry]

Variations des caractéristiques morphologiques sexuelles

Aucune donnée concernant le cycle sexuel du macaque de Tonkean n'était disponible avant les études réalisées par Thierry et al. de 1982 à 1994, [85].

D'après les observations réalisées par Thierry et al. [85], les femelles atteignent leur maturité sexuelle vers l'âge de quatre à cinq ans. Chez les jeunes femelles, seule la zone entre l'anus et la base de la queue gonfle et devient rouge. Avec l'âge, la tumescence devient plus importante et englobe la queue, la région circumanale et les callosités ischiatiques. L'apparition, quelques jours avant ou après le début du gonflement génital, de deux zones de tumescence sous la fourrure, au niveau de la croupe, de part et d'autre de la colonne vertébrale, est une caractéristique de l'espèce *M. tonkeana*.

Le gonflement de la région génitale se fait graduellement sur plusieurs jours. Après avoir atteint un stade de tumescence maximal, la zone dégonfle en moins d'une journée. Avec l'âge, la morphologie de la région fessière de la femelle se déforme de manière permanente et devient rose.

A l'âge de 14 à 17 ans, la différence entre les états tumescent et non tumescent est moins marquée et les "bosses" sur la croupe fusionnent progressivement pour former une sorte de "couronne".

A partir de 17 ans, la régression du gonflement génital ne se fait plus aussi rapidement, il n'est donc plus possible d'enregistrer, de façon fiable, le jour de détumescence chez une femelle âgée.

A partir de 30 ans, le gonflement devient peu visible et difficilement détectable même si la femelle n'est pas encore ménopausée [85].

Caractéristiques du cycle sexuel et de gestation

D'après l'étude de Thierry et al. [85], les premiers cycles sexuels apparaissent vers l'âge de 4 ans. Les mâles ne sont sexuellement attirés par la femelle que quatre mois après le premier cycle, suggérant que les premiers cycles sexuels pourraient être anovulatoires. Le cycle ovarien a une durée estimée de 34 à 41 jours, ce qui correspond à l' intervalle de temps entre deux gonflements consécutifs de la zone génitale ou entre deux cycles menstruels.

La ménopause semble avoir lieu de 27 à 30 ans, les menstruations s'y font plus rares et irrégulières et le mâle arrête de fréquenter la femelle.

La durée de gestation est d'environ 6 mois. Les femelles donnent naissance à un seul petit qui reste auprès d'elle pendant environ un an. Il n'y aurait pas de naissances après 25 ans [85].

Le comportement sexuel

Le macaque de Tonkean ne présente pas une reproduction saisonnière. Les femelles peuvent être cyclées toute l'année.

Outre les variations morphologiques de la région ano-génitale, les femelles émettent une vocalisation particulière durant la période reproductive [86]. Enfin, les signaux olfactifs consistent en une exploration de la région ano-génitale de la femelle par le mâle, par flairage ou léchage [87].

La réponse à ces stimuli est l'accouplement des individus mâles et femelles. La monte peut être initiée par le mâle en soulevant l'arrière train de la femelle ou par la femelle qui présente l'arrière-train au mâle [88]. Le consort, c'est à dire, la période d'activité sexuelle durant laquelle le mâle et la femelle se côtoient dure environ une semaine [85].

Les variations hormonales jouent un rôle prépondérant dans le comportement sexuel de la femelle qui indique ainsi au mâle, le moment le plus propice à la fécondation. Celui-ci répond à ces signaux en réalisant des montes avec éjaculation à fréquence élevée pendant la période péri-ovulatoire qui dure de 2 à 3 jours [88]. L'attractivité de la femelle permettrait de sélectionner le "meilleur mâle" puisqu'un seul mâle est préférentiellement en consort avec les femelles adultes, même si l'accès à la reproduction est possible pour d'autres mâles avec des montes occasionnelles.

La longue période de consort malgré l'aptitude du mâle à repérer assez précisément l'ovulation, serait un moyen efficace d'assurer le succès reproducteur des individus. Le macaque de Tonkean possède donc un comportement sexuel intermédiaire entre le consort exclusif à un seul mâle et la promiscuité [88].

2.1.8 Particularités comportementales et mode de vie en société

Le macaque de Tonkean est un animal sociable qui vit en groupes d'une dizaine d'individus. A la différence d'une majorité d'autres espèces de primates, le macaque de Tonkean possède des comportements particuliers visant à renforcer les liens sociaux entre les individus.

L'étude de l'aptitude à la réconciliation lors d'un conflit est un outil de comparaison des relations sociales entre les différentes espèces de macaques. La réconciliation est définie comme un contact positif entre les individus survenant après un conflit. L'analyse des comportements d'agression et de réconciliation a montré l'existence de modèles très différents chez les différentes espèces de macaques de Sulawesi. Elles ont ainsi été classées selon une échelle de quatre grades en fonction de leur tolérance sociale [69] :

- GRADE 1 : macaque rhésus (*M. mulatta*), macaque japonais (*M. fuscata*)
- GRADE 2 : macaque crabier (*M. fascicularis*), macaque à queue de cochon (*M. nemestrina*)
- GRADE 3 : macaque à face rouge (*M. arctoides*), macaque de Barbarie (*M. sylvanus*), macaque à queue de lion (*M. silenus*), macaque à bonnet (*M. radiata*)
- GRADE 4 : macaque de Tonkean (*M. tonkeana*), macaque des Célèbes (*M. maura*), macaque noir (*M. nigra*)

Le macaque de Tonkean a été classé dans le "grade 4". Il s'agit donc d'une des espèces de macaques les plus tolérantes. La majorité de leurs conflits sont bidirectionnels, les morsures sont très rares et la plupart des tensions sont contrôlées et apaisées par divers comportements de réconciliation [89]. Par exemple, un individu agressé peut serrer le provocateur dans ses bras et ainsi éviter un affrontement. Il peut également réaliser ce comportement après avoir agressé un autre individu en signe de réconciliation [90].

Par ailleurs, lors des conflits entre deux individus, il n'est pas rare d'observer un tiers qui intervient avec une attitude d'agression ou d'apaisement des tensions. Les intervenants ont plutôt tendance à cibler l'agresseur et il s'agit, généralement, d'un mâle de rang hiérarchique supérieur aux deux opposants, qui intervient pour calmer le conflit. Ce comportement n'est pas seulement une tactique sociale sophistiquée révélant une habilité cognitive élaborée, mais il a aussi des conséquences indirectes sur la structuration de l'organisation sociale.

Ces interventions peuvent représenter un soutien envers un partenaire, une manière de renforcer un lien social avec le bénéficiaire ou un moyen d'atteindre d'autres objectifs, comme ceux de consolider la dominance vers l'individu cible. Les rares interventions agressives sont souvent celles d'un mâle dominant qui attaque l'agresseur ou qui "punit" les jeunes qui ne respectent pas les codes sociaux [91].

Cette espèce ne possède pas d'indicateurs nets de subordination, le "sourire silencieux", mimique faciale où l'individu montre ses dents en retroussant ses lèvres, indique les intentions pacifiques de l'émetteur (Figure : 12). A l'opposé, chez les espèces de "grade 1", "2" et "3", le "sourire" peut être signe de soumission comme d'agressivité.

FIGURE 12 – Le "sourire silencieux", indicateur d'intentions pacifiques et d'affiliation chez un groupe de macaques de Tonkean du Centre de Primatologie de Strasbourg [© B. Thierry] [69]

Par ailleurs, l'étude des protagonistes, de la forme et des contextes d'apparition du toilettage social est un autre moyen d'évaluer les relations sociales au sein d'un groupe de macaques. En effet, il peut être influencé par des facteurs tels que l'âge, le sexe, le degré de parenté, le rang de dominance et l'état de reproduction[92].

Chez les macaques classés dans le "grade 4" de tolérance, la préférence de socialisation selon le degré de parenté et de dominance est peu prononcée, et l'inversion de rang entre mère et fille est assez fréquent, particulièrement chez les macaques de Tonkean [69]. Il a été prouvé, que chez cette espèce, les évènements sociaux englobant le toilettage (Figure : 13) n 'avaient pas vraiment d'influence sur sa forme, le comportement des participants étant plutôt déterminé par des contraintes physiques. Ce comportement est davantage observé entre des femelles adultes qu'entre des individus de sexe différent. De plus, la parenté et la dominance n'ont d'effet ni sur la forme, ni sur la répartition du toilettage social chez les femelles adultes.

Chez le macaque de Tonkean, les faibles relations de dominance permettent, donc, aux individus d'interagir avec n'importe quel autre individu et de la manière dont ils le souhaitent [92] afin de renforcer les liens sociaux.

FIGURE 13 – Toilettage dans un groupe de macaques de Tonkean [© C. Chauvin]

Un autre moyen de renfoncer les liens sociaux, cette fois entre mâles, sont les "salutations". Il s'agit de rituels d'échange communicatif entre mâles. En effet, le macaque de Tonkean habite dans un système social où plusieurs mâles adultes cohabitent. Ils sont rivaux concernant l'accès à la reproduction mais peuvent également être de puissants alliés. Les "salutations" sont surtout une interaction réciproque, elles impliquent des contacts physiques et des mimiques faciales. Elles sont souvent initiées par un macaque de rang supérieur mais les subordonnés peuvent également en initier dans une moindre mesure, il ne s'agit donc pas d'une reconnaissance formelle de dominance comme chez d'autres espèces. Les mâles saluent davantage les partenaires avec lesquels ils passent plus de temps à proximité [93].

Il existe, par ailleurs, d'autres interactions entre mâles, ceux-ci peuvent par exemple négocier la coopération, se réconcilier et s'apaiser mutuellement. .

2.2 État de la conservation de l'espèce *Macaca tonkeana*

2.2.1 État de la conservation *in situ* de *M. tonkeana*

État de la population du macaque de Tonkean

Selon l'étude de Supriatna et al. en 1987 et 1988 [94], la population de macaques de Tonkean *in situ* comptait environ 150 000 individus occupant une superficie moyenne de 88.3 ha avec une densité de 67 individus/km^2. En 2008, sa densité était estimée à 3 - 5 individus/km^2.

La population du macaque de Tonkean *in situ* diminue de façon continue depuis 2008 mais reste non fragmentée [19].

Aucune information récente relative au nombre d'individus en âge de reproduction au sein des sous-populations n'est actuellement disponible.

Le macaque de Tonkean, une espèce "vulnérable"

Depuis l'édition de la " *IUCN Red List of Threatened Species 2008*" [18], le macaque de Tonkean est classé comme espèce "vulnérable", c'est à dire que l'espèce fait face à un haut niveau de risque d'extinction à l'état sauvage à moyen terme. Pour être classé dans la catégorie "vulnérable", une espèce doit répondre à certains critères [19] :

- Réduction de sa population *in situ* de plus de 50% au cours des dix dernières années ou des trois dernières générations, à condition que les causes de la diminution soient connues et réversibles.
- Habitat estimé à moins de 20 000 km^2 ou de 2000 km^2, fragmenté ou localisé à moins de 10 endroits différents.
- Moins de 10 000 individus en âge reproducteur ou diminution continue estimée d'au moins 10% d'ici 10 ans ou dans trois générations. Sous-populations composées de moins de 1000 individus en âge reproducteur.
- Population caractérisée par une zone d'occupation très restreinte : moins de 20 km^2 ou moins de 5 emplacements différents. Une telle espèce peut donc rapidement être impactée par des modifications de l'environnement liées, entre autres, aux activités anthropiques. Elle peut donc entrer en danger critique d'extinction en très peu de temps.
- Analyse quantitative de l'espèce montrant que sa probabilité d'extinction *in situ* est d'au moins 10% en 100 ans.

Le macaque de Tonkean possède une population *in situ* en déclin continu, estimé à plus de 30% sur trois générations (environ 40 ans) dans le passé et à l'avenir [19].

Les menaces *in situ*

D'après la liste rouge de l'UICN en 2019, les principales menaces pesant sur l'habitat du macaque de Tonkean sont l'extension des aires de construction de logements et des zones urbaines, l'augmentation des cultures de palmiers à huile et de cacao principalement, l'exploitation forestière et la récolte du bois. Les menaces directes sur les animaux sont la chasse et le piégeage. En effet, l'espèce est souvent empoisonnée et piégée car considérée comme un destructeur des cultures. Elle peut également être chassée à des fins alimentaires ou piégée pour être vendue comme animal de compagnie ou d'exposition [19].

Chevauchement des activités humaines et de l'habitat naturel de *M. tonkeana* Selon le dernier recensement réalisé en 2000 [76], la population humaine de Sulawesi s'élevait à plus de 14 000 000 habitants. Celle-ci est repartie de façon inégale sur l'ensemble de l'île, la densité de population étant plus élevée dans les provinces du sud et du nord avec, respectivement, 129 et 132 habitants par km^2. Les habitants du sud et du centre de Sulawesi cohabitent avec les populations de macaques de Tonkean présentes sur l'île [76].

La population humaine de Sulawesi est composée de sept grands groupes ethniques, divisés selon la répartition géographique, les formes de subsistance, la langue et la religion. Les principales formes de subsistance sont l'agriculture, la pêche et parfois le transport maritime. Au cours des quatre dernières décennies, la forêt naturelle a considérablement diminué au profit de l'exploitation forestière et des grandes cultures. Un grand nombre d'ethnies pratiquent la culture du riz, du café, du cacao, des palmiers à huile et du giroflier.

Destruction de l'habitat naturel et des ressources de *M. tonkeana* Selon l'étude de Cannon et al. [14], 80% des forêts de Sulawesi ont été modifiées ou détruites, et seulement 30% des forêts restantes restaient intactes en 2007.

Malgré la capacité d'adaptation des macaques de Sulawesi aux modification humaines de leur environnement, ceux-ci restent menacés par la perte de leur habitat et par la chasse [22].

Les études de Riley et al. dans la réserve de Lindu [20] rapportent un défrichage croissant des forêts pour l'agriculture ce qui provoque une diminution des ressources alimentaires des macaques de Tonkean ainsi qu' un environnement moins productif, et l'élimination sélective de certaines espèces d'arbres pour l'utilisation du bois.

De plus, l'évolution récente des tendances culturelle et socio-économiques à Lindu pourrait affecter la survie du macaque de Tonkean. Par exemple, en l'espace de trois mois début 2003, 15 arbres atteignant la canopée ont été abattus dans le seul but de construire des pirogues. Trois de ces arbres étaient connus pour être source de nourriture spécifique des macaques, les autres étaient essentiels à leur habitat car leur offraient un moyen d'accéder à la canopée et servaient de strates et de couverture végétale pour leurs activités sociales et de repos [20].

Un conflit humain-macaque croissant : le maraudage des plantations Un autre conflit entre les macaques de Sulawesi (dont *M. tonkeana*) et les populations humaines est le maraudage des plantations, surtout celles de cacao. Ce problème date de l'époque post-coloniale, aux débuts du développement de l'agriculture et des plantations.

Au milieu des années 1980, la culture du cacao s'est fortement étendue, ceci a été exacerbé par l'augmentation des prix du cacao dans les années 1990. En 2007, l'Indonésie était le deuxième producteur de cacao au monde et 80% provenaient de Sulawesi.

Le cacao est cultivé majoritairement de manière traditionnelle, à l'ombre des arbres, à la lisière des forêts, car cette méthode est considérée comme plus respectueuse de l'environnement. Cependant, la culture adjacente au zones boisées s'est avérée désastreuse pour les agriculteurs dans de nombreuses régions dont Sulawesi. En effet, les macaques sont attirés par les cultures et des groupes entiers de macaques de Tonkean pillent le cacao et dévastent les cultures malgré les protections mises en place.

La perception de ces pillages diffère selon les ethnies qui semblent presque toutes assez tolérantes malgré le niveau élevé de maraudage excepté les immigrants hindous balinais qui déclarent chasser des macaques car ceux-ci sont nuisibles à leurs cultures [22].

De plus, la perte des récoltes causée par les macaques pourrait augmenter à l'avenir, à la suite de la modification de l'habitat des macaques par les humains et par l'apprentissage du maraudage des futures générations de macaques [20].

Les actions de conservation *in situ*

Afin de contrer les menaces directes et indirectes pesant sur l'espèce *M. tonkeana*, quelques mesures de conservation *in situ* ont été mises en place telles que la gestion

des terres et de l'eau dans au moins une aire protégée, l'éducation des populations en contact [19] et l'inscription de l'espèce à l'annexe II de la CITES[21].

Inscription du macaque de Tonkean à l'annexe II de la CITES La CITES contrôle et réglemente le commerce international des spécimens des espèces inscrites à l'une de ses trois annexes, selon le degré de protection dont elles ont besoin.

L'Annexe II comprend toutes les espèces qui ne sont pas nécessairement menacées actuellement d'extinction mais qui pourraient le devenir si le commerce de leurs spécimens n'est pas étroitement réglementé. Le commerce international de ces espèces peut être autorisé mais doit être couvert par un permis d'exportation ou un certificat de réexportation. La CITES n'impose pas de permis d'importation pour ces espèces sauf s'il est requis par la loi nationale [21].

Création d'aires protégées et zones de conservation Par ailleurs, la création d' aires protégées correspond au modèle de conservation dominant en Indonésie avec 965 aires protégées qui représentent 12.5% de la couverture terrestre totale de la région. A Sulawesi, 29 aires protégées couvrent 23% des forêts de montagne et huit aires protégées couvrent 8% des forêts de plaine [22]. Les macaques de Tonkean *in situ* sont repartis au sein d'un certain nombre d'aires protégées comme le parc national Lore Lindu (2 290 km^2), la réserve naturelle Morowali (2 250 km^2), Peg. Faruhumpenai (900 km^2), Towuti Nature Recreation Park (687 km^2) et le Danau Matano Nature Recreation Park (331 km^2)[19].

Dans une étude effectuée par Cannon et al. en 2007, les auteurs proposent une carte (Figure : 14) mettant en évidence :

- les principales aires de conservation forestière existantes (*Ranked protected areas*) reconnues par le gouvernement indonésien
- les zones qui tendent vers la conservation qui bénéficiaient d'une conservation éco-régionale récente en 2007 reconnues (*Ranked portfolio areas*) ou en cours de reconnaissance par l'état indonésien (*Conservation Portfolio*)
- les premières zones "frontières" (*Ranked frontlines*) qui devraient être au centre du développement stratégique des aires protégées

Cette carte pourrait ainsi permettre aux gestionnaires locaux d'adapter les mesures de conservation existantes ou d'ajouter leurs propres mesures en fonction des priorités spécifiques et des résultats souhaités [14].

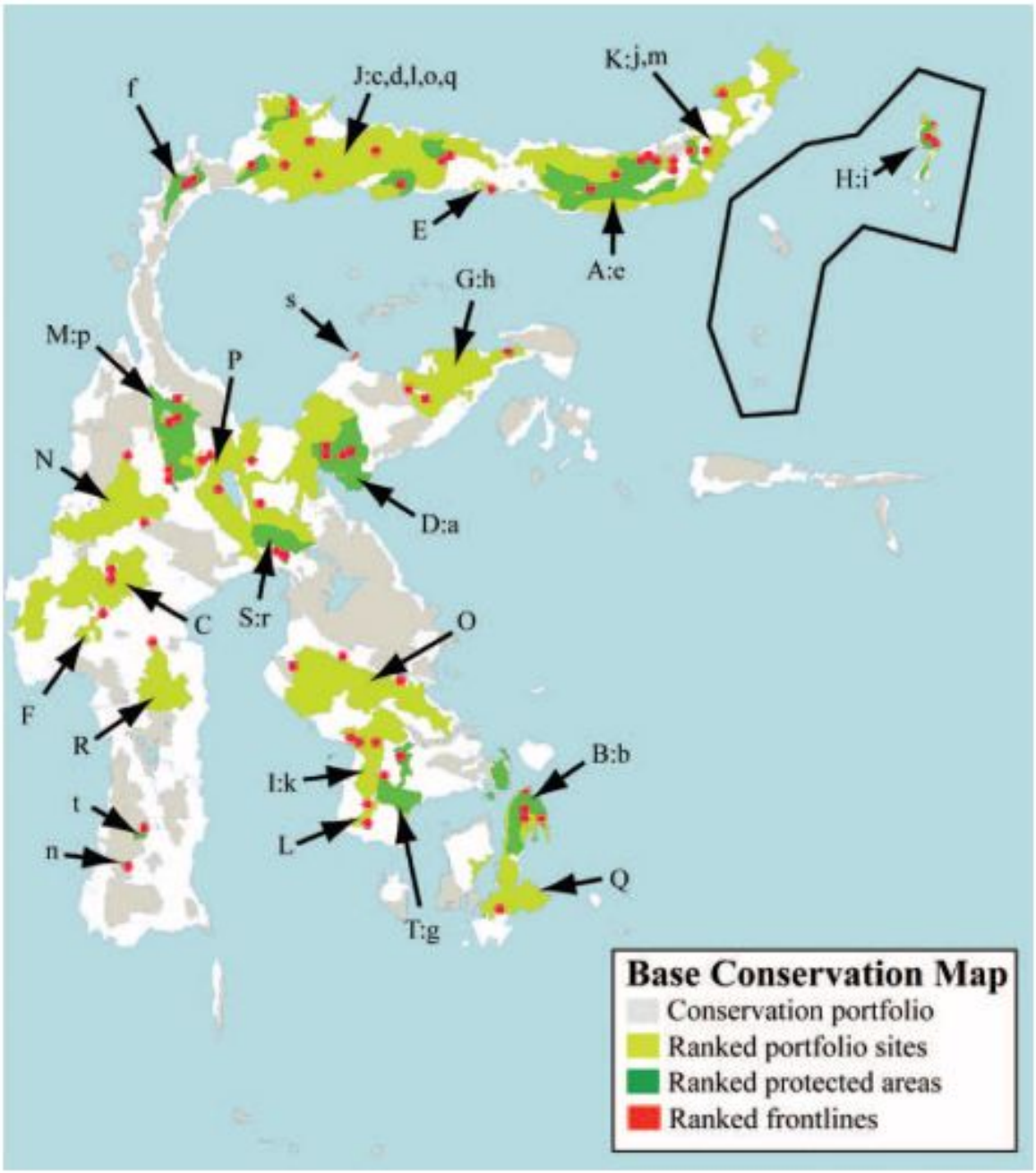


FIGURE 14 – Carte montrant les aires étant et devant être protégées à Sulawesi [14]

.

Le macaque de Tonkean dans le folklore des populations natives Bien que ces aires puissent fournir une protection essentielle de l'habitat, les populations qui les bordent doivent souvent endurer les pertes économiques dues au maraudage.

La tolérance des pillages s'explique essentiellement par la place des macaques dans la tradition des habitants de Sulawesi.

Par exemple, dans les hautes terres de Lindu, les macaques de Tonkean occupent

une place importante dans la tradition populaire du Kaili Tado ou du peuple *To Lindu*. Les Tonkeans sont considérés comme étant d'origine humaine et sont reconnus comme des membres clés de leur environnement écologique commun. Le peuple *To Lindu* considère que s'ils ont un comportement négatif envers les macaques de Tonkean, ceux-ci deviendront leurs ennemis et viendront se venger. Ces croyances, préservées à travers des récits, permettent la protection des macaques de Tonkean par les villageois malgré le pillage de leurs cultures.

Cependant, l'évolution des tendances socio-économiques, la perte du folklore traditionnel et le nombre croissant d'immigrants non sensibilisés à ces traditions se traduit par une diminution de cette tolérance et une augmentation de la chasse et des piégeages de macaques [95].

Réorienter et adapter l'agriculture en zones de conflit homme-macaque Différentes stratégies ont été envisagées pour améliorer les conflits humains-macaques. Elles consistent à favoriser la culture de zones tampons alternatives, la protection et la plantation d'espèces végétales très prisées par les macaques ainsi qu'à accroître la tolérance locale du maraudage en expliquant le rôle des macaques dans la régénération des forêts [20].

Une première stratégie pourrait consister à décourager la culture traditionnelle du cacao en lisière de forêt et dans des zones éloignées de plus de 500 m du village. Par ailleurs, il pourrait être intéressant d'implémenter la culture du café à la lisière des forêts comme zone tampon aux bords des aires protégées.

En effet, le café est la deuxième culture commerciale après la culture des rizières pour les populations du Lindu, et les macaques de Tonkean en sont peu friands.

Toutefois, une telle stratégie doit tenir compte des coûts de production et d'échange du café par rapport au cacao. Les coûts de récolte du café peuvent être plus élevés que pour le cacao. De plus, le prix du marché du café, en Indonésie, a été extrêmement bas au cours des années 2010 (environ 75% du prix du cacao). Enfin, au cours des dernières décennies, les producteurs de cacao ont bénéficié de primes du gouvernement indonésien afin de stimuler cette production [20].

Importance du dialogue, de la recherche scientifique et de l'enseignement *in situ* Une autre stratégie proposée par Riley [20] était d'organiser des réunions et des discussions sur les résultats de la recherche avec les producteurs de cacao et les responsables des villages.

Par exemple, de nombreux villageois étaient surpris d'apprendre que les rats forestiers étaient les principaux responsables des pertes de récolte de cacao, bien avant les macaques de Tonkean.

Suite à ces discussions, un bon nombre d'agriculteurs déclara que les pertes subies à cause des macaques étaient tolérables par rapport à la totalité de la récolte.

Ces réunions peuvent également donner lieu à un échange autour de l'importance de la conservation des macaques dans l'écosystème forestier de Sulawesi. En effet, les primates sont des acteurs fondamentaux dans la dispersion des semences de ressources forestières à haute valeur économique et culturelle pour les villageois comme certains magnolias (*Elmerillia ovalis* et *Elmerillia tsiampacca*) et le palmier à sucre ou à fibres noires (*Arenga pinnata*) [20].

En conclusion, le conflit entre l'homme et les macaques de Sulawesi, dont le macaque de Tonkean, croît au fur et à mesure que les activités humaines empiètent sur l'habitat naturel des macaques. Les forêts sont détruites pour permettre la construction d'habitations, la mise en place de cultures et l'exploitation du bois et des ressources forestières. Cela aggrave les tensions car les macaques se rapprochent de l'Homme et pillent les cultures. Malgré les aires protégées et le folklore des villageois minimisant la chasse et le piégeage des animaux, la conservation à long terme de ces primates dépend de la mise en place d'autres stratégies de conservation. Cela exige une gestion intégrée utilisant des recherches axées sur les réalités socio-culturelles et économiques des habitants de Sulawesi et leur lien avec la capacité d'adaptation des macaques de Sulawesi, dont le macaque de Tonkean [20].

2.2.2 Conservation *ex situ* de l'espèce dans des parcs zoologiques

Les macaques de Tonkean ont été introduits dans les parcs zoologiques dans les années 1980, en Europe et en Amérique du Nord par l'importation d'individus issus du milieu sauvage [23].

En France, les parcs zoologiques hébergeant cette espèce étaient assez nombreux dans les années 1990 car l'espèce était très attractive pour le public et intéressante pour la recherche scientifique. Cependant, leur nombre diminua après les années 1990 car les enclos et l'espace disponible n'était plus adapté aux nouvelles normes de bien-être. De nos jours, cette espèce reste accessible dans une dizaine de parcs zoologiques en France, Espagne, Italie et Amérique du Nord. Malgré la diminution du nombre de parcs

zoologiques accueillant des macaques de Tonkean, sa conservation *ex situ* est essentielle.

Dans les années 1980 à 1990, les parcs zoologiques commençaient à s'organiser autour de programmes de reproduction coopérative afin de soutenir les espèces en voie de disparition jusqu'à qu'elles puissent être réintroduites dans leur milieu naturel. De nos jours, les parcs zoologiques font plus que "soutenir" ces espèces et deviennent de vrais acteurs de leur conservation. Pour cela, ils doivent encourager la conservation *in situ* des espèces [96].

La conservation *in situ* est l'objectif principal des stratégies internationales de réglementation et de financement. Cependant, l'augmentation des taux d'extinction, exacerbée par le changement global, remet en cause l'objectif premier de la conservation *in situ* et nécessite un développement accru des approches *ex situ* [97].

Dans ce contexte, l'habitat du macaque de Tonkean est de plus en plus réduit et fragmenté et le nombre d'individus ne cesse de diminuer ce qui a amené l'espèce à être classée comme "vulnérable". L'élevage du macaque de Tonkean en captivité pourrait donc être une solution envisageable pour créer une population viable. Celle-ci pourrait, éventuellement, être réintroduite à Sulawesi, dans le cas où la conservation *in situ* soit insuffisante, sous réserve que son habitat reste plus ou moins intègre et compatible avec son mode de vie.

Par ailleurs, les zoos fournissent une contribution unique et précieuse à la recherche sur les primates. En effet, la recherche au sein des zoos privilégie les primates non humains en tant que sujets d'étude du bien-être et de la conservation [98]. La recherche dans les zoos n'a cessé de croître au cours des 40 dernières années. Ceux-ci encouragent la recherche scientifique autour des espèces qu'ils détiennent car elle est essentielle à la conservation de la faune et à l'amélioration de la gestion des espèces captives.

Bon nombre d'études seraient très difficiles, voire impossibles à mener dans la nature, en raison des contraintes pratiques ou éthiques et ne peuvent être réalisées qu'en captivité [96].

La recherche autour de la biologie, la physiologie et le mode de conservation du macaque de Tonkean est essentielle pour trouver les outils adaptés à sa conservation en captivité et dans son milieu naturel.

De plus, les parcs zoologiques jouent un rôle essentiel dans l'éducation et la sensibilisation du public aux espèces menacées et aux questions environnementales. Pour

que les efforts de conservation soient menés à bout, il est indispensable d'inciter les générations actuelles et futures à s'intéresser à la nature et aux problèmes auxquelles sont confrontées la faune et leur habitat [96]. Le macaque de Tonkean a le bénéfice d'être une espèce très attractive de par sa taille, son charisme et son comportement en société assez exceptionnel. Il peut donc avoir un impact assez conséquent sur la problématique de la conservation auprès du public.

Il reste, cependant, assez méconnu. Les parcs zoologiques ont donc un rôle essentiel de communication autour de cette espèce afin d'expliquer son importance au sein de l'écosystème des îles de Sulawesi et les problèmes auxquels il fait actuellement face. Cela pourrait motiver le financement de plus de programmes de conservation *in/ex situ* et le soutien du public et des institutions à la conservation de cette espèce.

Dans ce contexte, une étude démographique et génétique de la population européenne de *M. tonkeana* vivante en mai 2018 a été réalisée afin d'évaluer sa viabilité et la possibilité de la soumettre comme candidate à un programme d'élevage européen. Les résultats de cette étude sont présentés dans la partie expérimentale de ce manuscrit.

Partie expérimentale

Chapitre 1

Matériel et méthodes

1.1 Population de *M. tonkeana* étudiée

La population étudiée correspond à l'ensemble des individus appartenant à l'espèce *Macaca tonkeana* présents dans le *studbook* mis à jour jusqu'à mai 2018, en excluant les individus provenant du Parc Zoologique de Thoiry (Thoiry, France), ainsi que les morts-nés et morts à quelques jours d'âge dont les deux parents sont inconnus.

Cette population est majoritairement issue de huit macaques de Tonkean importés en Alsace, à Landskron, à partir des îles Sulawesi en 1972. Ces macaques ont ensuite été transférés dans différentes institutions en France en 1978 et 1982 [23]. Actuellement, leurs descendants se trouvent majoritairement dans différentes institutions européennes représentées par des parcs zoologiques et le Centre de Primatologie de Strasbourg (Niederhausbergen, Strasbourg, France).

L'étude démographique réalisée sur cette population permet de décrire son état en mai 2018, son histoire à partir de 1972, d' analyser sa dynamique et ainsi d'expliquer son évolution de 1972 à mai 2018.

L'étude génétique de la population présente en mai 2018 vise à décrire et analyser l'apparentement génétique et le taux de consanguinité des individus. Ces analyses permettent d'évaluer la viabilité de la population [61].

1.2 Méthodologie d'étude

1.2.1 Récolte des informations nécessaires à la constitution du *studbook*

Afin d'analyser démographiquement et génétiquement la population de macaques de Tonkeans présente en Europe en 2018, il est nécessaire de posséder l'ensemble des informations du *studbook* dûment complété du 01/01/1972 au 01/05/2018.

Le "*studbook*" désigne un livre généalogique de l'espèce dans lequel sont enregistrées de nombreuses données relatives à chaque individu appartenant à l'espèce : dates de naissance et de décès, sexe, transferts, contraception, généalogie et numéro de *studbook* entre autres.

La première étape de la partie expérimentale a été de mettre à jour le *studbook* de l'espèce *Macaca tonkeana* présent sur l'interface SPARKS (ISIS 2005). Nous avons eu

recours à une source bibliographique comprenant les études réalisées par Nicolas Herrenschmidt, Fooden et Bernard Thierry sur la population historique basée à Landskron et à Niederhausbergen dans les années 1970 et 1980. Nous avons également utilisé les données de la nouvelle interface ZIMs grâce à l'aide de Laurie Bingaman Lackey mandatée par Species360 pour l'EAZA (EAZA Population Management Advisory Group EPMAG) et Tjerk ter Meulen (*Old World Monkey TAG chair* et directeur scientifique du parc zoologique de Gaia). D'autre part, Fanélie Wanert (ex-directrice de la Plateforme SILABE du Centre de Primatologie de Strasbourg) et Hélène Meunier (chercheuse en éthologie-cognition au Centre de Primatologie de Strasbourg) ont pu nous fournir les registres du Centre de Primatologie de Strasbourg et du parc zoologique de l'Orangerie ainsi que des parcs où les descendants de la population historique de macaques de Tonkean ont été transférés.

Données présentes sur SPARKS

Le *studbook* de l'espèce *Macaca tonkeana* qui constitue notre base de données pour les analyses démographiques et génétiques est issu de l'interface SPARKS (ISIS 2005) développée par Species360 [99]. Le *studbook* du macaque de Tonkean a été complété sur SPARKS depuis les années 70. Nous avons pu y avoir accès grâce à l'aide de Brice Lefaux, directeur du Parc Zoologique et Botanique de Mulhouse.

De nombreux éléments manquants tels que des dates de naissance, des parentés et des individus ne permettaient pas d'analyser directement la population de macaques de Tonkeans. Il a donc été nécessaire de compléter de la manière la plus exhaustive possible tous les éléments relatifs à chaque individu ainsi que rajouter les macaques manquants.

Les données présentes sur le *studbook* d'origine concernent 286 individus issus essentiellement du Parc Zoologique et Botanique de Mulhouse, de l'Espace Zoologique de la Plaine, du Parc du Lunaret à Montpellier, du parc zoologique de Rotterdam au Pays-Bas, du parc zoologique de Jihlava en République Tchèque, du parc zoologique de Chicago et de Bronx aux Etats-Unis, du parc zoologique "Benito Juarez" à Morelia au Mexique, du parc zoologique "dell'Abatino" à Rieti en Italie et finalement du parc zoologique de Thoiry en France. Ces animaux sont désignés par les numéros de *studbook* allant de 1 à 286.

Species360 est un organisme global régi par un conseil d'experts issus principalement des organisations membres. Les membres de cet organisme bénéficient des interfaces

SPARKS et actuellement ZIMS pour la gestion des studbook et l'aide à la gestion des populations conservées ex-situ.

SPARKS et ZIMS *for Studbook* sont deux interfaces qui permettent d'assister les *Studbook Keepers* dans l'établissement et l'actualisation des livres généalogiques qu'ils gèrent. La conduite du registre aboutit, à la fin de l'année, à la production du *studbook* annuel qui est présenté sous la forme d'un rapport mettant en avant l'état de la population à sa date de publication.

Données présentes dans la littérature : étude des origines de la population

Quelques sources bibliographiques décrivent la population d'origine arrivée en Europe en 1972.

Les deux études réalisées par N. Herrenschmidt [23, 100] retracent l'arrivée des macaques de Tonkean à Landskron en juin 1972 où ils furent élevés en semi-liberté. Les animaux furent achetés à une société d'importation française et provenaient des îles de Sulawesi. A leur arrivé à Landskron, ils furent installés dans un local de quarantaine aménagé dans une ferme pendant deux mois. Ils arrivèrent cachectiques et en très mauvais état général. Quatre-vingt pour cent des animaux étaient atteints de gastro-entérite parasitaire. Les analyses mirent en évidence des strongles, des oesophagostomes, des ascaris et des oxyures. Les singes furent alors traités avec de la phénothiazine et de l'acétate de pipérazine ainsi qu'avec des antibiotiques large spectre. Le poids moyen des adultes mâles oscillait autour de 8.5 Kg (poids de référence : 15-20 Kg) et celui des femelles autour de 5.8 Kg (poids de référence : 9-12 Kg).

Le 15 août 1972, treize individus furent relâchés dans l'enceinte aménagée du Landskron. Deux femelles adultes et un mâle sub-adulte périrent dans les deux mois suivants, à cause d'entérite. En 1975, le groupe était composé comme indiqué dans la table ci-dessous (Tableau : I). Kiki étant le seul mâle *Macaca orcheata*, il ne possède pas de numéro de *studbook* car n'y est pas inscrit. Les âges furent évalués à partir de données ostéométriques et de dentition et sont donc approximatifs.

Après environ un an d'acclimatation, les femelles en âge de se reproduire donnèrent, chacune, naissance à un petit par an en 1974 et 1975.

En 1975, la troupe était composée de cinq mâles et cinq femelles adultes dont quatre en âge de reproduction, de huit jeunes dont deux mâles et six femelles.

Tableau I – Les macaques de Tonkean présents à Landskron en 1975 [Réalisé par l'auteur]

Numéro Studbook	**Prénom**	**Sexe**	**Age approximatif**
T9095	Alpha ou Dominant	Mâle	11 ans
T9096	Solitaire	Mâle	10 ans
T9097	Familier	Mâle	7 ans
T9100	Insolent	Mâle	6 ans
—	Kiki	Mâle	4 ans
T9093	Mamie	Femelle	15 ans
T9094	Tika	Femelle	14 ans
T9098	Jeffa	Femelle	8 ans
T9099	Mignonne	Femelle	7 ans
T9101	Verra	Femelle	4 ans

Par ailleurs, dans cet article, B. Thierry étudie deux groupes de macaques de Tonkean issus de la population citée ci-dessus par N. Herrenschmidt [90]. Le premier groupe est composé de dix individus présentés dans le tableau ci-dessous :

Tableau II – Les macaques de Tonkean du groupe d'étude A en 1982 [Réalisé par l'auteur]

Numéro Studbook	**Prénom**	**Sexe**	**Date de naissance approximative**	**Précisions**
T9104	Moustique	Mâle	1975	Né en captivité
T9105	Némo	Mâle	1976	Né en captivité
T9093	Mamie	Femelle	1960	Née à l'état sauvage
T9101	Verra	Femelle	1970	Née à l'état sauvage
T9109	Iffa	Femelle	1978	Née en captivité, fille de Mamie
T9110	Julie	Femelle	1979	Née en captivité, fille de Mamie
T9111	Marie	Femelle	Juillet 1982	Née en captivité, fille de Mamie
T9108	Bouboule	Femelle	1978	Née en captivité, fille de Verra
17	P'tit Chou	Mâle	1980	Né en captivité, fils de Verra
T9112	Véronique	Femelle	Août 1982	Née en captivité, fille de Verra

Le deuxième groupe est composé de douze individus :

Tableau III – Les macaques de Tonkean du groupe d'étude B en 1982 [Réalisé par l'auteur]

Numéro Studbook	**Prénom**	**Sexe**	**Date de naissance approximative**	**Précisions**
T9096	Solitaire	Mâle	1964	Né à l'état sauvage
8	Tarzan	Mâle	1977	Né en captivité
T9099	Mignonne	Femelle	1968	Née à l'état sauvage
T9094	Tika	Femelle	1962	Née à l'état sauvage
T9106	Tintin	Mâle	1979	Né en captivité, fils de Mignonne
14	Mitchell	Mâle	1980	Né en captivité, fils de Mignonne
T9113	Minnie	Femelle	Septembre 1982	Née en captivité, fille de Mignonne
T9102	Gaudeama	Femelle	1974	Née en captivité, fille de Tika
12	Tina	Femelle	1978	Née en captivité, fille de Tika
T9107	Gogo	Mâle	1980	Né en captivité, fils de Gaudeama
15	Garnement	Mâle	Mars 1981	Né en captivité, fils de Gaudeama
16	Galaad	Mâle	Mai 1982	Né en captivité, fils de Gaudeama

Finalement, dans sa thèse de doctorat, N. Herrenschmidt nous offre de nombreux détails concernant les transferts des premiers tonkeans arrivés en Europe [17]. On apprend ainsi qu'en 1978, deux groupes furent constitués. Le premier, avec "Solitaire" comme mâle dominant, resta à la station de Landskron. Le deuxième groupe, avec "Dominant" comme mâle alpha fut transféré au Centre de Primatologie de Strasbourg. En 1980, "Dominant", devenu très agressif fut retiré de son groupe et remplacé par "Moustique", rapatrié de Landskron. En 1982, la station de Landskron ferma et tous

les singes furent envoyés au Centre de Primatologie de Strasbourg. En 1984, la troupe de "Solitaire" fut transférée au parc zoologique de l'Orangerie à Strasbourg et trois individus de ce groupe furent installés au Parc Zoologique et Botanique de Mulhouse .

Ainsi, ces différentes études nous ont permis de préciser des données de certains individus déjà présents dans le *studbook* d'origine et d'y ajouter de nouveaux sujets.

Données obtenues à partir des registres des institutions et des actualisations de ZIMS

Fanélie Wanert, ex-directrice du Centre de Primatologie de Strasbourg et Hélène Meunier, enseignant chercheur du Centre de Primatologie de Strasbourg nous ont permis d'avoir accès aux registres de plusieurs institutions ayant hébergé des macaques de Tonkeans. Nous avons ainsi pu compléter des données concernant des individus du Centre de Primatologie de Strasbourg, du parc zoologique de l'Orangerie, de l'Espace Zoologique de St. Martin la Plaine, du parc zoologique de Santo Inacio, du Parc Animalier d'Auvergne et du parc zoologique Benito Juarez au Mexique. Pour des raisons de confidentialité, nous ne pouvons pas adjoindre les dits registres.

Par ailleurs, des dates de décès à partir de 2015 ont pu être actualisées grâce aux données provenant de "ZIMS *for Studbook*" fournies par Laurie Bingaman Lackey mandatée par Species360 pour l'EAZA. ZIMS est la nouvelle plateforme dans laquelle tous les membres de l'EAZA peuvent établir les *studbook* des différentes espèces qu'ils détiennent.

Hypothèse de "multi-parenté"

Après actualisation du *studbook* d'origine, jusqu'à mai 2018, avec l'ensemble des données obtenues par les différents moyens cités ci-dessus, de nombreux individus inscrits dans le *studbook* présentent des pères inconnus. En effet, seuls 43,7% des pères étaient renseignés, la structure sociale multimâle - multifemelle permissive de l'espèce laissant souvent un doute sur la paternité. Ce pourcentage de *pedigree* connu étant insuffisant pour réaliser une étude génétique de la population, nous avons dû trouver tous les pères potentiels d'un individu à père inconnu.

L'hypothèse de "multi-parenté" vise à inscrire les probables pères d'un animal dans la rubrique "*Sire*" de SPARKS. Pour cela, nous avons utilisé le logiciel SPARKS qui permet de trouver des individus du *studbook* avec un certain criblage des informations. Nous avons donc demandé les individus mâles d'âge égal ou supérieur à cinq ans (âge de

début de la reproduction) présents dans la même institution que la mère six à trois mois avant la naissance de cet individu (la durée de gestation du Macaque de Tonkean est d'environ 175 jours donc d'environ six mois). Nous avons inscrit les différents individus affichés comme pères potentiels dans la rubrique "*Sire*" puis "*MULT*" avec le même pourcentage de pondération, donc cent divisé par le nombre d'individus possibles. En effet, nous n'avons aucune manière de connaître la répartition des macaques au sein d'une institution, ni les relations de dominance existantes qui auraient permis de hiérarchiser les probabilités de parentés. Nous avons donc simplifié l'hypothèse en estimant que, chaque mâle reproducteur ayant été dans la même institution que la mère six à trois mois avant la naissance de l'individu, a la même probabilité d'être le père de cet animal.

La mise en place de cette hypothèse nous a permis d'atteindre un pourcentage de 86.7% de *pedigree* connu et de pouvoir utiliser le logiciel PMx pour l'analyse démographique et génétique de la population qui nécessite un *pedigree* connu d'environ 90%. Nous ferons donc attention aux différents biais introduits par cette hypothèse lors de l'analyse de la population.

1.2.2 Établissement du *studbook* sur Sparks

Afin de compléter le *studbook* d'origine sur SPARKS nous avons dû trouver le maximum de renseignements relatifs à chaque individu.

Définition des différentes rubriques complétées :

- "*Stud*" : numéro de *studbook* de l'individu. Il n'est pas forcément assigné de manière chronologique. Les numéros commençant par "T" pour "*Temporary*" sont ceux concernant les individus que nous avons ajouté. En effet, le nouveau *studbook* doit être validé afin que ces nouveaux individus aient un numéro attribué définitif.
- "*Sex*" : "M" pour mâle, "F" pour femelle et "U" pour sexe inconnu.
- "*Birth Date*" : Date de naissance de l'individu. Le sigle " " devant une date signifie que celle-ci est approximative, " ? ?" signifie qu'elle est inconnue.
- "*Sire*" et "*Dam*" : Numéros de *studbook* du géniteur et de la génitrice respectivement. "*UNK*" si un des parents est inconnu, "*MULT*" si plusieurs candidats ont été identifiés comme possibles géniteurs ou génitrices, "*WILD*" si un des géniteurs est considéré comme ayant été prélevé dans la nature, cet animal est un fondateur.
- "*Location*" : Institution hébergeant l'individu aux dates indiquées. Si l'animal est perdu de vue, on ajoute le terme "*ltf*" (*lost to follow up*) à la droite de la dernière localisation connue.

- "*Date*" : La date à laquelle un évènement a eu lieu. Le sigle " " devant une date signifie que celle-ci est approximative, " ? ?" indique que celle-ci est inconnue.
- "*Local ID*" : L'identification de l'individu dans une institution donnée, il s'agit souvent du numéro ISIS et même parfois du prénom.
- "*Event*" : "*Capture*" si l'animal a été prélevé dans la nature, "*Birth*" pour la naissance, "*Transfer*" pour le transfert de l'individu d'une institution à une autre, "*Loan*" pour un prêt d'un individu d'une institution à une autre, "*Ownership change*" si l'animal a changé de propriétaire, "*Death*" pour la mort de l'individu et "*Release*" si l'animal a été relaché dans la nature.
- "*Birth Origin*" : "*Wild born*" si l'animal est né dans la nature, il s'agit d'un fondateur, "*Captive born*" si l'animal est né en captivité, "*Captive born**" si l'individu est né en captivité mais a été conçu dans la nature, "*Unknown*" si l'origine est inconnue.
- "*Rearing*" : "*Parent*" si élevé par les parents, "*Hand*" si élevé par la main de l'homme, "*Colony*" si élevé par la colonie d'individus.
- "*Identifiers*" : "*House name*" est le prénom donné à l'animal dans une institution donnée, "*Transponder*" est le numéro de transpondeur électronique, "*Tag/Band*" numéro de bague ou boucle, "*Tattoo*" pour le numéro de tatouage.
- "*Breeder Number*"/"*Breeder Name*" : Première institution ayant accueilli l'animal additionnée d'un numéro de rang.

L'entrée de données sur SPARKS se fait sur l'interface suivante :

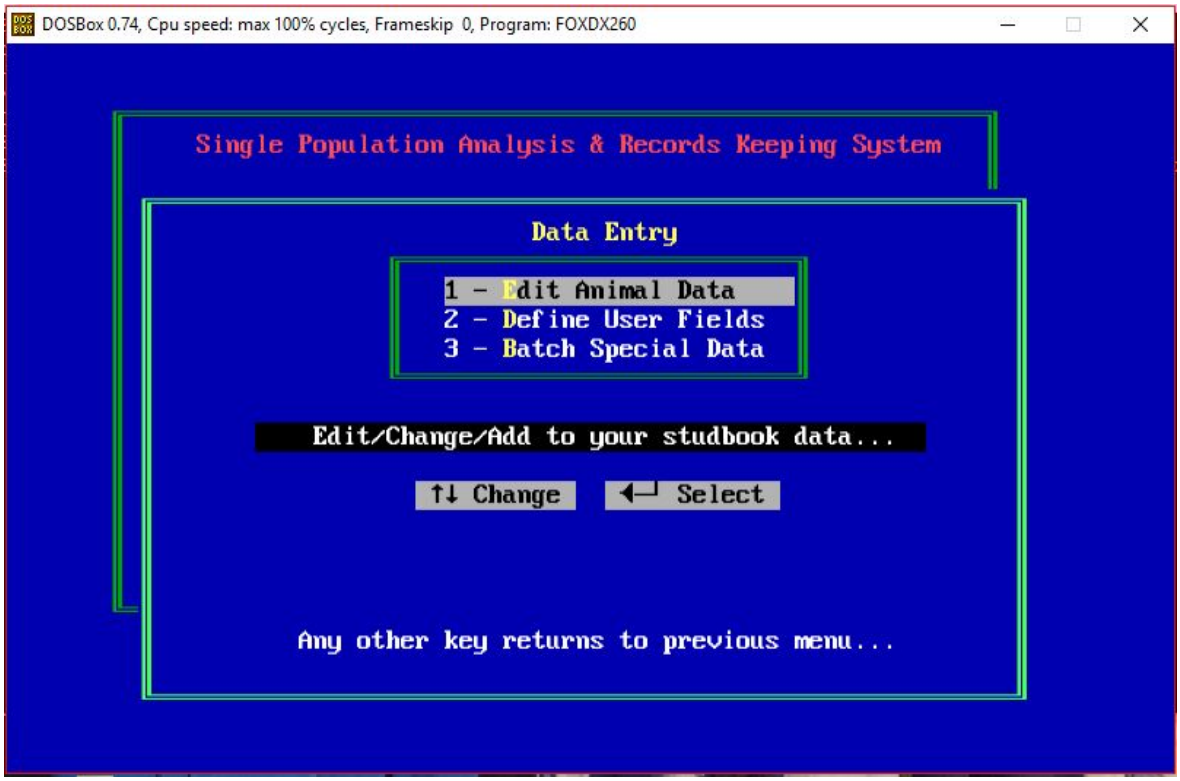


FIGURE 15 – Première interface SPARKS. *Edit Animal Data* pour rentrer ou modifier certaines données [Réalisé par l'auteur]

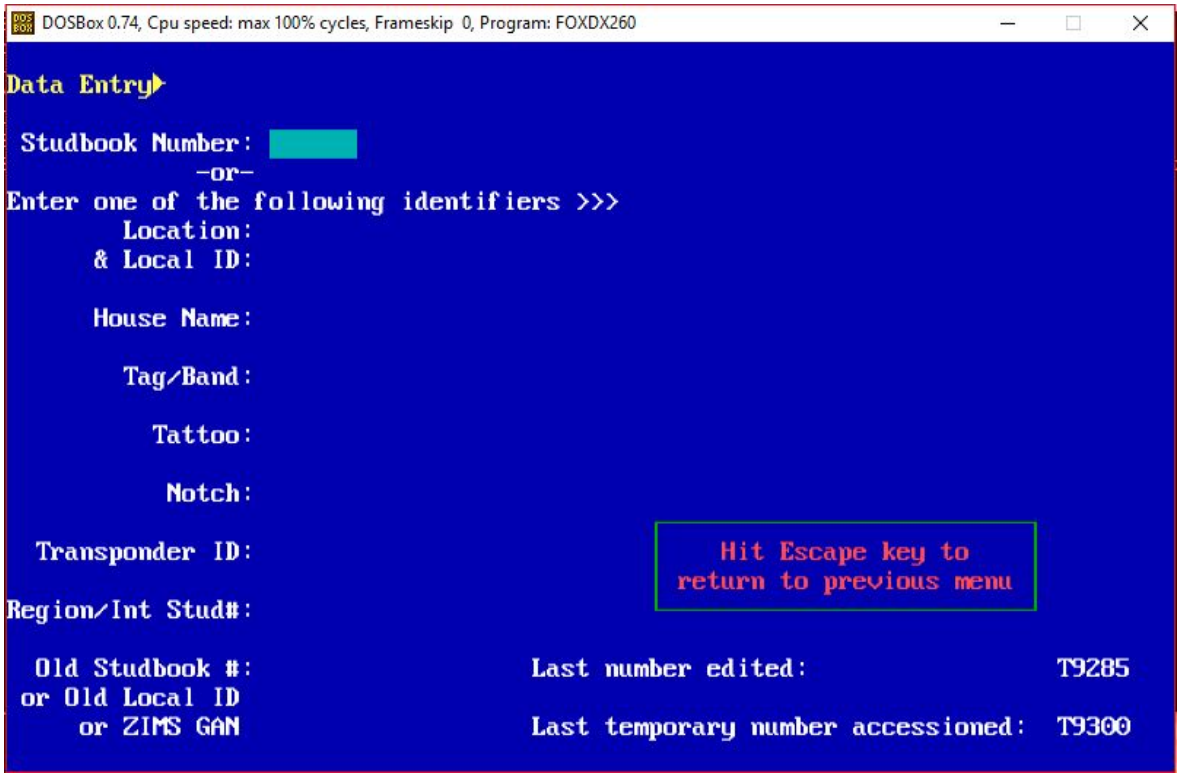


FIGURE 16 – Interface "*Data Entry*" sur SPARKS avec les différentes rubriques à compléter [Réalisé par l'auteur]

Une fois que nous avons fini de compléter ces différentes rubriques pour chaque individu, nous avons procédé à plusieurs vérifications. Celles-ci ont été réalisées grâce au logiciel SPARKS qui détecte les données incohérentes tant au niveau des dates qu'au niveau des localisations. Par ailleurs, nous avons également procédé à la vérification manuelle de l'ensemble des informations. Finalement, nous avons obtenu le *studbook* actualisé jusqu'à mai 2018 (par soucis de confidentialité, veuillez contacter l'auteur pour y avoir accès).

L'ensemble des institutions ayant hébergé des macaques de Tonkean jusqu'à 2018 sont répertoriés à la fin du *studbook* (par soucis de confidentialité, veuillez contacter l'auteur pour y avoir accès).

Le *studbook* obtenu constitue notre base de données sur laquelle se basent l'analyse démographique et génétique qui seront abordées dans la troisième partie de ce travail.

Une fois les erreurs corrigées, on valide les données et on les télécharge sur PMx, logiciel permettant l'analyse démographique et génétique de la population présente sur le *studbook*.

1.2.3 Traitement des données : Analyse de la population sous PMx

Le logiciel PMx

Une fois le *studbook* obtenu sur SPARKS, nous avons pu réaliser les analyses démographiques et génétiques grâce au logiciel PMx de la population de Macaca tonkeana existante en mai 2018.

PMx est un logiciel permettant l'analyse et la gestion des micro-populations [99], il se base sur les données généalogiques établies sur SPARKS ou d'autres plateformes telles que ZIMS. Ce logiciel automatise la réalisation de graphiques d'analyse démographique et génétique, la modélisation descriptive et prédictive de micro-populations. A partir de l'ensemble des paramètres démographiques et génétiques obtenus, PMx fournit la possibilité de planifier un programme de reproduction visant une population viable [61, 101].

PMx dispose de différentes sections : une page de prise de notes, une pour la sélection des individus composant la population qu'on souhaite étudier, une pour l'analyse démographique, une autre pour l'analyse génétique et, enfin, une pour la gestion de la population avec des recommandations relatives au plan de reproduction. L'ensemble des caractéristiques de chaque partie est fourni dans le manuel de PMx [102].

Sélection de la population pour l'analyse démographique et génétique

La section "*Selection*" fournit une liste de l'ensemble des animaux du *studbook* avec l'option de les inclure ou non dans l'analyse démographique et/ou génétique [99]. Pour l'analyse de la taille de la population depuis son début jusqu'à nos jours et les naissances et décès en fonction du temps, PMx ne prends pas en compte cette sélection et réalise des modèles descriptifs sur l'ensemble des individus présents dans le *studbook*.

L'analyse démographique de la population existante en mai 2018 prends en compte les individus vivants à cette date dans la sélection réalisée. L'analyse génétique de la population de mai 2018 comprends également uniquement les animaux vivants à cette date dans la population sélectionnée hormis l'analyse génétique historique qui prends en compte l'ensemble des individus sélectionnés.

Afin d'effectuer une analyse démographique et génétique sur une population dont nous sommes certains de son appartenance à l'espèce *Macaca tonkeana*, nous avons

éliminé les individus nés à Thoiry. En effet, ces sujets sont, pour la plupart, des hybrides de *Macaca tonkeana* et *mulata*, la majorité des animaux est stérilisée et ne participe plus à la reproduction.

Par ailleurs, nous avons éliminé les individus morts nés et morts avant l'âge de se reproduire dont les deux parents sont inconnus (Tableau : IV) afin de maximiser le pourcentage de *pedigree* connu.

Tableau IV – Les macaques de Tonkean morts-nés ou morts à quelques jours d'âge à parents inconnus [Réalisé par l'auteur]

Numéro Studbook	Date de naissance	Date de décès	Lieu de naissance
188	01/11/2004	01/11/2004	La Plaine
190	15/11/2004	15/11/2004	La Plaine
191	21/12/2004	21/12/2004	Montpellier
225	29/08/2007	29/08/2007	La Plaine
246	29/12/2010	29/12/2010	Quintasi
T9231	24/03/1987	24/03/1987	Orangerie
T9234	07/07/1988	07/07/1988	Orangerie
T9239	22/07/1991	29/10/1991	Orangerie
T9242	30/01/1993	30/01/1993	Orangerie
T9244	23/08/1993	23/08/1993	Orangerie
T9245	01/11/1993	01/11/1993	Orangerie
T9246	26/07/1994	26/07/1994	Orangerie
T9248	25/09/1994	25/09/1994	Orangerie
T9251	14/06/1995	14/06/1995	Orangerie
T9254	30/11/1996	30/11/1996	Orangerie
T9257	24/01/1999	23/04/1999	Orangerie
T9258	12/05/1999	12/05/1999	Orangerie
T9261	14/04/2000	14/04/2000	Orangerie
T9262	24/04/2000	02/05/2000	Orangerie
T9265	08/04/2001	14/04/2001	Orangerie
T9266	19/10/2001	23/10/2001	Orangerie
T9274	25/09/2003	25/09/2003	Orangerie
T9277	25/01/2005	25/01/2005	Orangerie
T9281	07/10/2006	07/10/2006	Orangerie
T9284	19/05/2007	19/05/2007	Orangerie
T9287	12/04/2010	17/04/2010	Orangerie
T9288	10/03/2011	14/03/2011	Orangerie
T9296	29/01/2016	29/01/2016	Orangerie
T9297	20/05/2016	25/05/2016	Orangerie
T9299	23/03/2017	24/03/2017	Orangerie

La population sélectionnée est donc celle des macaques de Tonkean inscrite sur le *studbook* actualisé jusqu'à mai 2018, excepté les individus nés à Thoiry et les morts-nés et morts à quelques jours dont les deux parents sont inconnus.

Analyse démographique de la population

L'analyse démographique d'une population est une application de méthodes quantitatives aux études de croissance des populations [102]. On peut ainsi effectuer des hypothèses sur la fécondité et la mortalité de cette population, estimer des effectifs et la structure de la population en fonction de l'âge et du sexe ou d'un autre critère, ainsi que la structure d'une population dans un territoire donné. Cela nous permet de comprendre les tendances des phénomènes démographiques de cette population depuis ses débuts jusqu'à la dernière mise à jour des données. Pour cela nous devons définir et expliquer plusieurs outils permettant cette analyse.

Dans un premier temps il convient de définir la notion de "population". La population est un ensemble d'individus appartenant à la même espèce, vivant au même endroit à un temps « t » donné. L'analyse de la dynamique d'une population se base sur un modèle d'étude qui est la matrice de Leslie [103, 104].

Ce modèle consiste à structurer une population par classe d'âge égales dans une matrice. Celle-ci décrit le nombre d'individus nés à chaque classe d'âge qui survit à une période donnée ainsi que le pourcentage d'individus dans chaque classe d'âge qui survivent et restent dans cette classe d'âge sur ceux qui survivent et entrent dans une nouvelle classe d'âge (probabilité de transition). Ainsi, la matrice comporte la fécondité, la mortalité et les taux de croissance pour chaque classe d'âge. Il s'agit d'un modèle réaliste où les individus divisés par classe d'âge appartiennent à un cycle de vie où interviennent les différents taux énoncés ci-dessus et spécifiques à chaque classe d'âge. Dans un cycle de vie, à partir du nombre d'individus par classe d'âge et des différents taux de vie, il est possible de prédire le nombre d'individus à la génération suivante [105, 106].

Prenons l'exemple suivant : On considère une population structurée en quatre classes d'âge (Figure : 17). Pour chaque classe d'âge x on définit M_x le taux de fertilité et L_x le taux de survie. À partir du cycle de vie simplifié et des différents paramètres, il est possible de modéliser mathématiquement la dynamique de cette population sous la forme de la matrice de Leslie M (Eq : 1.2) basée sur le système d'équations où $N_{1,t}$ représente le nombre d'individus de la classe 1 à un instant t et $N_{1,t+1}$ le nombre d'individus de la classe 1 à un instant $t+1$ (Eq : 1.1).

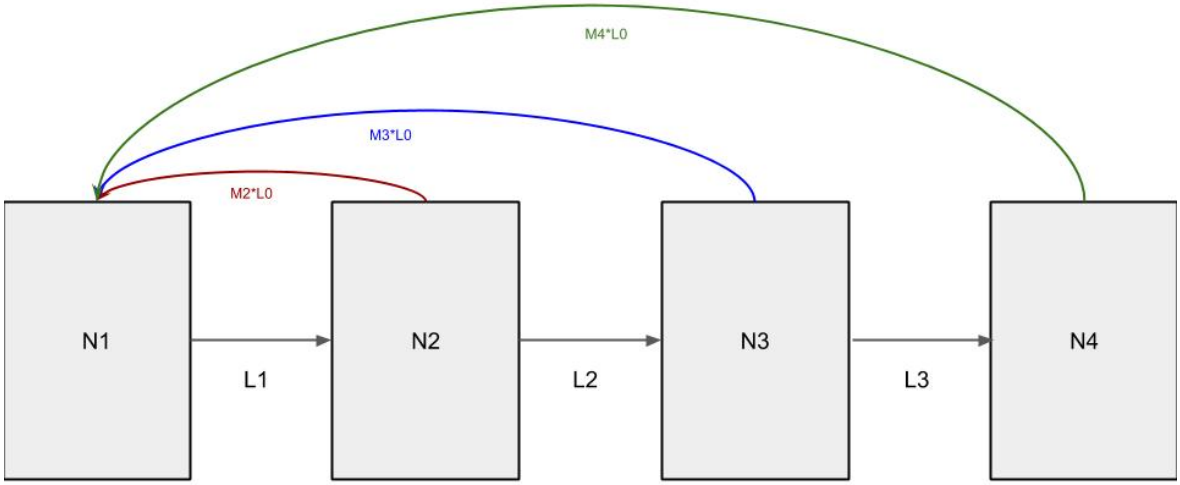


FIGURE 17 – Représentation schématique d'un cycle de vie d'une population à quatre classes d'âges [Réalisé par l'auteur]

$$\begin{cases} N_{1,t+1} = M_2 \cdot L_0 \cdot N_{2,t} + M_3 \cdot L_0 \cdot N_{3,t} + M_4 \cdot L_0 \cdot N_{4,t} \\ N_{2,t+1} = L_1 \cdot N_{1,t} \\ N_{3,t+1} = L_2 \cdot N_{2,t} \\ N_{4,t+1} = L_3 \cdot N_{3,t} \end{cases} \tag{1.1}$$

$$M = \begin{pmatrix} 0 & M_2L_0 & M_3L_0 & M_4L_0 \\ L_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & L_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & L_3 & 0 \end{pmatrix} \tag{1.2}$$

Paramètres démographiques Les données du *studbook* telles que le nombre de naissances, de décès, de mâles et de femelles en fonction du temps, par tranches d'âges et par institution sont utilisées par PMx afin de représenter la population en état à la dernière date de mise à jour (mai 2018) et de calculer différents paramètres démographiques [99].

Ces différentes données sont affichées dans le tableau de la rubrique "Résumé des statistiques démographiques" [102] :

- "*Size*" : taille de la population à la date de la dernière mise à jour du *studbook* (nombre de mâles, de femelles, d'individus à sexe inconnu) en prenant compte de la sélection effectuée au préalable.

- "*Life Expectancy*" : espérance de vie moyenne à la naissance ou capture calculée en faisant la moyenne de la durée de vie de animaux dont on connait les dates de naissances/capture et de décès.
- "*30 day survival*" : pourcentage des survivants à 30 jours d'âge et taille totale de l' échantillon sur l'ensemble de la population sélectionnée.
- "*25 pourcent live to*" : année à laquelle la survie (Lx) atteint 25%, 10%, 5% et 1% (moyenne entre mâles et femelles).

  La survie L_x correspond au pourcentage d'individus survivant d'une année à l'autre (soit 1 – mortalité).
- "*Oldest living*" : le plus vieux animal actuellement en vie.
- "λ" : taux de croissance de la population de l'année $n+1$ par rapport à l'année n, moyennée pour les mâles et les femelles. Il est estimée à partir de l'équation d'Euler (Eq : 1.3) [107].

$$\lambda = \int_{x=0}^{x} l_x m_x e^{-rx} dx - 1 \tag{1.3}$$

  - $\lambda < 1$: diminution de l'effectif
  - $\lambda = 1$: effectif stationnaire
  - $\lambda > 1$: croissance de l'effectif

  La croissance est une propriété de la population qui dépend de la fécondité et de la survie, elle mesure le remplacement des générations.
- "r" : taux de croissance instantané de la population, moyennée pour les mâles et les femelles.
  - $r < 0$: diminution de l'effectif
  - $r = 0$: effectif stationnaire
  - $r > 0$: croissance de l'effectif
- "$R0$" : taux de fécondité net, c'est le taux de croissance par génération (nombre moyen de progéniture qu'un individu peut produire durant sa vie, moyenné pour les mâles et les femelles. $R0 > 1$ pour une population croissante et $R0 < 1$ pour une population décroissante.
- "T" : temps moyen de génération de la population (moyenné pour les mâles et les femelles), c'est le temps moyen entre la reproduction d'une génération n et la reproduction de la génération $n+1$. On peut l'estimer avec la formule ci-dessous (Eq : 1.4) [107].

$$T = \frac{\ln \int_{x=0}^{x} l_x m_x dx}{r} \tag{1.4}$$

Détails démographiques sous PMx La table "Détails démographiques" permet d'avoir accès à un ensemble de données telles que la mortalité, la fécondité, le taux de survie par classe d'âge et par sexe, ainsi qu'à des graphiques tels la pyramide des âges, les projections stochastiques et le modèle de mortalité des mâles et des femelles [102] (Figure : 18). Les individus dont le sexe est inconnu sont répartis à 0,5 entre mâles et femelles.

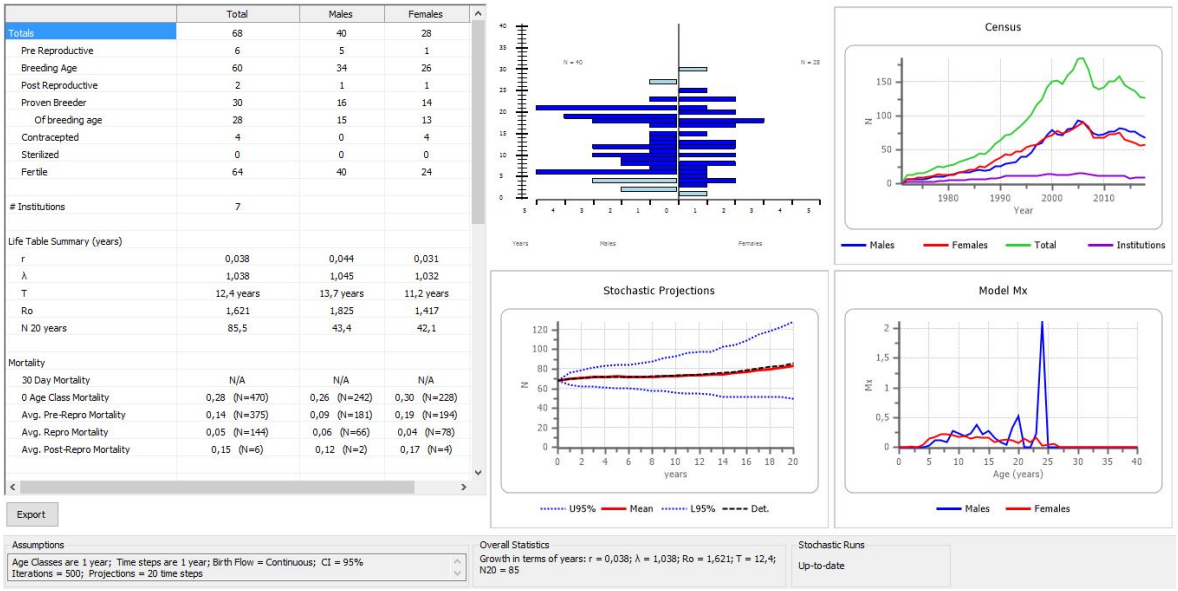


FIGURE 18 – Détails démographiques sur PMx [Réalisé par l'auteur]

Pyramide des âges La pyramide des âges est une représentation graphique permettant d'avoir une vue d'ensemble de la répartition par âges de la population mâle et femelle [102]. Il s'agit d'un histogramme représentant, pour chaque sexe, le nombre d'individus (axe des abscisses) appartenant à une classe d'âge donnée (axe des ordonnées).

Dans cette étude une classe d'âge à une durée d'un an. PMx réalise ce graphique en prenant en compte la sélection de population réalisée auparavant. PMx permet également de représenter les animaux reproducteurs ($M_x > 0$) et non reproducteurs ($M_x = 0$) : immatures et individus âgés. Les animaux d'âge inconnu ne sont pas représentés (Figure : 19).

Évolution de la croissance de la population L'évolution de la croissance de la population depuis le début du recensement à la dernière date de mise à jour peut être modélisée par le graphique d'évolution de la taille de la population. Celui-ci peut décrire l'évolution de la totalité de la population ainsi que celle des mâles et des femelles. Nous pouvons ainsi avoir une vue d'ensemble sur les différentes périodes de croissance,

décroissance ou stagnation de la population au cours des années.

PMx permet la création de ces graphiques mais ne prends pas en compte la sélection de population, en effet, il utilise l'ensemble des données relatives à tous les individus présents dans le *studbook* d'origine. Les graphiques de cette étude ont donc été réalisés grâce au tableur de la feuille de calcul Excel de Microsoft Office à partir des données du *studbook* sur SPARKS (Figure : 23).

Proportion d'individus reproducteurs et taux de croissance en fonction du temps La proportion d'individus reproducteurs Ne/N est celle des individus participant à la reproduction.

Comme cité auparavant, λ désigne le taux de croissance de la population de l'année $n+1$ par rapport à l'année n, moyennée pour les mâles et les femelles [107]. PMx prends en compte la sélection de population pour réaliser le graphique du taux de croissance de la population en fonction des années. Nous avons donc édité le graphique relatif aux années 1975 à 2018, en effet, les importations de macaques de 1972 à 1974 rendaient les données de λ trop élevées et perturbaient la visualisation de variations λ de 1975 à 2018 (Figure : 24).

Évolution du nombre d'institutions en fonction du temps Afin d'évaluer le nombre d'individus par institution ainsi que le celui des institutions en fonction du temps nous avons utilisé les données du *studbook* sur SPARKS. En effet, PMx ne prends pas en compte la sélection de population réalisée.

Afin de permettre une vue d'ensemble des transferts entre institutions de 1972 à 1975 nous avons réalisé des cartes décrivant ces transferts et des diagrammes circulaires du nombre d'individus par institution en 1972 (Figure : 32), 1985 (Figure : 33), 2006 (Figure : 34) et 2013 (Figure : 35).

Nombre de naissances et fertilité Afin d'obtenir une vue globale du nombre de naissances au cours du temps nous avons réalisé un histogramme du nombre de naissances en fonction des années de 1972 à 2018 avec les données du *studbook* sur SPARKS. En effet, le logiciel PMx permet d'éditer ce graphique mais ne prends pas en compte la population sélectionnée pour l'analyse (Figure : 36).

Par ailleurs, PMx permet d'éditer le graphique modélisant le taux de fertilité Mx en fonction de la classe d'âge [102]. La fertilité est le nombre moyen de nouveaux-nés du même sexe produits par un individu appartenant à une classe d'âge x. Pour chaque

portée, chaque parent est attribué de 0.5 des naissances. Ce nombre est obtenu en divisant le nombre de naissances ayant eu lieu au cours d'une classe d'âge par le nombre total d'animaux ayant une chance de se reproduire (*Risk Mx*) pour un sexe donné. Le "*Risk Mx*" désigne le nombre d'animaux vivants au cours d'une classe d'âge donc qui ont une chance de se reproduire (Figure : 37).

Taux de mortalité et taux de survie par classe d'âge Le taux de mortalité Q_x correspond à la proportion d'individus mourant dans la classe d'âge x à $x+1$ [102]. Ce taux est obtenu en calculant le rapport du nombre d'animaux de même sexe,morts pendant une classe d'âge sur le nombre d'animaux, de même sexe, qui étaient vivants au début de la classe d'âge (nombre d'animaux qui présentent un risque "$RiskQ_x$"). Le "$RiskQ_x$" est le nombre d'animaux vivants au début d'une classe d'âge et qui ont donc un risque de mourir au cours de cette classe d'âge.

PMx fournit le taux de mortalité des mâles et femelles pour chaque classe d'âge en prenant compte de la sélection de population. Nous pouvons ainsi obtenir un graphique de Q_x en fonction des classes d'âges.

Le taux de survie L_x par classe d'âge est l'opposé du taux de mortalité et est donc obtenu en faisant $L_x = 1 - Q_x$ (Figure : 45).

Saisonnalité des naissances et des décès PMx permet d'éditer des graphiques du nombre des naissances et décès par mois [99]. Nous pouvons ainsi comparer les saisonnalités de naissances et décès en fonction du sexe ou de la localisation. PMx fournit des test de Chi-carré afin d' évaluer les différences significatives de saisonnalité (Figure : 38, Figure : 46).

***Sex Ratio* et *Sex Ratio* à la naissance** Le *sex-ratio* ou rapport des sexes désigne le rapport du nombre de mâles et de femelles à un moment donné [108]. Le *sex-ratio* à la naissance est le rapport du nombre de mâles à la naissance sur le nombre de femelles à la naissance. Ces deux taux peuvent être différents en fonction de la mortalité et de la mortinatalité des mâles et des femelles. Un *sex-ratio* biaisé est un taux différent de 1 : 1. Le logiciel PMx permet d'éditer les graphiques du *sex-ratio* à la naissance 39 et du *sex-ratio* (Figure : 40) en fonction des années, ces données prennent en compte la sélection de population effectuée.

Analyse génétique de la population

La génétique des populations La génétique des populations est une discipline qui étudie la distribution des changements de fréquence des allèles dans les populations d'êtres vivants, sous l'influence des pressions évolutives : sélection naturelle, dérive génétique, mutations et migrations [109]. Elle utilise des outils mathématiques et statistiques développés entre 1920 et 1940 par Ronald A. Fischer, Sewall Wright et John BS Haldane et se base sur l'application des principes fondamentaux de la génétique mendélienne à l'échelle des populations. Il s'agit de la synthèse de la génétique mendélienne et de la théorie de l'évolution (néo -darwinisme).

L'étude génétique des populations a pour objectifs de décrire les génotypes, d'estimer leur fréquence et celle des allèles d'un gène, déterminer leur distribution au sein d'une population, afin de prédire l'évolution des fréquences des allèles dans les populations sous l'effet des forces évolutives.

Cette analyse génétique s'inscrit dans une volonté d'assurer la pérennité des populations à l'état sauvage à travers la conservation ex-situ des populations captives [64]. Les populations captives souffrent d'une perte génétique due à la dérive génétique, de par leur taille et combinaisons de croisements entre individus limitées. La gestion génétique des populations tente ainsi de minimiser cette perte de variabilité génétique en visant à favoriser la rétention génétique des allèles de la population fondatrice dans leur descendance. Pour cela, il est nécessaire d'effectuer une analyse génétique de la population.

Facteurs influençant la diversité génétique La diversité génétique correspond à la diversité allélique retenue au cours du temps présente dans la population étudiée [60]. Il s'agit également du niveau d'hétérozygotie attendu dans cette population.

Pour cela on introduit la notion de "fondateur", il s'agit d'individus nés à l'état sauvage qui n'ont aucun lien de parenté entre eux et qui, en se reproduisant, sont à l'origine de la population captive étudiée. Ils sont considérés comme étant 100% hétérozygotes [49, 110].

Il existe différents facteurs influençant la diversité génétique retenue dans une population [109] :

- La Loi de Hardy-Weinberg : dans une population effectuant des croisements aléatoires (panmixie) il n'y a pas d'évolution génotypique ni allélique.

- Les différents régimes de reproduction : Homo/hétérogamie, auto-fécondation, ceux-ci modifient la distribution des différents génotypes.
- Les forces évolutives modifient la fréquence des allèles au sein d'une population.
  - Mutation : source fondamentale de variation
  - Migration : introduction de nouveaux allèles dans une population
  - Sélection naturelle : avantage ou désavantage adaptatif d'un allèle (*fitness*)
  - Dérive génétique : fluctuations aléatoires des fréquences résultant d'un échantillonnage aléatoire parmi les gamètes pour générer la génération suivante. Il s'agit d'un processus important dans les petites populations.

Loi de Hardy-Weinberg La loi de Hardy-Weinberg est un modèle théorique de la génétique des populations postulant que, les fréquences alléliques et génotypiques au sein d'une population vérifiant un certain nombre de conditions, sont en équilibre au cours des générations [111]. Elle se base sur les hypothèses suivantes :

- La population est constituée d'organismes diploïdes à reproduction sexuée
- Panmixie : croisement aléatoire des individus et donc pangamie (croisement aléatoire des gamètes)
- Les générations ne sont pas chevauchantes (tous les individus participant à la reproduction appartiennent à la même génération)
- Il s'agit d'une population isolée, non soumise aux migrations (aucun gène n'est introduit par des individus migrants)
- La population est de taille définie (grande taille)
- Il n'y a pas de mutation ni de sélection

L'ensemble des ces hypothèses est rarement vérifié par une population naturelle.

On considère un locus à deux allèles A et a de fréquences respectives p et q. Les fréquences p et q parmi les gamètes sont égales aux fréquences alléliques parmi les adultes qui les ont produit.

Les proportions de Hardy-Weinberg p^2, $2pq$ et q^2 (fréquences génotypiques à l'équilibre en fonction des fréquences alléliques) sont atteintes en une génération pour une espèce diploïde. Les fréquences alléliques sont constantes au cours du temps, il y a absence d'évolution et maintien du polymorphisme. Si l'ensemble des hypothèses énoncées est respecté, on peut prédire exactement les fréquences génotypiques à partir de fréquences alléliques d'une population.

Les paramètres génétiques au sein d'une population Afin de procéder à l'étude génétique d'une population nous disposons de différents outils tels que les paramètres génétiques calculés à partir du pedigree des individus. Le logiciel PMx nous permet d'obtenir les valeurs de ces différents paramètres ainsi que des modélisations graphiques nous permettant une vue d'ensemble de la variabilité génétique de la population de *Macaca tonkeana* en mai 2018 sélectionnée.

Analyse génétique de la population fondatrice L'analyse du *pedigree*, tant la perte d'hétérozygotie comme la perte de variation allélique au sein d'une population doit commencer par l'analyse des "fondateurs" .En effet, toute estimation de perte de variabilité génétique découle de celle de la population fondatrice. L'analyse de la perte allélique se base sur la probabilité que les allèles présents à l'origine chez les individus fondateurs se transmettent à leur descendance.

Le terme "*Founder Genome Surviving*" représente la proportion de matériel génétique issu des fondateurs et retrouvé dans la population captive étudiée [49]. Il désigne la somme de la rétention allélique de chaque fondateur, c'est à dire, le produit de la rétention allélique moyenne par le nombre de fondateurs. La rétention allélique désigne la probabilité que les allèles de chaque fondateur soient présents chez au moins un descendant vivant dans la population étudiée. Le "*Founder Genome Surviving*" est étroitement corrélé à la perte de variabilité génétique causée par la dérive génétique.

La moyenne de la contribution génétique de chaque fondateur aux descendants peut être déterminée à partir de l'analyse de la "matrice basée sur la transmission Mendélienne" qui fournit la relation génétique entre chaque paire d'individus dans la population. Le logiciel PMx base l'ensemble des calculs de paramètres génétiques sur cette matrice (*kinship matrice*). La proportion allélique, transmise par un fondateur à un descendant est égale au coefficient d'apparentement génétique entre le descendant et le fondateur. Par ailleurs, la somme des apparentements génétiques entre un fondateur et tous les descendants vivants est égale au nombre de "copies génétiques" attendues de chaque allèle d'un fondateur dans la population étudiée.

PMx nous fournit un graphique représentant la rétention allélique par fondateur (Figure : 49).

La diversité génétique (GD) Comme indiqué ci-dessus, la diversité génétique GD correspond au niveau d'hétérozygotie transmise par la population des fondateurs à la population captive [49]. GD est comprise entre les valeurs 0 et 1. La formule

permettant de calculer GD est la suivante, avec Nf = nombre de fondateurs, q_i la fréquence de l'allèle i dans la population actuelle (Figure : 1.5).

$$GD_i = 1 - \sum_{i=1}^{2N_f} q_i^2 \tag{1.5}$$

Coefficient de consanguinité (F) La consanguinité est le croisement de deux individus apparentés car descendants d'un ancêtre commun appartenant à une population fondatrice.

Un sujet est considéré comme consanguin, si pour un locus donné, il possède deux allèles identiques, par copie d'un seul et même gène ancêtre. Le coefficient de consanguinité F désigne la probabilité que deux allèles d'un gène que possède un individu, choisis au hasard, soient identiques par descendance [112].

Le logiciel PMx nous fournit un histogramme représentant le coefficient de consanguinité *mean F* de 1972 à 2018 (Figure : 52).

Coefficient d'apparentement d'un individu (mk_i) Le coefficient d' apparentement d'un individu mk_i désigne le coefficient de parenté moyen entre un individu et les autres individus vivants, lui même inclus [64].

Ce coefficient se calcule avec la formule suivante (Eq : 1.6) où f_{ij} désigne la probabilité que deux allèles choisis au hasard, au même locus, chez deux individus soient identiques et N est le nombre total d'individus dans la population.

$$mk_i = \frac{\sum_{j=i}^{N} f_{i,j}}{N} \tag{1.6}$$

Coefficient d'apparentement moyen de la population (mk) Le coefficient d' apparentement moyen de la population est le coefficient d'apparentement des individus en considérant que le croisement des individus était aléatoire [112]. Il est corrélé à la perte de diversité génétique.

Ce coefficient est calculé avec la formule (Eq : 1.7) où f_x est le "*Founder Genome Equivalent*", c'est à dire, le nombre de fondateurs requis pour obtenir le même niveau de diversité génétique observée dans la population captive actuelle, considérant que tous les fondateurs étaient équitablement représentés avec 100% de rétention génétique.

$$\bar{mk} = \frac{1}{2f_x} = 1 - GD \tag{1.7}$$

Modélisations sur PMx

Les projections stochastiques versus les projections déterministes Une projection stochastique est un processus aléatoire évoluant en fonction du temps. Il s'agit d'une séquence temporelle représentant l'évolution d'un système représenté par une variable dont le changement est soumis à une variation aléatoire. Ce concept diverge du système déterministe où un processus ne peut évoluer que d'une manière. En effet, dans la projection stochastique, même si la condition initiale est connue, il y a plusieurs directions possibles d'évolution du processus [113].

Le logiciel PMx permet de réaliser des projections stochastiques et déterministes afin de modéliser l'évolution démographique de la population pendant une période de temps donnée [102]. Dans le cas des populations captives de petite taille, le biais du *sex-ratio* ou le faible nombre d'individus par classes d'âge influencent fortement les variations des paramètres démographiques. C'est pour cette raison que nous avons choisi de nous baser sur les projections stochastiques plus proches de la "réalité". Ces projections sont basées sur des simulations où la probabilité de survie de chaque individu dépend de son âge, de son sexe et du nombre de descendants produits par chaque femelle.

PMx peut ainsi établir un nombre important de simulations (500 par défaut) et aboutir à l'estimation d'un nombre d'individus censés composer la population dans une période de temps donnée avec un intervalle de confiance de 95%.

Évolution démographique et de la diversité génétique d'une population Les populations captives sont de taille limitée, fragmentées et dispersées entre différentes institutions [64]. La capacité d'une institution à élever un grand nombre d'individus d'une espèce reste limité par la composante économique et spatiale. La mise en place de plans conservation *ex situ* au sein des parcs zoologiques et des réserves animalières permet de s'assurer que la conservation des espèces se fait dans l'objectif de rétablir et renforcer les populations sauvages. Le principal objectif est alors de rétablir une taille démographique ainsi qu'une variabilité génétique qui assurent la survie de la population. Pour cela, il existe diverses recommandations d'élevage au niveau démographique et génétique [9].

Dans l'article "*The millenium ark : How long a voyage, how many staterooms, how many passengers ?*" [46], Soulé et al. expliquent la réalisation de diverses modélisations permettant de calculer le seuil de diversité génétique à maintenir au sein de la population pour que celle-ci soit considérée comme viable. Ainsi, pour qu'une population soit

viable, la diversité génétique maintenue doit être de 90% sur 200 ans. Il s'agit de la "zone comprise entre une perte potentiellement dommageable de diversité génétique et la perte tolérable d'hétérozygotie". La durée de temps afin d'assurer ce pourcentage est de 200 ans par défaut mais peut être ajusté en fonction de la population étudiée.

Le logiciel PMx nous permet de réaliser des projections sur l'évolution de la diversité génétique de la population sur une période de temps donnée [102]. Cela permet de déterminer le choix de différents paramètres qui permettraient d'atteindre ce pourcentage de variabilité génétique pendant une période de temps donnée. Les différents paramètres sur lesquels ont peut jouer un rôle sont :

- Le temps de génération T : modification de l'intervalle de temps entre deux naissances successives.
- Le taux d'accroissement λ : régulation du nombre de naissances par reproduction sélective et donc, autoriser la reproduction uniquement entre certains couples.
- N_{max} : nombre d'individus pouvant être élevés par institution en fonction de l'espace et du nombre d'institutions disponibles. Dans la conservation *ex situ*, N_{max} constitue le facteur limitant principal.
- Le nombre de fondateurs : on peut intégrer de nouveaux individus non-apparentés à la population captive afin d'incrémenter la variabilité génétique.

Par ailleurs, cette sélection de paramètres doit également aboutir à une population démographiquement viable. PMx nous fournit la possibilité de modéliser un planning reproductif. Nous pouvons ainsi estimer le nombre de naissances par an et le nombre de couples reproducteur nécessaires pour atteindre cet objectif. Cette estimation se base sur divers paramètres démographiques tels que le *sex ratio*, la taille moyenne d'une portée, le nombre de portées par an, la probabilité qu'un couple se reproduise ainsi que le taux de mortinatalité.

Chapitre 2

Analyse et interprétation des résultats du *studbook* sur PMx

Le *studbook* actualisé jusqu'à mai 2018 constitue notre base de données pour l'analyse démographique et génétique sur PMx. Afin d'obtenir des résultats significatifs, nous avons mis de côté les macaques provenant de Thoiry et les morts nés et à quelques jours de vie, dont les deux parents restaient inconnus, et, enfin, posé l'hypothèse de "multi-parenté" mentionnée ci-dessus.

2.1 Analyse démographique de la population

2.1.1 Description de la population en état vivante en mai 2018

Description générale de la population

En mai 2018, la population vivante est composée de 68 individus macaques de Tonkean dont 40 mâles et 28 femelles répartis dans les différentes institutions qu'on détaillera ci-dessous. Il y a 269 animaux sélectionnés sur PMx sur 488 macaques répertoriés dans le *studbook* (les autres appartenant à Thoiry ou étant morts-nés ou morts à quelques jours de vie à deux parents inconnus).

L'espérance de vie moyenne est de 15.9 ans. Dans les âges avancés, 25% de la population survit jusqu'à 23.8 ans, 10% atteint 31,3 ans, 5% jusqu'à 32.8 ans et 1% jusqu'à 38,2 ans.

La valeur du taux de croissance λ est de 1.038 et celle du temps de génération T est de 12.4 ans. La population présente une croissance en 2018 par rapport à 2017 de 3.8% de nouveaux individus et se renouvelle tous les 12 ans environ. Le pourcentage de la population effective Ne/N est de 36%.

Pyramide des âges

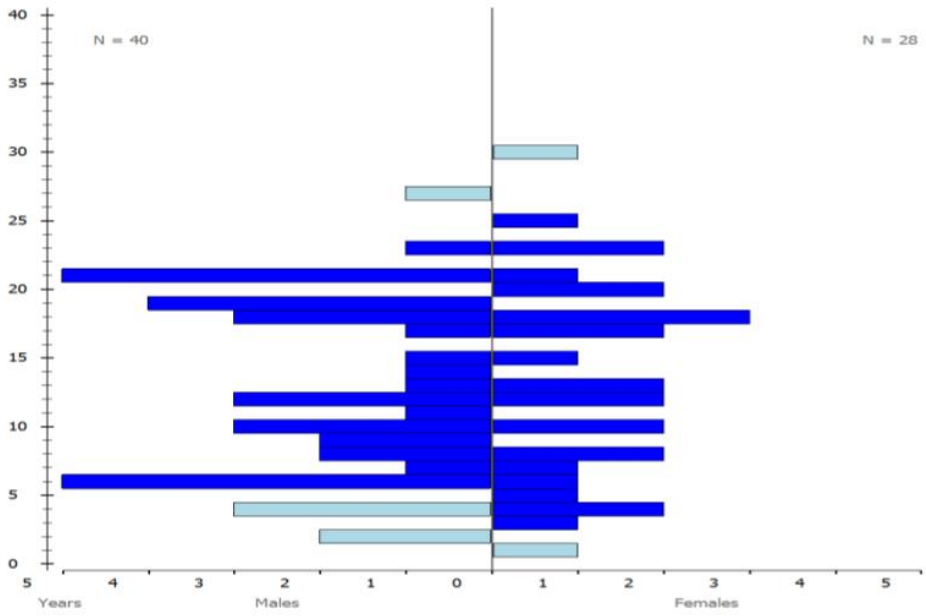


FIGURE 19 – Pyramide des âges de la population de tonkeans en mai 2018 sur PMx [Réalisé par l'auteur]

La pyramide des âges obtenue (Figure : 19) ne présente pas le modèle "en cloche" habituel avec un grand nombre de jeunes individus et un faible nombre d'animaux vieillissants.

Pour commencer, nous trouvons une absence des premières classes d'âges, de 0 à 1 ans pour les mâles et de 1 an pour les femelles. Il n' y a donc pas eu de naissances mâles en 2017-2018 ni de naissance femelles en 2017 dans l'ensemble de la population (Figure : 20). Cela nous interpelle, compte tenu de la présence de plusieurs individus reproducteurs dans la population étudiée en 2017 :

- Parc zoologique de l'Orangerie : 7 mâles et 4 femelles
- Centre de Primatologie de Strasbourg : 10 mâles et 8 femelles (6 sur 15 femelles en âge de reproduction ont été sous implant contraceptif de 2015 à 2018)
- La Plaine : 5 mâles et 6 femelles
- Parc zoologique *dell'Abatino* (Italie) : 3 mâles et 2 femelles
- *Zoologico Benito Juarez* (Mexique) : 3 mâles et 1 femelle

Les individus ayant été transférés au *Parco Faunistico dell'Abatino* et *Benito Juarez* ont été perdus de vue ("*lost to follow up*"). Nous savons uniquement qu'en janvier

2015, au cours d'une période de 3 semaines, 12 macaques de Tonkean captifs au *Parco Faunistico dell'Abatino* sont décédés. En ce qui concerne le Centre de Primatologie de Strasbourg, il n'y a eu qu'une seule naissance en 2017-2018, peut-être causé par la mise sous contraception en 2015 d'environ un tiers des femelles en âge de reproduction.

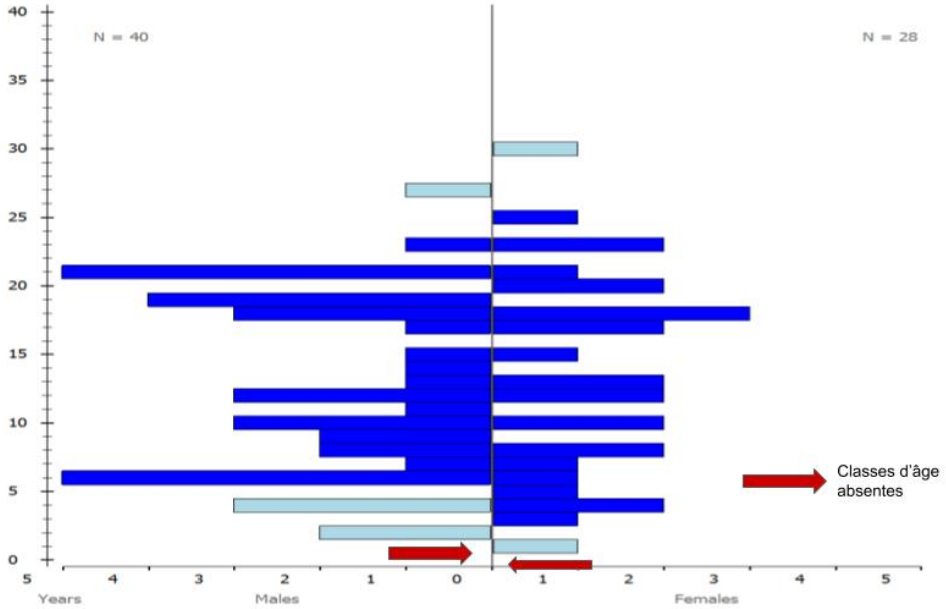


FIGURE 20 – Pyramide des âges : absence des premières classes d'âges [Réalisé par l'auteur]

Finalement, la population, mâle et femelle, de 17 à 21 ans est la plus représentée dans la population de 2018. Cette classe d'âge correspond aux individus nés entre 1997 et 2001 : à cette période il y a eu un nombre de naissances plus ou moins constant (Figure : 36) et un faible taux de mortalité (Figure : 41) d'où la présence de ces individus dans la population actuelle.

De plus, on remarque un *sex ratio* biaisé à la faveur des mâles. On a un faible nombre de femelles de 5 à 16 ans, donc nées entre 2002 et 2013. Cela s'explique par le décès de nombreuses femelles en 2008 et 2014 nées à cette période : il y a eu une mortalité élevée au parc zoologique *Santo Inacio* à Quintasi en 2014 et un grand nombre d'euthanasies au Centre de Primatologie de Strasbourg en 2008 à cause de la positivité des tests Herpès B. Par ailleurs, il y a eu une perte d'information relative aux femelles transférées au parc zoologique *dell'Abatino* à Rieti (2007 et 2009) et *Benito Juarez* à Morelia (2002) qui ont été perdues de vue.

Distribution de la population actuelle

La population en mai 2018 se repartit entre sept institutions se trouvant principalement en France. Les parcs se situant en Italie (*Parco Fausnitico dell'Abatino*) et au Mexique (*Parque Zoologico Benito Juarez*) sont hypothétiques, en effet, les individus transférés dans ces institutions ont été perdus de vue ("*ltf*") et nous n'avons pas eu de nouveaux renseignements les concernant. En France, cinq institutions hébergent encore des macaques de Tonkean appartenant à la population étudiée : le parc zoologique de l'Orangerie à Strasbourg, le Centre de Primatologie de Strasbourg, l'Espace Zoologique de Saint-Martin La Plaine, le parc zoologique du Bois d'Attilly à Ozoir-la-Ferrière et le Parc Paysager et Animalier du Reynou au Vigen (Figure : 21).

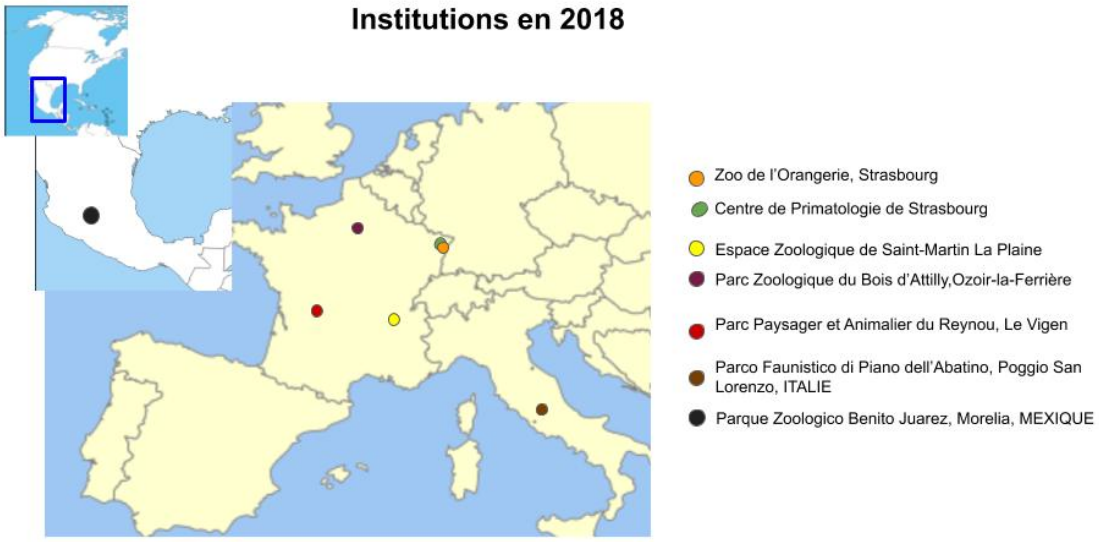


FIGURE 21 – Carte représentant les institutions hébergeant des *M. tonkeana* en mai 2018 [Réalisé par l'auteur]

Les macaques de repartissent au sein des différentes institutions comme indiqué dans le graphique ci-dessous (Figure : 22). Les principaux centres animaliers élevant des *M. tonkeana* sont le Centre de Primatologie de Strasbourg, le parc zoologique de l'Orangerie à Strasbourg et l'Espace Zoologique de Saint-Martin La Plaine. L'institution comptant le plus grand nombre d'individus est le Centre de Primatologie de Strasbourg avec 29 animaux (42,6%).

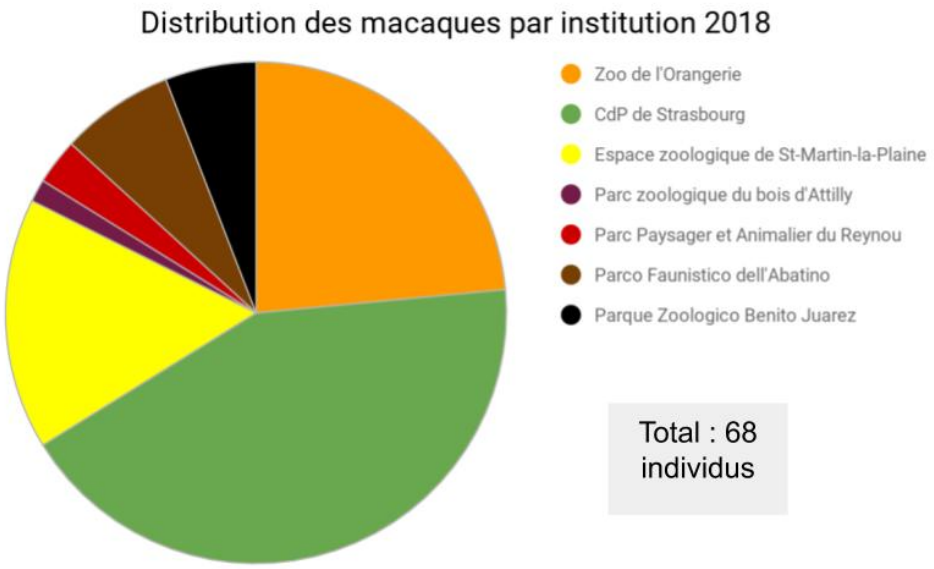


FIGURE 22 – Répartition des *M. tonkeana* au sein des institutions en mai 2018 [Réalisé par l'auteur]

2.1.2 Historique de la population

Maintenant que nous avons décrit l'état de la population en mai 2018 nous allons décrire son évolution démographique depuis 1972.

Évolution de la taille de la population

La taille de la population de macaques de Tonkean étudiée présente quatre phases et trois pics de décroissance (Figure : 23) :

- 1972-2000 : croissance de la population, celle-ci passe de 12 à 91 individus
- 2000-2002 : la population décroit de 91 à 74 macaques
- 2002-2006 : nouvelle phase de croissance avec augmentation de 74 à 108 *M. tonkeana*
- 2006-2018 : phase de stagnation du nombre d'individus autour de 70 avec juste un pic isolé de décroissance en 2014

En résumé, la population de macaques de tonkeans étudiée représente quatre phases d'évolution avec un tendance générale à la croissance jusqu'à 2006 puis à la stagnation autour de 70 individus au cours de ces dernières années.

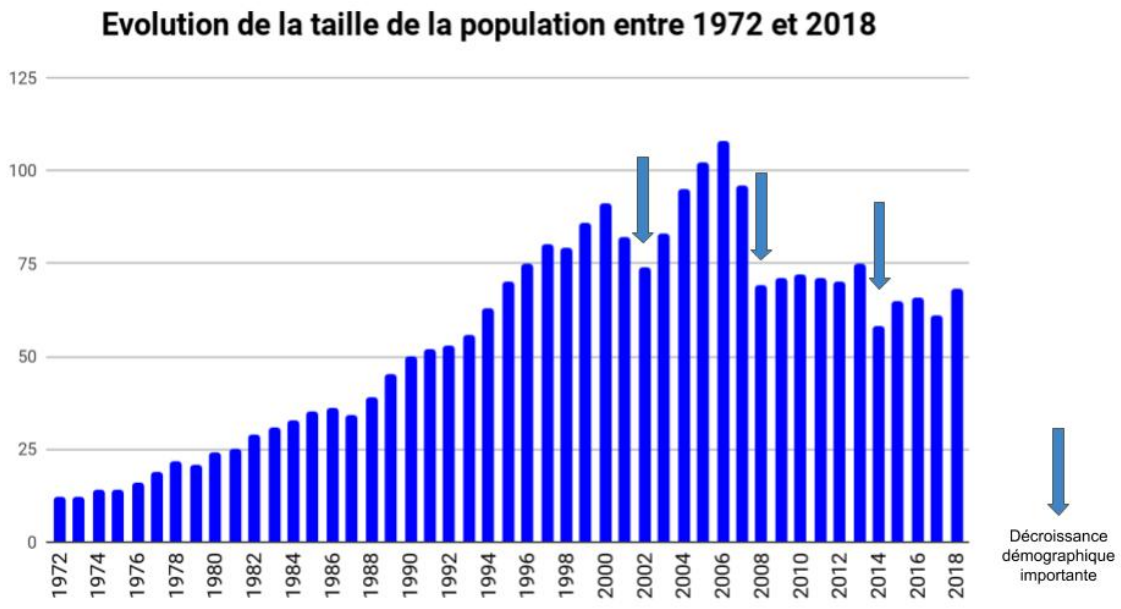


FIGURE 23 – Évolution de la taille de la population entre 1972 et 2018 [Réalisé par l'auteur]

Taux de croissance λ de 1975 à 2018

Nous avons choisi de représenter le taux de croissance qu'à partir de l'année 1975. En effet les valeurs de λ de 1972 à 1974 étant très élevées (import d'individus issus de populations sauvages), elles ne nous permettaient pas de voir le détail de l'évolution de λ après 1975 sur le graphique représenté ci-dessous (Figure : 24).

Le taux de croissance de la population étudiée oscille autour de 1.1 de 1975 à 2002 (croissance démographique) puis présente des variations importantes autour de 1 (stagnation de la taille de la population) ponctuées par trois chutes de λ symbolisées par les flèches dans le graphique ci-dessous (Figure : 24). Ces trois périodes ont lieu dans les années 2002-2003, 2007-2009 et 2014-2018, le taux de croissance y devient inférieur à 1, cela correspond avec les phases de décroissance explicitées dans le chapitre précédent.

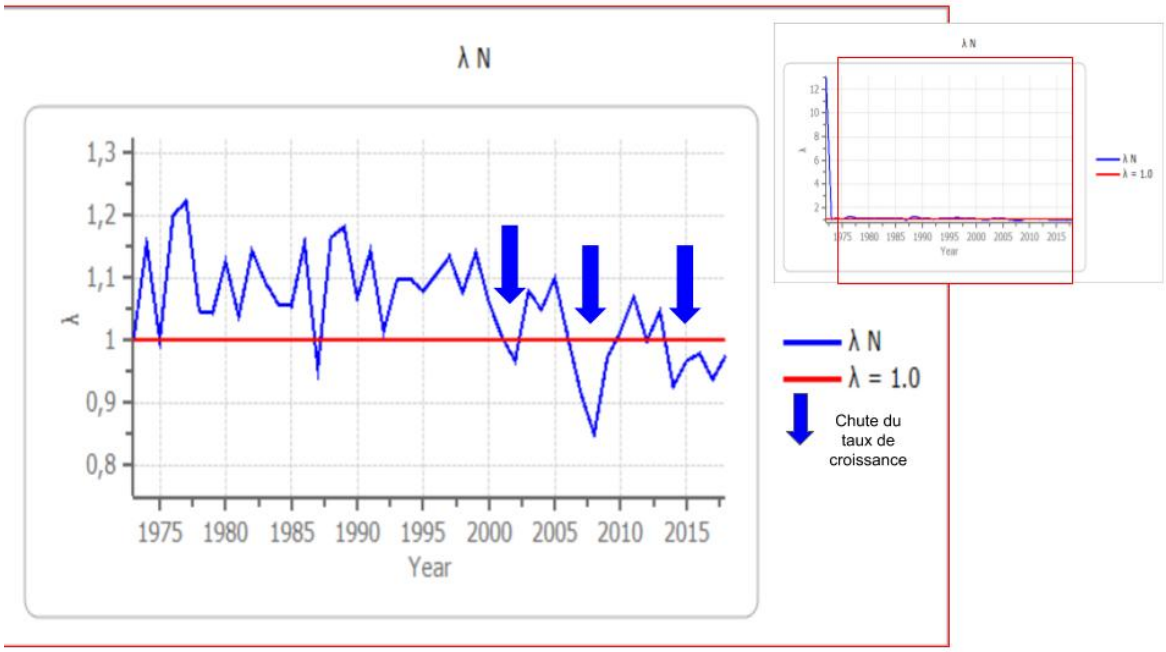


FIGURE 24 – Évolution du taux de croissance entre 1975 et 2018 [Réalisé par l'auteur]

Transferts entre institutions de 1972 à mai 2018

La population de macaques de Tonkean étudiée a comme origine l'import d'animaux issus de l'état sauvage depuis les îles d'Indonésie (Sulawesi et Java) en 1972. Il y a eu deux principales vagues d'importation de *M. tonkeana*, une première en août 1972 de neuf individus depuis Sulawesi à Landskron. Le deuxième apport, de trois animaux, depuis Java, se fait en novembre 1972 au parc zoologique de Rotterdam, au Pays-Bas (Figure : 25).

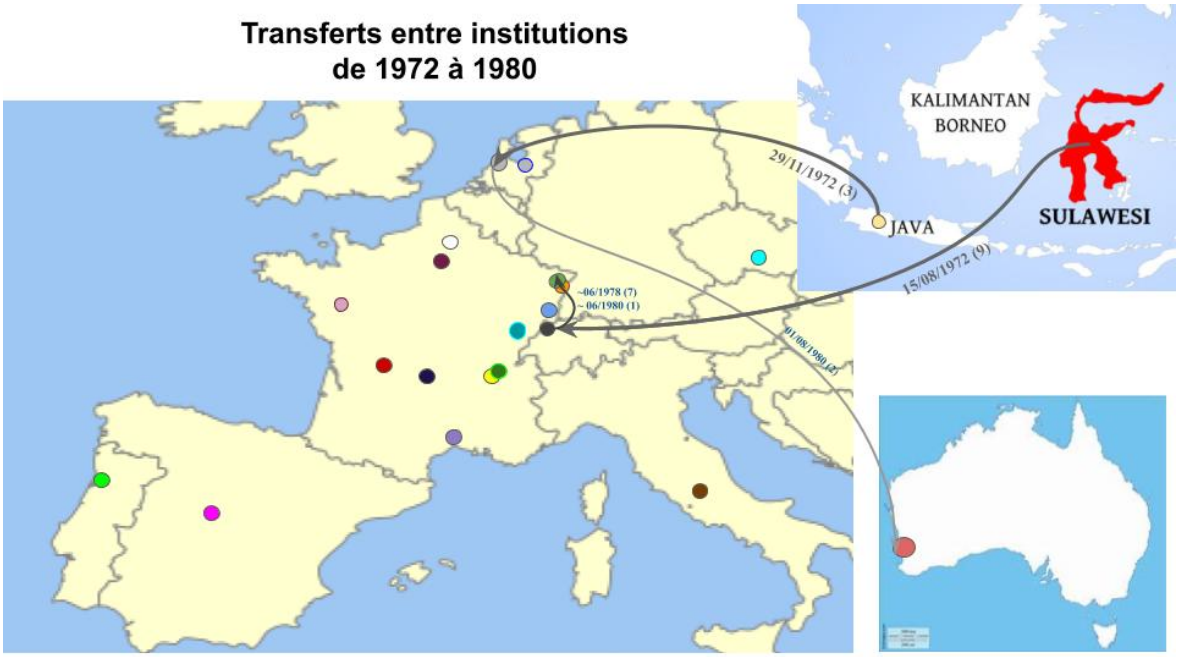


FIGURE 25 – Transferts des macaques de Tonkean entre 1972 et 1980 [Réalisé par l'auteur]

Dans les années 1981 à 1990, il y a de nombreux transferts entre le Centre de Primatologie de Strasbourg, le parc zoologique de l'Orangerie et le Parc Zoologique et Botanique de Mulhouse. De plus, trois individus sont envoyés dans des parcs zoologiques aux États-Unis (Figure : 26).

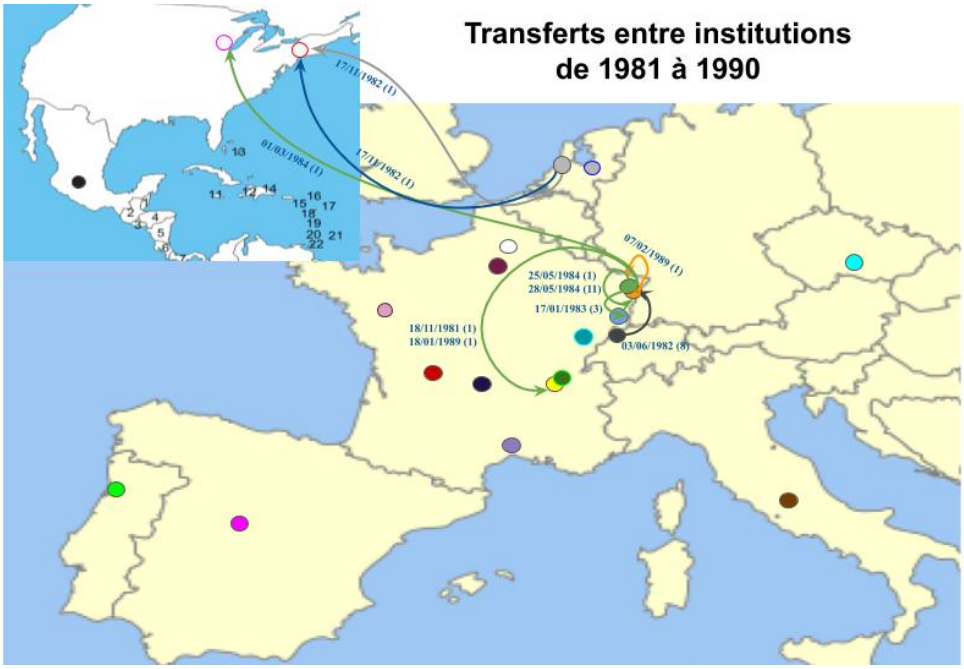


FIGURE 26 – Transferts des macaques de Tonkean entre 1981 et 1990 [Réalisé par l'auteur]

Les années 1991 à 2000 sont caractérisées par une recrudescence du nombre d'institutions hébergeant des macaques de Tonkean et donc par de nombreux transferts essentiellement en France (Figure : 27).

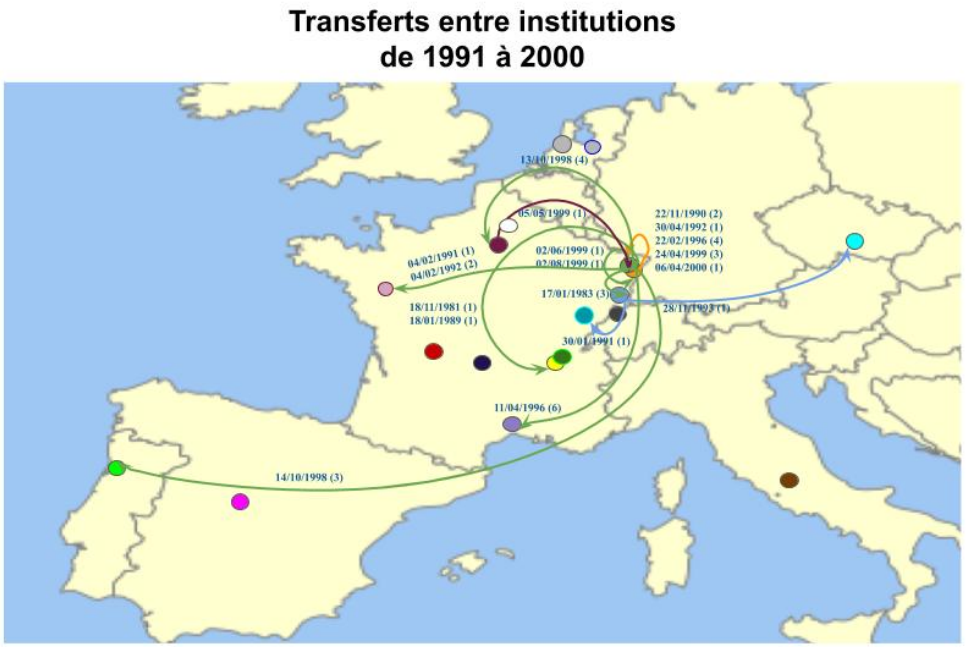


FIGURE 27 – Transferts des macaques de Tonkean entre 1991 et 2000 [Réalisé par l'auteur]

Durant les années 2001 à 2010, le nombre de centres animaliers élevant les tonkeans se restreint et les transferts sont essentiellement réalisés en Europe, aux *Parco Faunistico dell'Abatino* en Italie et au parc zoologique *Santo Inacio* au Portugal (Figure : 28).

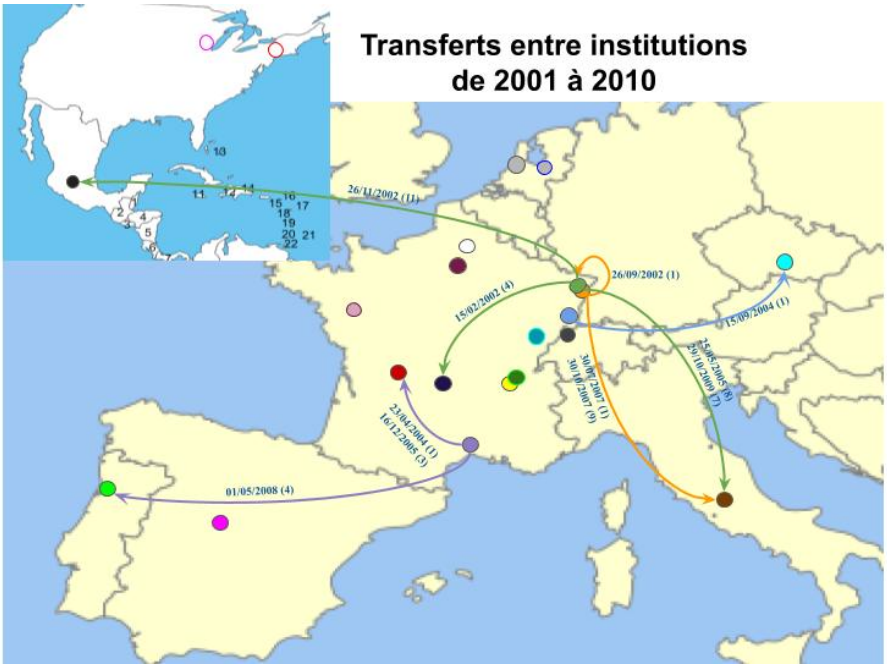


FIGURE 28 – Transferts des macaques de Tonkean entre 2001 et 2010 [Réalisé par l'auteur]

Finalement, lors des années 2011 à 2018, il n'y a eu qu'un transfert à l'étranger, au parc zoologique *Santo Inacio*. Les autres déplacements ont lieu en France, essentiellement depuis le Centre de Primatologie de Strasbourg au Jardin Exotique de Folembray et depuis Le Parc Animalier d'Auvergne au Parc Paysager et Animalier du Reynou (Figure : 29).

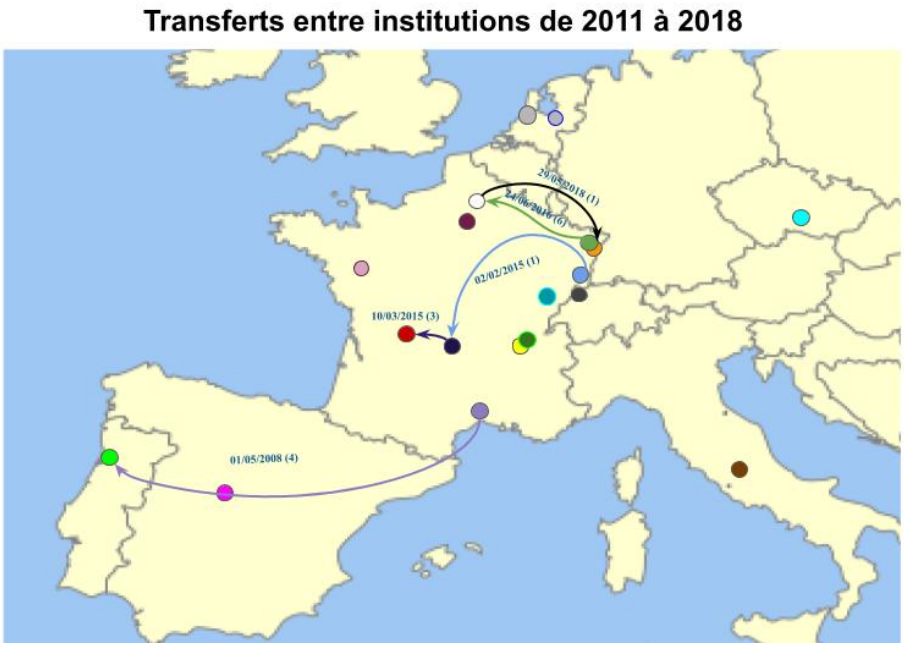


FIGURE 29 – Transferts des macaques de Tonkean entre 2011 et 2018 [Réalisé par l'auteur]

FIGURE 30 – Légende des institutions ayant hébergé des *M. tonkeana* [Réalisé par l'auteur]

Évolution des institutions hébergeant des *M. tonkeana* de 1972 à mai 2018

Nous remarquons une augmentation du nombre de centres de 1972 à 2007 puis une diminution du nombre jusqu'à 2018 (Figure : 31).

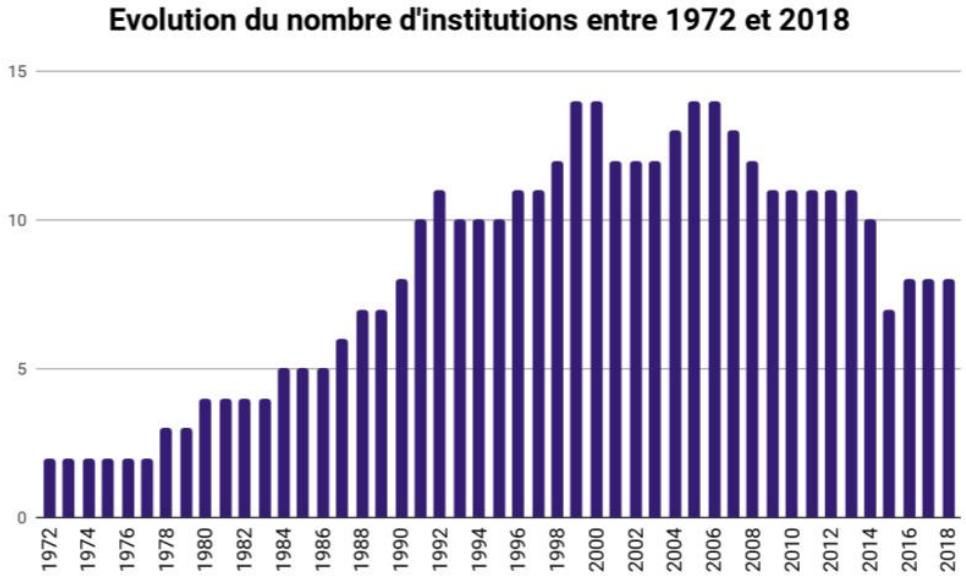


FIGURE 31 – Évolution du nombre d'institutions de 1972 à 2018 [Réalisé par l'auteur]

En 1972, il y a seulement deux centres réunissant l'ensemble des ancêtres de la population étudiée : Landskron et le parc zoologique de Rotterdam (Figure : 32).

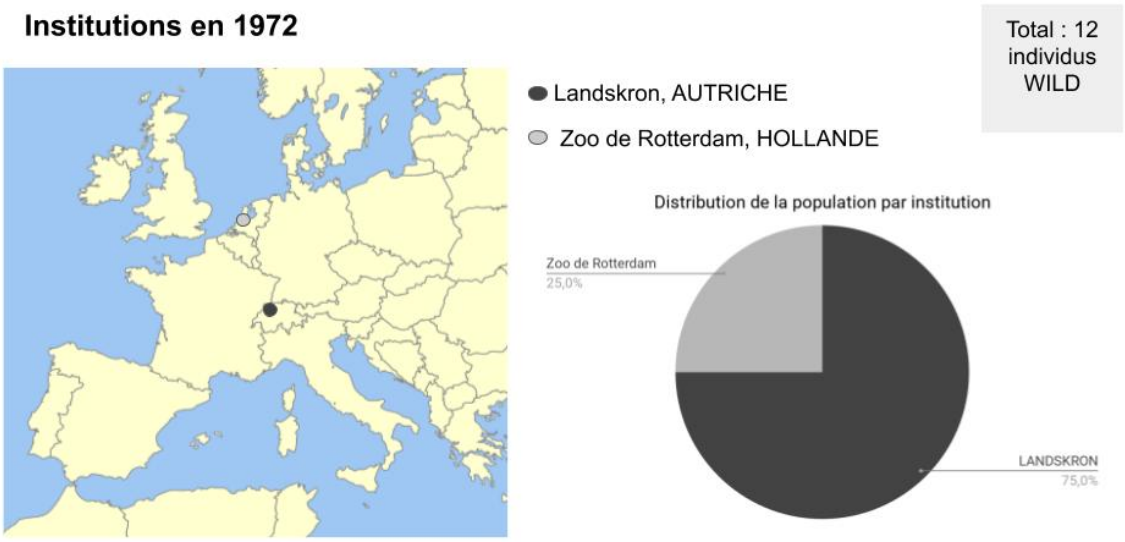


FIGURE 32 – Institutions et distribution des *M. tonkeana* en 1972 [Réalisé par l'auteur]

Treize ans après l'introduction des macaques de Tonkean en Europe, la population a triplé de taille et on compte quatre centres français dont deux regroupent la majorité

des animaux (Centre de Primatologie de Strasbourg et le parc zoologique de l' Orangerie à Strasbourg) (Figure : 33).

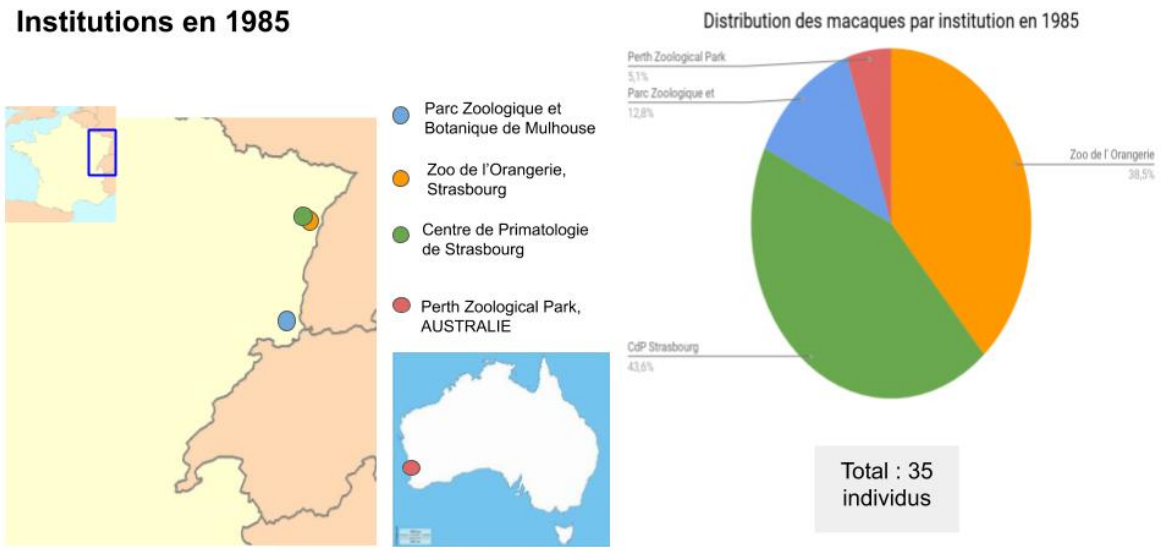


FIGURE 33 – Institutions et distribution des *M. tonkeana* en 1985 [Réalisé par l'auteur]

En 2006, le nombre d'institutions élevant ces animaux atteint son maximum. Celles-ci se concentrent surtout en France et cinq se trouvent à l'étranger (Espagne, Italie, R. Tchèque, Portugal, Mexique et Australie). Le Centre de Primatologie de Strasbourg et le parc zoologique de l' Orangerie concentrent toujours la majorité de la population (Figure : 34).

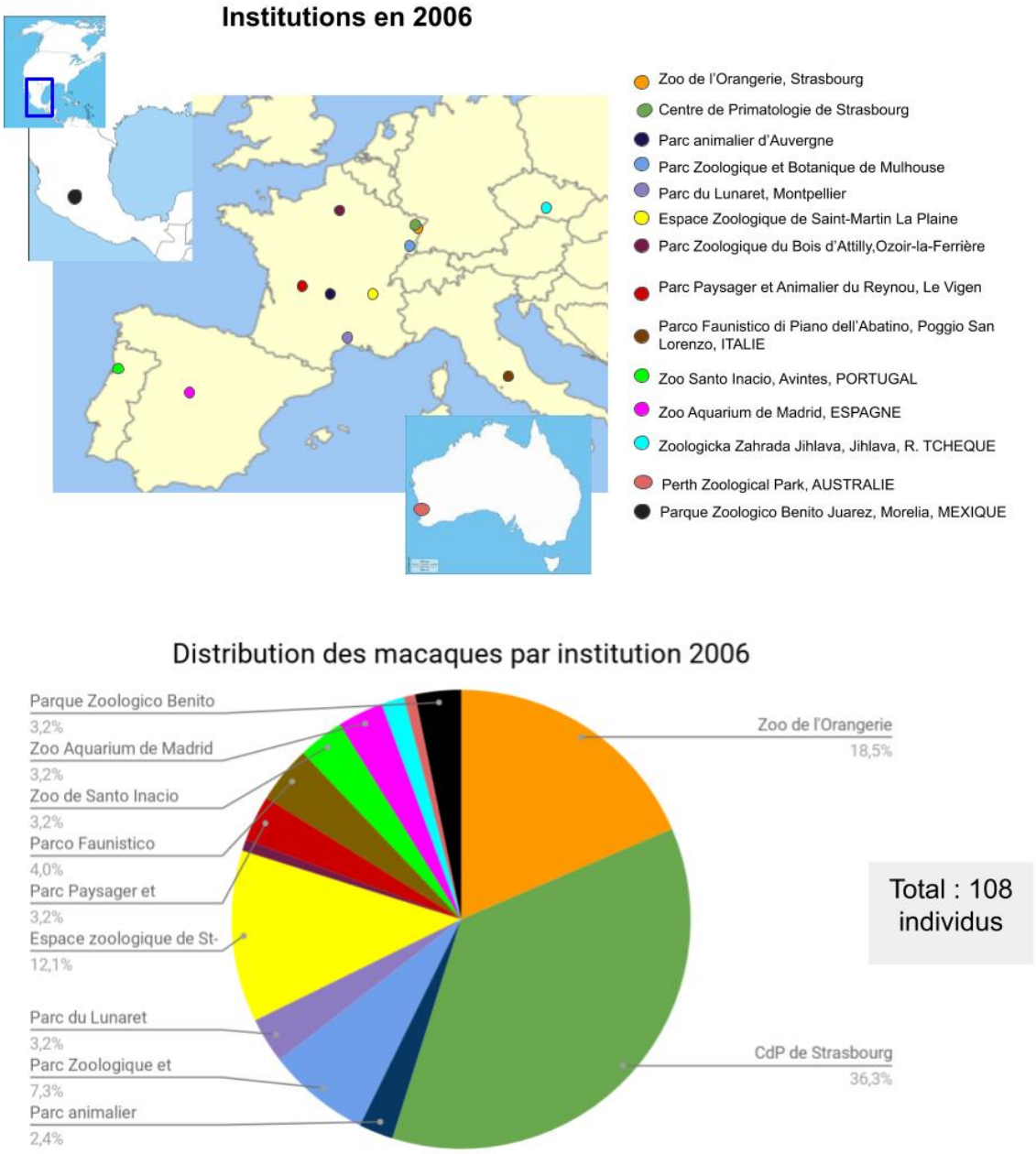


FIGURE 34 – Institutions et distribution des *M. tonkeana* en 2006 [Réalisé par l'auteur]

En 2013, le nombre d'institutions passe de 14 à 13 et la taille de la population diminue d'environ un tiers. Le Centre de Primatologie de Strasbourg monopolise plus d'un tiers des macaques suivi à égalité du parc zoologique de l' Orangerie et de l' Espace Zoologique de St-Martin La Plaine (Figure : 35).

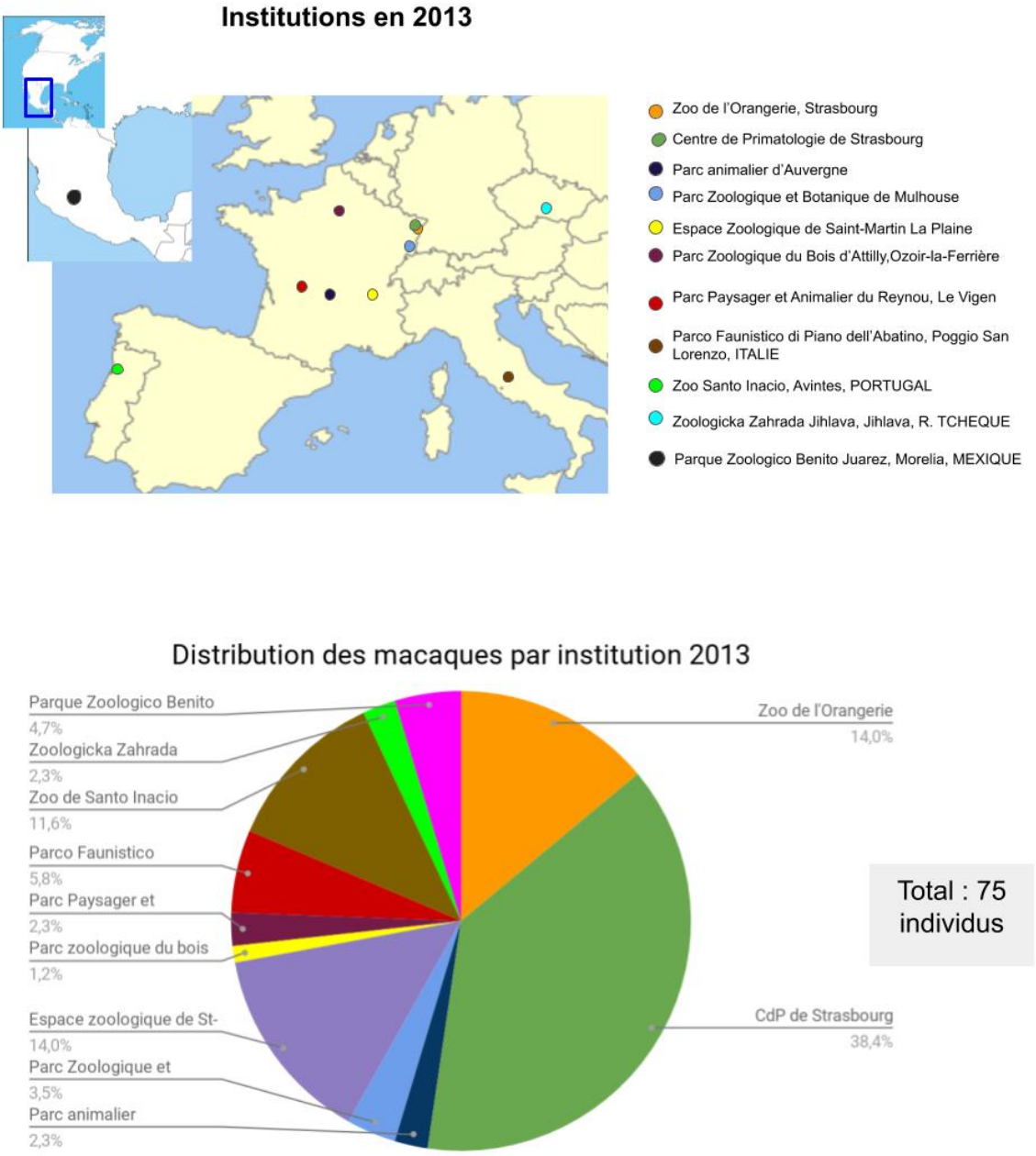


FIGURE 35 – Institutions et distribution des *M. tonkeana* en 2013 [Réalisé par l'auteur]

2.1.3 Dynamique des populations

Dynamique de la reproduction

Évolution du nombre de naissance de 1972 à 2018 Nous observons une augmentation globale du nombre de naissances de 1972 à 2003. Celle-ci commence à 2 en 1974 et atteint son maximum de 15 en 2003. Cette période est suivie par une phase de

décroissance qui commence en 2004 et se poursuit jusqu'à 2018 où il n'y a qu'une seule naissance (Figure : 36).

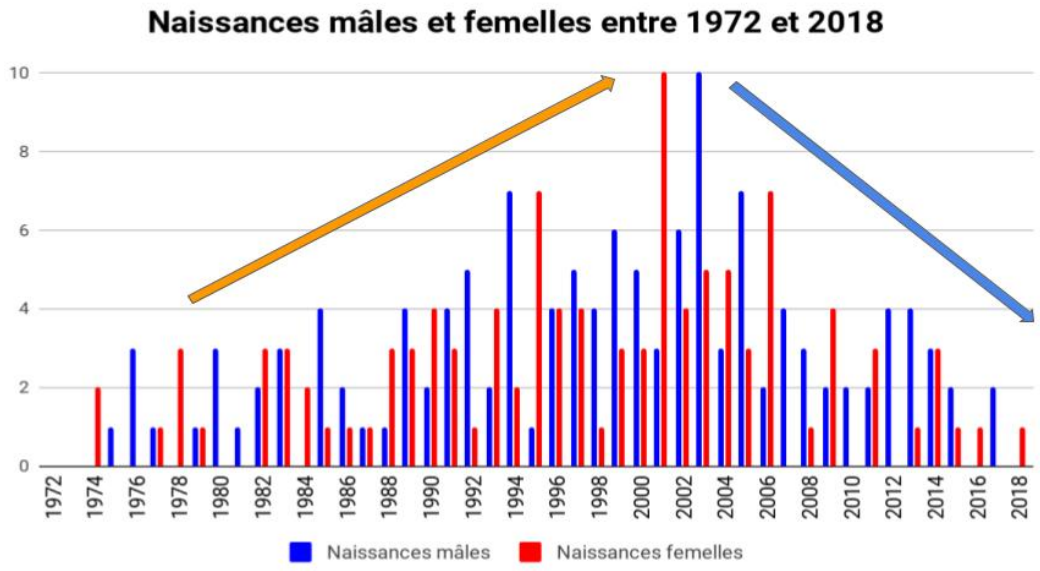


FIGURE 36 – Évolution du nombre de naissances de 1972 à 2018 [Réalisé par l' auteur]

Taux de fertilité (Figure : 37) La population de *M. tonkeana* étudiée commence à se reproduire à 5 ans pour les mâles et 4 ans pour les femelles. Ces valeurs correspondent avec les données trouvées dans la littérature où l'âge de début de reproduction des femelles oscille entre 4 et 6 ans [85].

Le taux de fertilité des mâles suit globalement l'allure de celui des femelles pour les espèces élevées en captivité. En effet, le contrôle de la reproduction *ex situ* passe par la gestion de la reproduction de la femelle avec la mise en place de mesures de contraception sur celle-ci et par l'emplacement des femelles avec des mâles reproducteurs. Ici, c'est le cas, excepté pour deux pics du taux de fertilité des mâles.

L'âge de la première reproduction est de 4 ans pour les femelles et la fertilité reste stable autour de 0.2 de 5 à 23 ans puis chute et devient nulle vers les 27 ans. Cela correspond aux données obtenues par Thierry et al. dans leur étude de la reproduction des macaques de Tonkean menée de 1982 à 1994 : le taux de fertilité des femelles reste stable de 6 à 17 ans environ et devient nul vers 30 ans à cause du vieillissement [85].

Le taux de fertilité des mâles présente deux pics pour les âges de 20 et 24 ans. Le pic à 24 ans est dû à un seul individu s'étant reproduit, il s'agit de l'individu "T9252"

("Gaetan") ayant eu 40 descendants potentiels dont 21 confirmés. Le pic à 20 ans est dû à l'hypothèse de "multi-parenté", en effet, plusieurs mâles d'environ 20 ans ont été considérés comme des pères potentiels avec la même probabilité. Le taux de fertilité des mâles est légèrement plus important que celui des femelles (autour de 0.3) car les mâles peuvent se reproduire plus souvent que les femelles, en effet une femelle n'est pas reproductrice pendant toute la période de gestation et d'élevage du jeune (environ un an dont 6 mois de gestation et 6 mois d'allaitement).

Finalement, on constate que la période durant laquelle le taux de fertilité des femelles est maximal se situe entre 7 et 15 ans et celle des mâles entre 9 et 20 ans.

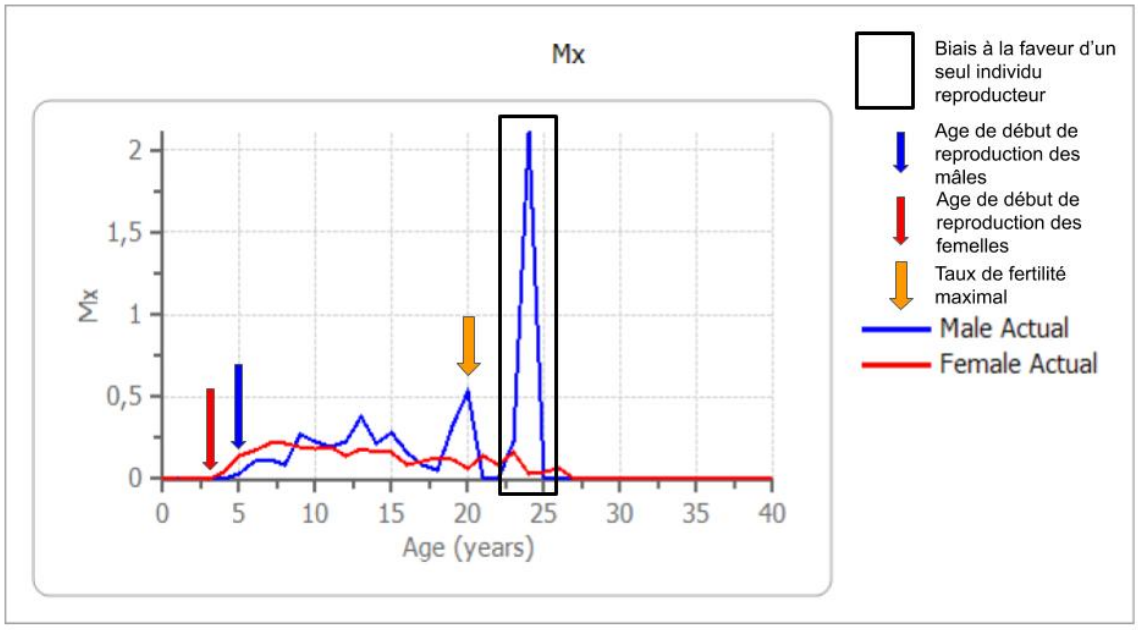
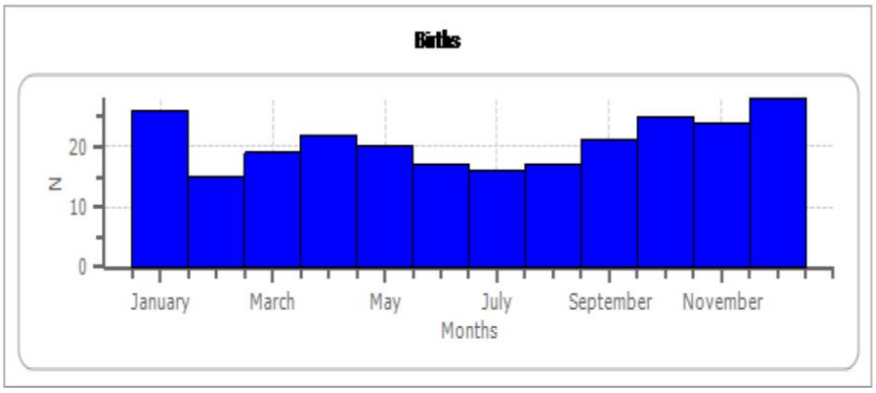


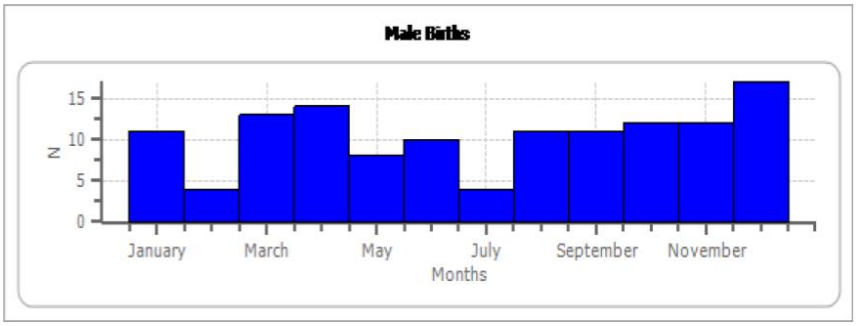
FIGURE 37 – Taux de fertilité par classe d'âge sur PMx [Réalisé par l'auteur]

Saisonnalité des naissances La population de *M. tonkeana* étudiée n'est pas saisonnière au niveau des naissances, en effet, d'après les test de *Chi-deux* respectifs au naissances totales, des mâles et des femelles, il n'y a pas de différence significative tout au long de l'année (Figure : 38). Leur reproduction en captivité, au cours des saisons, ne diffère donc pas vraiment de celle dans leur milieu naturel. En effet, l'espèce étudiée peut se reproduire toute l'année et peut, éventuellement, présenter des pics de reproduction lorsque les ressources alimentaires sont plus importantes. En captivité, ces ressources sont toujours constantes, les individus se reproduisent donc en fonction de leur allotement et du plan de reproduction prévu conditionnant le nombre de femelles et mâles reproducteurs mis en contact.

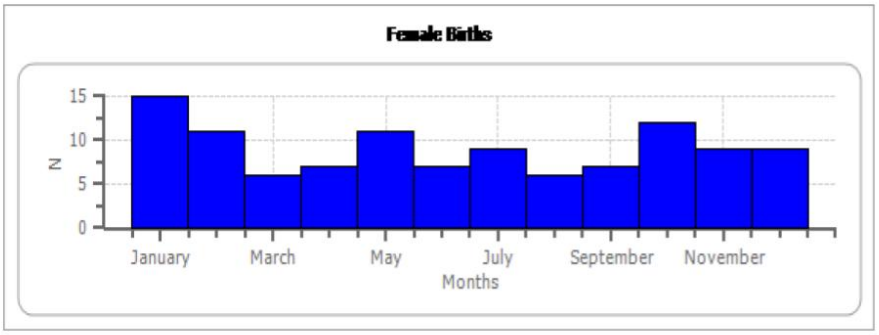


Total Births = 269
P[Uniform Distribution] > 0.05.
Chi-square = 9,49, df = 11

The two distributions are not statistically significantly different from each other.Chi Square = 15,69, df = 11



Total #Births = 136
P[Uniform Distribution] > 0.05.
Chi-square = 14,83, df = 11



Total #Births = 119
P[Uniform Distribution] > 0.05.
Chi-square = 9,13, df = 11

FIGURE 38 – Saisonnalité des naissances et test de *Chi-deux* sur PMx [Réalisé par l'auteur]

***Sex ratio* à la naissance et *sex ratio* après la naissance** Le *sex ratio* à la naissance est biaisé à la faveur des femelles de 1981 à 2016, il y a donc globalement plus de naissances femelles au sein de la population étudiée (Figure : 39).

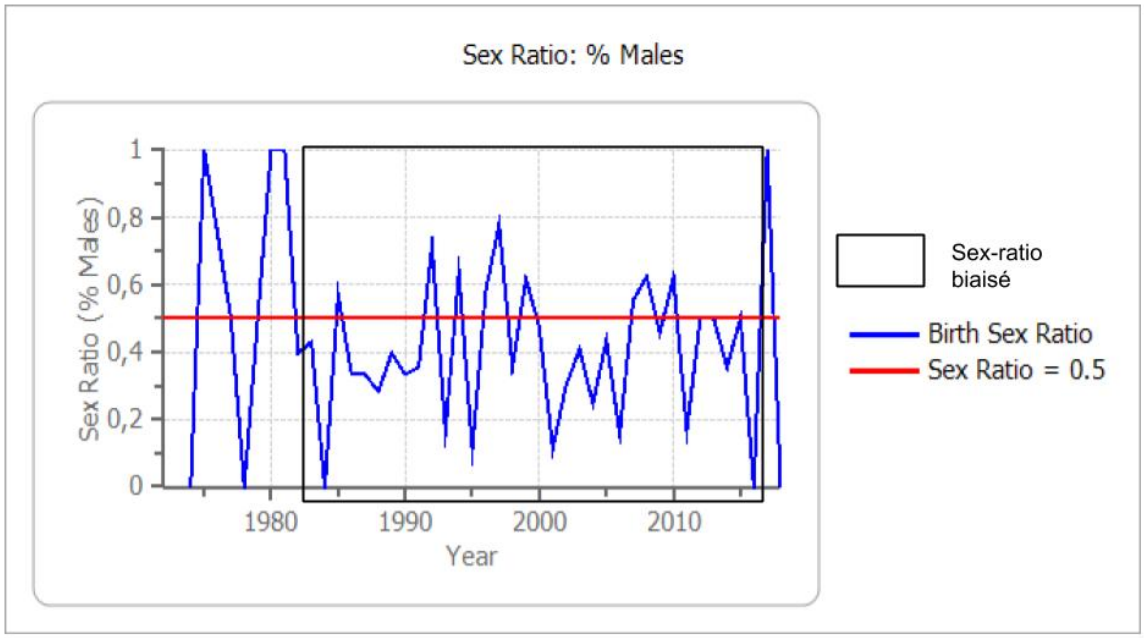


FIGURE 39 – *Sex ratio* à la naissance entre 1972 et 2018 sur PMx[Réalisé par l'auteur]

Le *sex ratio* après la naissance est également biaisé (Figure : 40). En effet, la population compte plus de femelles de 1972 à 2012 puis le *ratio* s'inverse à la faveur des mâles jusqu'à 2018. La différence entre le *sex ratio* avant et après la naissance est due à la différence du taux de mortalité entre mâles et femelles. La mortalité des mâles et plus importante que celle des femelles (Figure : 45) jusqu'à l'année 2013. Puis, ce taux s'inverse, la population de femelles devient âgée donc le risque de décès "$RiskQ_x$" s'accroît.

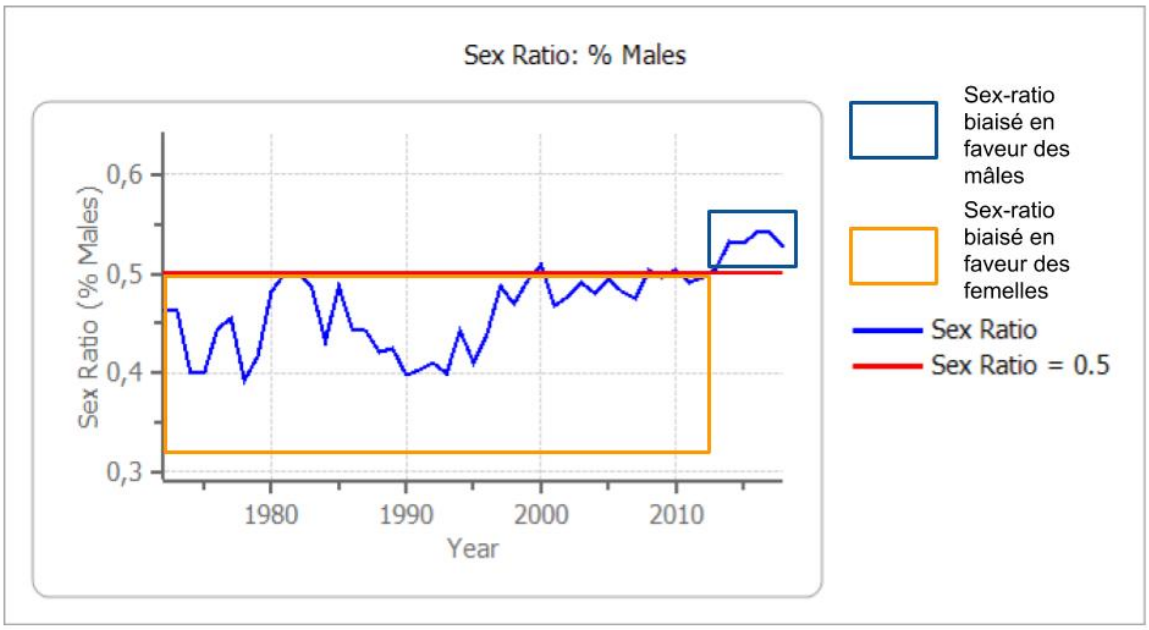


FIGURE 40 – *Sex-ratio* après naissance entre 1972 et 2018 sur PMx[Réalisé par l'auteur]

Mortalité

Évolution du nombre de décès de 1972 à 2018 Nous observons un nombre de morts plus ou moins constant de 1972 à 2018 excepté en 2001 où on compte 20 morts, la majorité étant des individus à sexe inconnu. Le deuxième pic a lieu en 2008 avec 23 morts dont la moitié des femelles. Finalement, le troisième pic intervient en 2014 où il y a 16 morts dont deux fois plus de femelles que de mâles (Figure : 41).

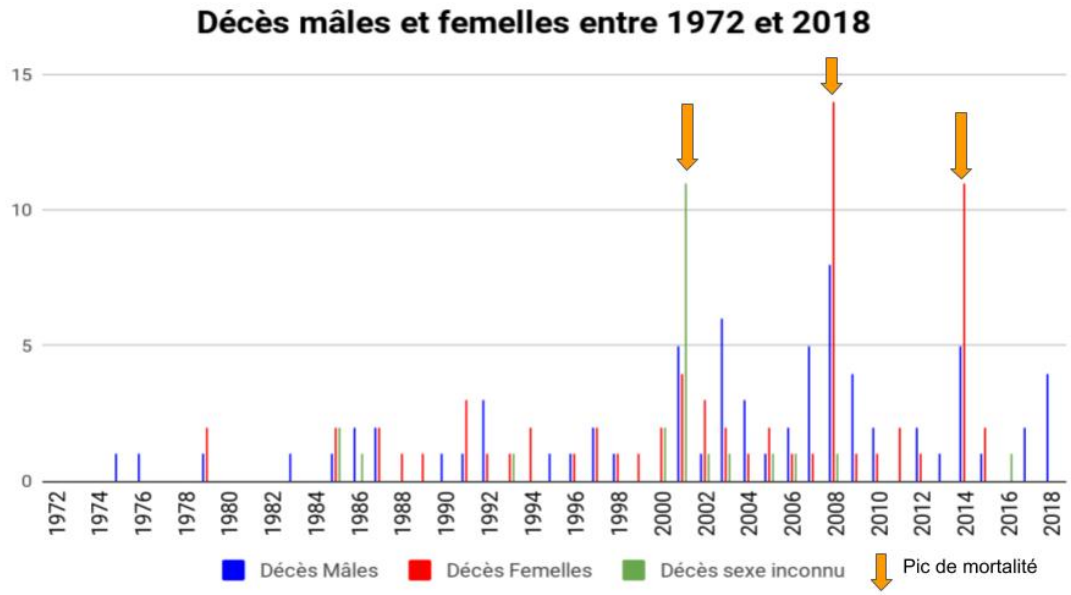


FIGURE 41 – Évolution du nombre de décès entre 1972 et 2018 [Réalisé par l'auteur]

Le premier pic de mortalité en 2001 peut être expliqué par une majorité de décès de jeunes, âgés de quelques jours, à l'Espace Zoologique de St-Martin la Plaine, au Parc Botanique et Zoologique de Mulhouse et au Centre de Primatologie de Strasbourg.

A Mulhouse on compte un mort né en décembre 2000, un autre mort né en décembre 2001, un mort né en janvier 2002 et un jeune de quatre jours en novembre 2001 par infection généralisée.

Ces périodes de décès ont donc eu lieu en hiver, on pourrait supposer que les températures basses ont favorisé l'abandon des petits à leur naissance et l'affaiblissement de leur système immunitaire et donc leur décès.

Au parc zoologique de La Plaine, nous comptons deux jeunes de trois jours morts en septembre 2000, un individu âgé de deux jours décédé en février 2000, un de deux jours mort en février 2000, un de cinq jours décédé en octobre 2001 et un de trois jours mort en décembre 2002. Le parc zoologique de St-Martin la Plaine, étant un des principaux centres reproducteurs de macaques de Tonkean, compte de nombreuses naissances, ce qui pourrait impliquer une mortinatalité plus importante que celle des autres centres.

Le centre de Primatologie de Strasbourg présente le même nombre de mortalités que St-Martin la Plaine en 2000-2002 mais les décès concernent de manière inégale des adultes et des individus vieillissants (Figure : 42).

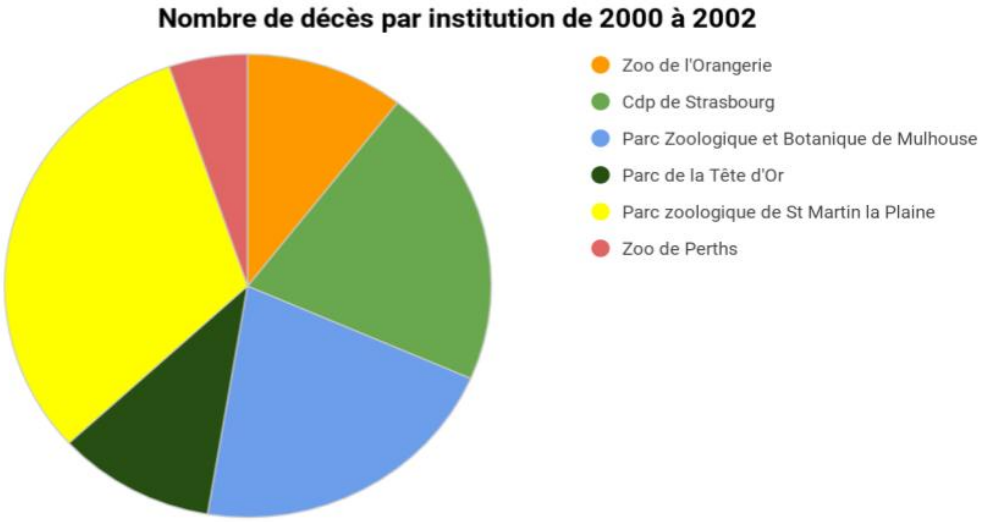


FIGURE 42 – Décès entre 2000 et 2002 [Réalisé par l'auteur]

Le pic de mortalité en 2008 est principalement expliqué par les seize euthanasies (quatorze réalisées au mois d'août), dont neuf femelles et sept mâles, effectuées au Centre de Primatologie de Strasbourg (Figure : 43). En effet, ces macaques ont été diagnostiqués Herpes B positifs et ont dû être euthanasiés sous l'injonction des autorités vétérinaires sanitaires officielles, malgré la volonté de les placer dans un autre centre.

Le virus Herpes B est une cause commune d'infections muco-cutanées chez les primates du genre *Macaca*. Ces individus peuvent en être porteurs asymptomatiques. Il s'agit d'une zoonose potentiellement mortelle causant une méningo-encéphalite fatale chez l'humain [114]. C'est pour cette raison que tous les macaques détenus en captivité doivent être testés pour ce virus et que les mesures mises en place lors de positivité au test sont drastiques.

FIGURE 43 – Décès en 2008 [Réalisé par l'auteur]

Finalement, le dernier pic de 2014, est principalement dû à onze décès au parc zoologique de *Santo Inacio* dont huit femelles, ayant eu lieu, majoritairement, au mois de novembre. Nous n'avons pas réussi à avoir plus de renseignements concernant ces décès (Figure : 44).

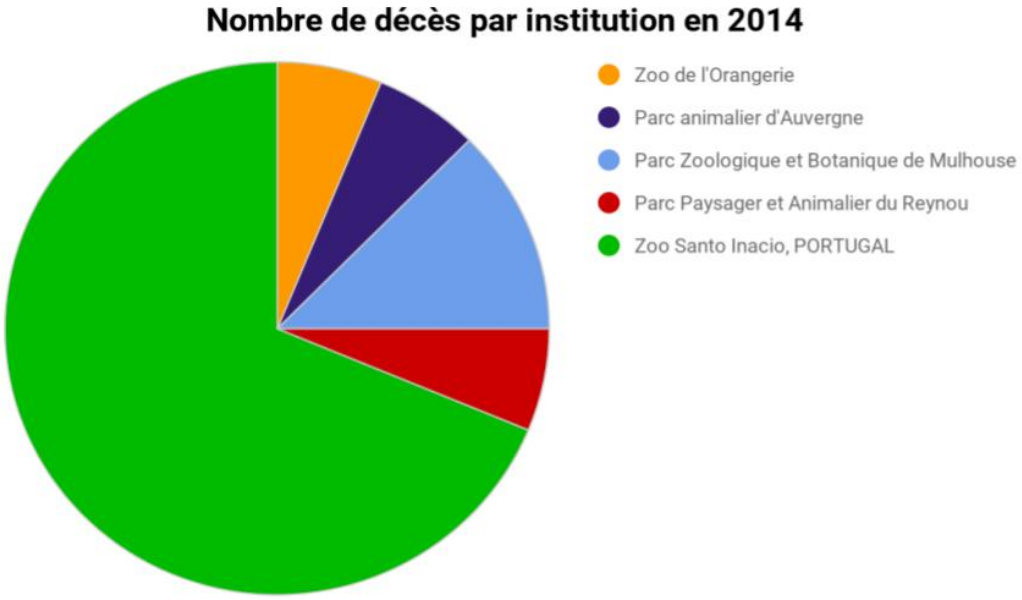


FIGURE 44 – Décès en 2014 [Réalisé par l'auteur]

Taux de mortalité La mortalité infantile est importante avant l'âge de deux ans avec un taux de 30%. Après l'âge de deux ans, les macaques de Tonkean présentent une plus grande probabilité de mourir à partir de 21 ans environ. Cette probabilité augmente avec l'âge avec des pics de mortalité plus importants entre 30 et 34 ans (Figure : 45). En tenant compte de tout cela, l'espérance de vie calculée respective à la population étudiée est de 16 ans.

On remarque, par ailleurs, que la mortalité des mâles et des femelles est décalée d'un an, en effet, celle des mâles est avancée par rapport à celle des femelles. Les mâles ont donc une plus grande probabilité de mourir avant les femelles pour un âge donné.

FIGURE 45 – Taux de mortalité par classe d'âge sur PMx [Réalisé par l'auteur]

Saisonnalité des décès La mortalité du groupe de macaques de Tonkean étudié est significativement élevée aux mois d'août et de novembre, le reste de l'année la mortalité ne présente pas de différences significatives (Figure : 46). Le pic de mortalité en août peut être expliqué par les euthanasies réalisées au mois d'août 2018 au Centre de Primatologie de Strasbourg. Le grand nombre de décès en novembre sont dûs aux morts ayant eu lieu au parc zoologique *Santo Inacio*(Portugal) en novembre 2014. La mortalité n'est donc pas réellement saisonnière, les différences étant dues à un grand nombre de décès ponctuels.

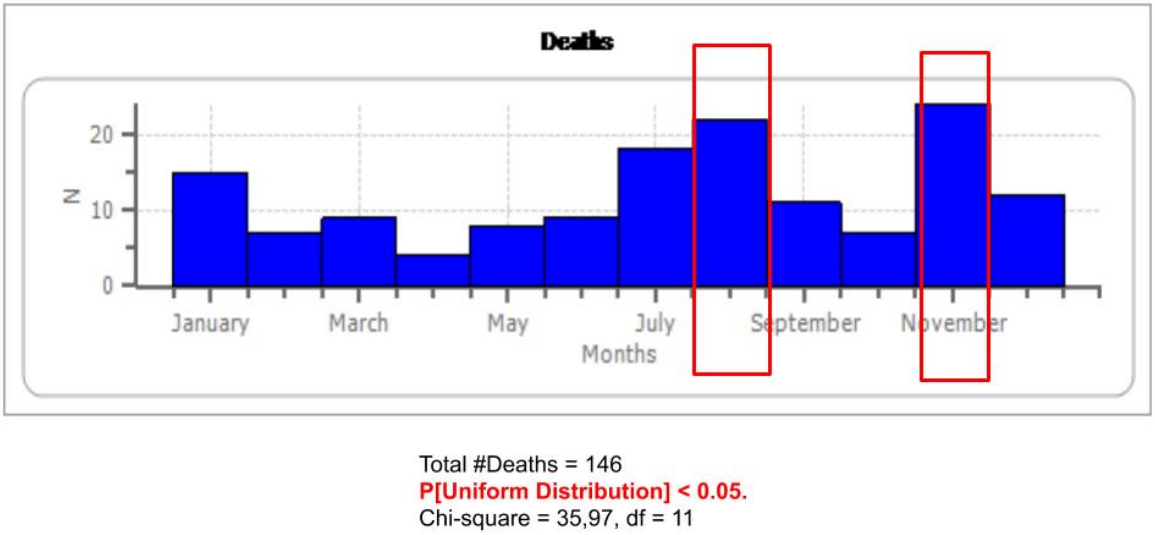


FIGURE 46 – Saisonnalité des décès sur PMx [Réalisé par l'auteur]

Évolution de la population de 1972 à 2018

Comme nous l'avons vu, le nombre de macaques augmente de 1972 à l'année 2000 (Figure : 47). Le nombre de naissances croît pendant ces années et celui de morts est faible ce qui aboutit à une recrudescence de la population d'où le taux de croissance plus ou moins constant au cours de ces années (Figure : 24). De plus, on remarque que cela correspond avec l'augmentation du nombre d'institutions hébergeant des macaques de Tonkean (Figure : 31). On pourrait donc expliquer cette évolution démographique par l'augmentation d'espace d'élevage disponible et donc l'encouragement de la reproduction de *Macaca tonkeana* de 1972 à 2000.

Dans les années 2001 à 2002 il y a une diminution de la population malgré un nombre de naissances constant et une mortalité à peine plus élevée (Figure : 47). En 2001, on constate une mortalité infantile à peine augmentée au Centre de Primatologie de Strasbourg et au parc zoologique de St-Martin la Plaine. La chute de population en 2002 s'explique par le transfert d'onze individus (6 mâles et 5 femelles) du Centre de Primatologie de Strasbourg au parc zoologique de *Benito Juarez* à Morelia au Mexique le 26 novembre 2002. A partir de ce moment, ils ont été considérés comme "perdus de vue" (*ltf*) et donc PMx ne fait apparaître aucune donnée les concernant à posteriori.

De 2002 à 2006, la croissance de la population est toujours constante et atteint son maximum en 2006 (Figure : 47). Cela s'explique, comme pour la période de 1972 à

2000, par un nombre de naissances plus ou moins constant combiné à un faible taux de mortalité. Ce nombre de naissances et toujours favorisé par une augmentation du nombre d'institutions atteint également son maximum en 2006 (Figure : 31).

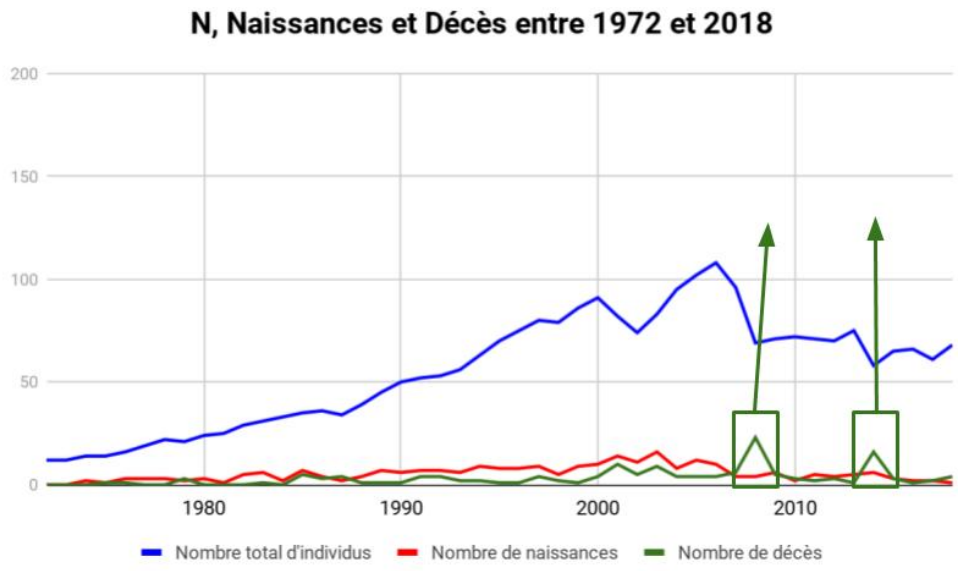


FIGURE 47 – Évolution du nombre d'individus, des naissances et des décès de 1972 à 2018 [Réalisé par l'auteur]

A partir de 2006, la population diminue (Figure : 47), tout comme le nombre d'institutions (Figure : 31) et atteint une valeur plus ou moins constante de 70 individus de 2008 à 2018. Cette décroissance démographique s'accompagne d'une diminution du nombre de naissances et d'une mortalité qui se maintient plus ou moins constante excepté à deux périodes. En effet, on observe deux pics de mortalité en 2008 et 2014 expliquant les chutes du nombre d'individus. Comme expliqué auparavant, ces deux pics correspondent à des décès groupés de macaques au Centre de Primatologie de Strasbourg en 2008 et au parc zoologique de *Santo Inacio* au Portugal en 2014.

En résumé, la population des macaques de Tonkean, évoluant de 1972 à 2018, principalement en Europe, présente une évolution démographique caractéristique de celle des espèces à reproduction aisée qui ont présenté un grand intérêt pour le public dans les parcs animaliers dans les débuts de leur introduction en Europe. Cet intérêt décroît au fur et à mesure des années et la nécessité d'aménager des enclos conformes aux normes du bien être animal et la volonté de réguler la croissance de cette population fait que les institutions pouvant détenir ces animaux sont de moins en moins nombreuses. Ceci explique la croissance exponentielle de 1972 à 2006 de la population de tonkeans issus

principalement des individus arrivés à Landskron en 1972 ainsi que la décroissance à partir de 2006. Par ailleurs deux pics de mortalité ponctuent cette évolution démographique en 2008 et 2014. Finalement, les données obtenues concernant la natalité et la mortalité concordent avec les données bibliographiques [85] : la reproduction des macaques ne présente pas de saisonnalité au cours de l'année et évolue en fonction de ressources alimentaires et spatiales disponibles.

2.2 Analyse génétique de la population

Une fois l'analyse démographique réalisée, il est essentiel d'évaluer la viabilité génétique de la population de *M. tonkeana* étudiée. Celle-ci est issue de huit fondateurs. Le pourcentage de *pedigree* connu est de 86,7% en tenant compte de l'hypothèse de "multi-parenté" et de 44,6% sans celle-ci. La diversité génétique atteint 85%. Le coefficient de consanguinité est de 15,8% pour un taux de population effective Ne/N de 36,3%.

2.2.1 Analyse de la population fondatrice

La population de macaques de Tonkean étudiée a comme origine des animaux prélevés dans la nature dans les îles de Sulawesi et importés en Europe en 1972.

Les fondateurs

La population étudiée en mai 2018 est issue de huit fondateurs (Tableau : V). Ces fondateurs, dont quatre femelles et quatre mâles proviennent des îles de Sulawesi. Ils furent importés au Château de Landskron le 15 août 1972. De ce site, ils furent transférés en France, au Centre de Primatologie de Strasbourg en 1978 et 1982, certains furent envoyés au parc zoologique de l'Orangerie et un au parc zoologique de Bronx (Figure : 48).

La table de fondateurs ci-dessous a été obtenue grâce au logiciel PMx (Tableau : V). L'âge indiqué est celui à la mort de l'individu. Le macaque "T9095" ("Dominant") est né vers l'année 1965 et son âge de décès est inconnu car il fut envoyé au parc zoologique de Bronx en 1984 et il a été perdu de vue depuis. Ce tableau nous fournit également le nombre total de descendants par fondateur ainsi que des taux de rétention allélique et de contribution génétique qu'on détaillera ci-dessous.

Tableau V – Tableau représentant les fondateurs de la population de tonkeans [Réalisé par l'auteur]

Numéro Studbook	**Sexe**	**Age**	**Taux de contribution génétique**	**Taux de rétention allélique**	**Nombre de descendants**
T9093	Femelle	31 ans	8,8830	0,8125	63
T9094	Femelle	25 ans	8,1959	0,7750	64
T9095	Mâle	Inconnu	16,3868	0,9530	66
T9096	Mâle	19 ans	6,5581	0,7370	64
T9097	Mâle	7 ans	0,3159	0,0850	35
T9099	Femelle	19 ans	7,0602	0,7180	47
T9100	Mâle	10 ans	2,0751	0,2670	64
T9101	Femelle	38 ans	9,4541	0,9545	50

Historique de l'introduction des fondateurs

En 1972, huit *M. tonkeana* furent importés des îles Sulawesi au centre de recherche basé au Château de Landskron. En 1975, un des macaques mourut. Puis, en 1978 et 1982, quatre et trois animaux respectivement, furent envoyés au Centre de Primatologie de Strasbourg. Finalement, en 1984 trois individus furent transférés au parc zoologique de l'Orangerie et un au parc zoologique de Bronx aux États-Unis (Figure : 48).

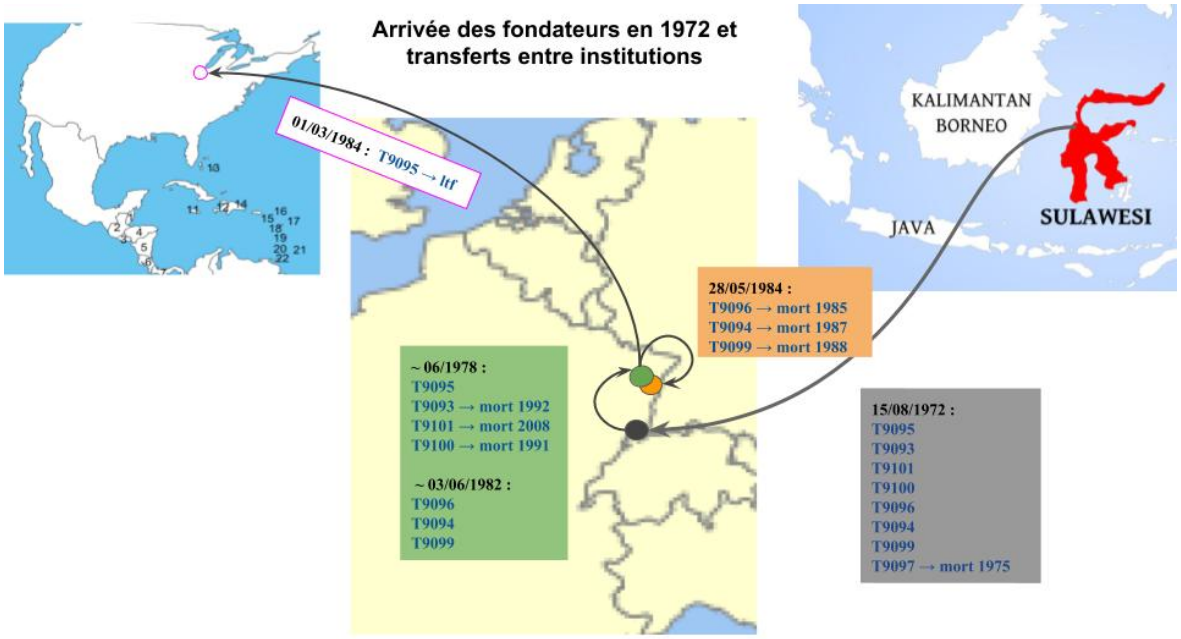


FIGURE 48 – Arrivée des fondateurs et leurs transferts de 1972 à 1984 [Réalisé par l'auteur]

Contribution génétique des fondateurs

Afin d'obtenir des paramètres génétiques fiables sur PMx il est nécessaire d'avoir un *pedigree* connu d'au moins 90%. Cependant, l'ensemble des données obtenues concernant les parentés n'étaient pas suffisantes pour atteindre cette valeur, on a donc dû émettre l'hypothèse de "multi-parenté" qui nous a permis d'avoir une valeur de 86,7% de pourcentage de *pedigree* connu. Nous avons utilisé le logiciel PMx, tout en prenant des précautions concernant l'analyse, car, même si la valeur de pourcentage de parenté connue s'approche de 90%, elle ne l'atteint pas.

Nous avons pu obtenir l'histogramme représentant la rétention allélique pour chaque fondateur (Figure : 49). Nous rappelons que la rétention allélique d'un fondateur est la probabilité que ses allèles soient présents chez au moins un descendant vivant. Celle-ci est donc proportionnelle au nombre de descendants vivants par fondateur.

Les fondateurs ont produit, chacun, en moyenne soixante probables descendants, vivants dans la population étudiée (Tableau : V). Les mâles ont probablement produit moins de descendants, en effet, avec la probabilité de "multi-parenté", de nombreux mâles de la population étudiée ont été marqués comme possibles pères d'un individu avec une même probabilité. Le nombre de descendants à peu près équivalent pour les mâles "T9095", "T9096" et "T9100" est également un biais introduit par cette hypothèse.

Cependant, les données concernant les femelles sont fiables. Nous pouvons donc supposer que sept des fondateurs ont produit, environ, le même nombre de descendants potentiels dans la population étudiée. L'individu "T9097" a produit 50% de descendants probables en moins, par rapport aux autres fondateurs, cela s'explique par sa mort à sept ans d'âge, en 1975, au Château de Landskron.

La rétention allélique moyenne est de $0,66$ au sein de la population étudiée (Figure : 49). Cependant, quatre fondateurs présentent une rétention allélique plus ou moins égale, de 0.75 en moyenne, deux ont des rétentions alléliques élevées ("T9095", "T9101") avec une valeur supérieure à 0.9, et deux ("T9097", "T9100") possèdent des rétentions alléliques basses, inférieures à 0.3. "T9097" étant décédé rapidement à Landskron et, n'ayant donc pas eu assez de descendants, présente cette valeur de rétention basse. "T9100" a eu autant de descendants probables que les autres fondateurs, cependant son taux de rétention est bas car tous ses descendants sont issus de l'hypothèse de "multi-parenté". "T9095" et "T9101" sont très représentés dans la population, leurs descendants se sont beaucoup reproduit, surtout pour "T9101", qui avait moins de descendants que la moyenne.

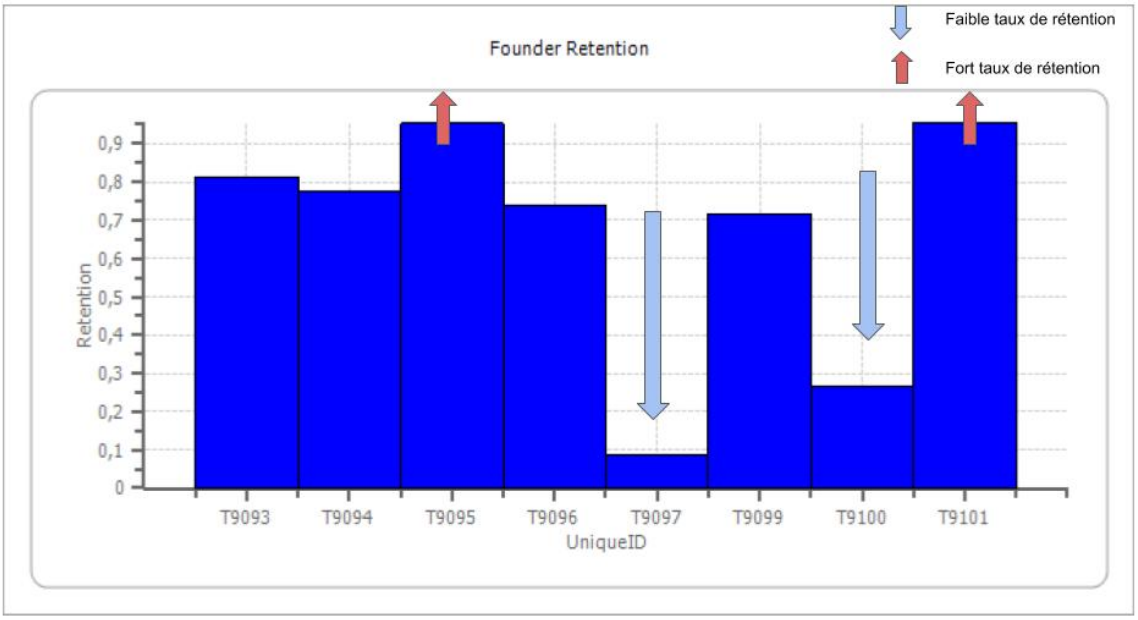


FIGURE 49 – Rétention allélique par fondateur sur PMx [Réalisé par l'auteur]

La rétention allélique est liée à la contribution génétique des fondateurs à la population vivante en mai 2018. Nous rappelons que la contribution génétique est la représentation du génome de chaque fondateur, c'est à dire, le nombre de copies de ses gènes présents dans les descendants actuels, qui est également proportionnel au

nombre de descendants produits. Comme nous pouvons observer dans l'histogramme de la contribution génétique par fondateur, obtenu sur PMx (Figure : 50), cinq fondateurs présentent, en moyenne, une contribution de $8,0$. Deux individus contribuent avec seulement $0,3$ et $2,1$. "T9095" contribue avec $16,4$ ce qui représente le double de la majorité des fondateurs.

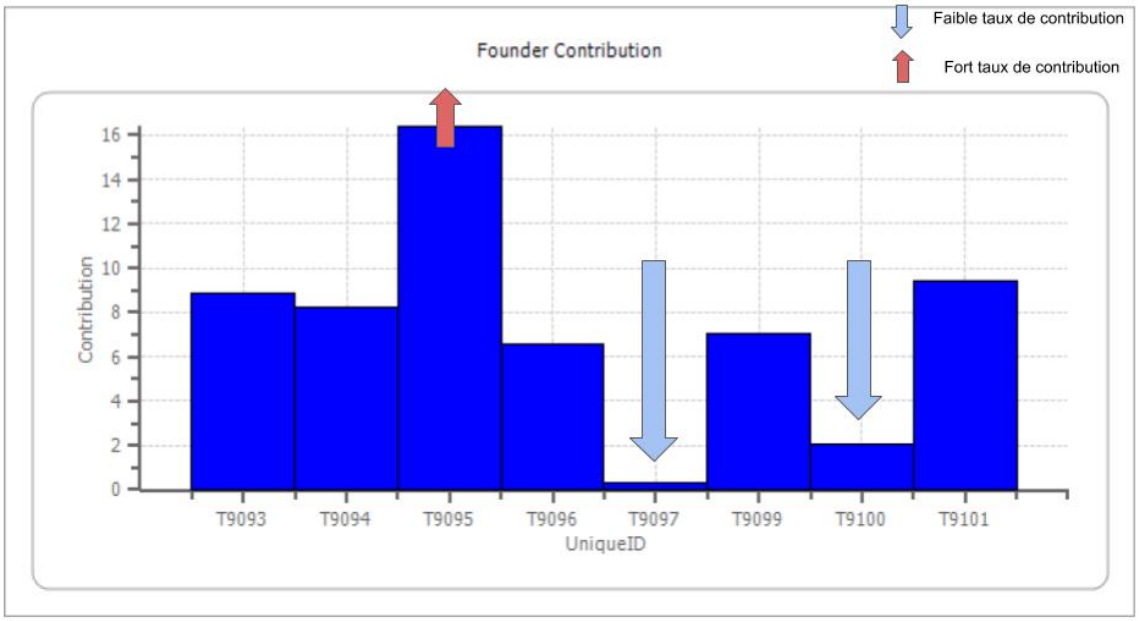


FIGURE 50 – Contribution allélique par fondateur sur PMx [Réalisé par l'auteur]

Nous avons pu obtenir l'ensemble des descendants certains pour chaque fondateur grâce au logiciel SPARKS (par soucis de confidentialité, veuillez contacter l'auteur pour y avoir accès) :

- "T9095" : trois petits dont un mâle et deux femelles. Ces individus donnèrent, à leur tour, naissance à 37 macaques qui eurent 88 descendants. Ceux-ci fondèrent une quatrième génération de 60 tonkeans, qui, finalement, donnèrent 6 femelles à la cinquième génération. Au total, T9095 produit 194 descendants certains. Ce fondateur eut donc un grand succès reproducteur et est très représenté génétiquement dans la population étudiée.
- "T9100" : aucun descendant certain, les 67 descendants sont issus de l'hypothèse de "multi-parenté". Cela est principalement dû à sa mort rapide en 1979 au Centre de Primatologie de Strasbourg. Le pool génétique de "T9100" n'est donc pas fortement représenté dans la population actuelle.
- "T9097" : même cas que "T9100" car n'a aucun descendant certain, les 37 individus sont issus de l'hypothèse de "multi-parenté".

- "T9093" : 169 descendants certains au cours des 5 générations produites.
- "T9099" : 100 descendants certains au cours des 5 générations produites.
- "T9094" : 184 descendants certains au cours des 6 générations produites.
- "T9096" : 20 descendants certains au cours des 3 générations produites.
- "T9101" : 140 descendants certains au cours des 5 générations produites.

En conclusion, les fondateurs étant peu nombreux, car seulement six ayant donné de manière certaine des descendants, ils sont très représentés dans la population étudiée avec une très forte valeur de contribution génétique. Cela explique les paramètres génétiques obtenus pour la population de macaques de Tonkean sélectionnée.

2.2.2 Description génétique de la population

La population de macaques de Tonkean sélectionnée pour l'analyse génétique est issue de seulement huit fondateurs qui sont donc fortement représentés au niveau génétique. Cela à pour conséquence une diversité génétique inférieure à 90% (0.8500) et qui ne respecte donc pas l'objectif de viabilité.

Les coefficients d'apparentement moyens des mâles et femelles (*Mean Kinship "MK"*)

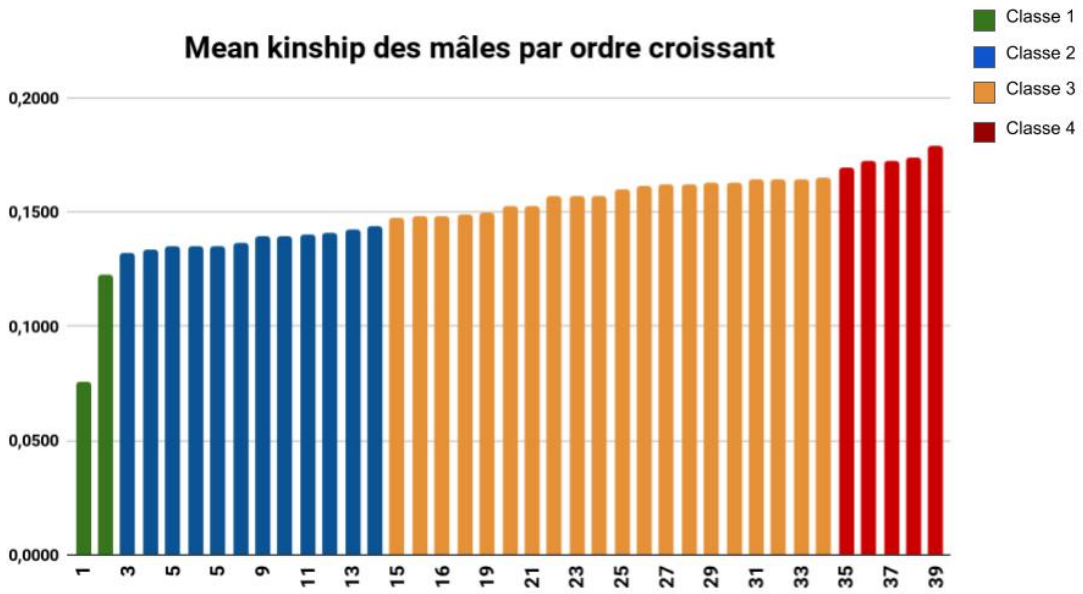
Nous rappelons que le coefficient d'apparentement moyen des individus est le coefficient d'apparentement des individus considérant que l'accouplement est aléatoire dans la population. Il est inversement proportionnel à la perte de diversité génétique. Le calcul de ce coefficient pour une population captive nous permet d'identifier les individus génétiquement intéressants [64]. Ainsi, les individus avec un fort MK, donc portant un fort pool génétique similaire à celui du reste de la population sont moins importants que ceux à faible MK. Nous pouvons donc classer les individus selon leur importance génétique afin de planifier des possibles reproductions qui maximisent la diversité génétique et le "*founder genome equivalent*" (Eq : 1.7).

Les macaques de la population étudiée sont très apparentés les uns aux autres avec un "*Mean Kinship* moyen" égal à 0.15. Cela s'explique par le faible nombre de fondateurs dont seulement six ayant contribué de manière certaine à la fondation de cette population. Les gènes de deux descendants, pris au hasard, ont une grande probabilité d'être issus d'un même ancêtre.

Le coefficient d'apparentement varie légèrement d'un individu à l'autre, de 0.08 à 0.18 chez les mâles et de 0.13 à 0.18 chez les femelles (Figure : 51). Par ailleurs, cette

grande similitude de MK peut être expliquée par l'hypothèse de "multi-parenté", en effet, plusieurs individus ont une probabilité égale d'avoir un éventuel même parent, la probabilité que les gènes de cet individu soient issus d'un même parent est donc plus ou moins égale à celle d'un autre macaque.

Nous pouvons donc séparer la population mâle et femelle en quatre classes, selon un MK croissant afin de prévoir des reproductions entre individus d'une même classe. En effet, on favorisera la reproduction des individus à faible MK (classes 1 et 2) car ils sont moins apparentés au reste de la population. Cela augmenterait la diversité génétique. De la même façon, on doit éviter la reproduction des individus à plus haut MK car très apparentés au reste des individus (classes 3 et 4). Les macaques appartenant à la population étudiée n'apparaissant pas sur les graphiques sont des individus à parents inconnus.



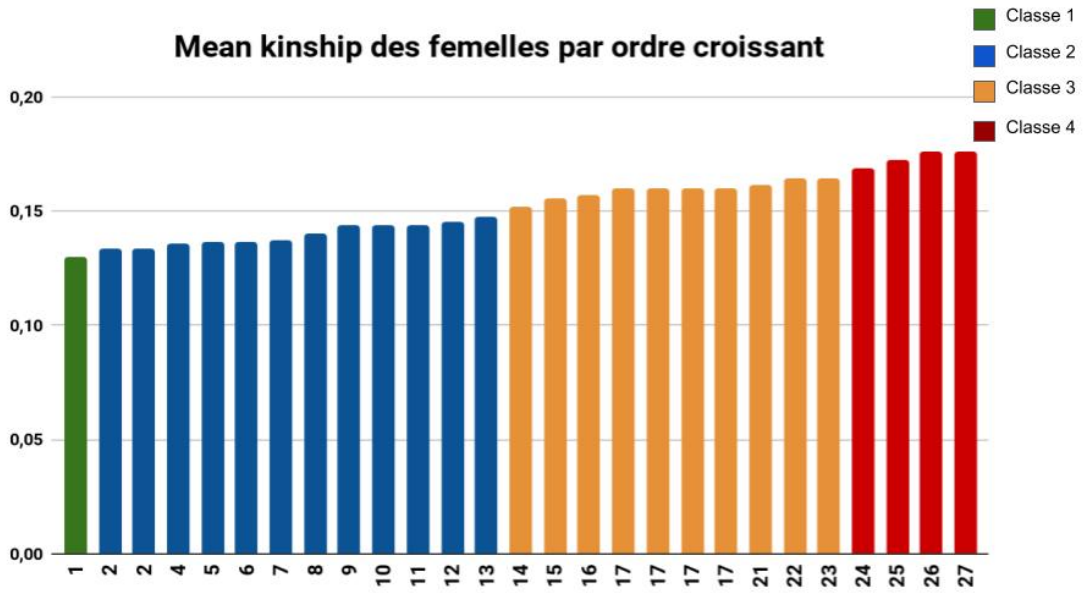


FIGURE 51 – Coefficient d'apparentement moyen par individu par ordre croissant [Réalisé par l'auteur]

Nous avons donc :

- Numéro Studbook des mâles Classe 1 : 224, T9240
- Numéro Studbook des mâles Classe 2 : T9167, T9168, 90, 107, 119, T9172, 241, T9158, T9273, T9170, T9285, T9279
- Numéro Studbook des femelles Classe 1 : T9235

- Numéro Studbook des femelles Classe 2 : T9235, 59, 68, 171, T9175, 135, T9176, 222, T9149, T9157, T9178, T9280, T9171

Nous pouvons donc modéliser la reproduction entre individus de MK de classe 1 : la femelle "T9235" avec le mâle "224" et "T9235" avec "T9240". Nous obtenons alors le tableau suivant sur PMx (Tableau : VI).

Tableau VI – Reproduction entre individus de MK de classe 1 sur PMx [Réalisé par l'auteur]

Mâle	**Femelle**	**Taux de succès**	**F**	**dGD**
224	T9235	1,0000	0,1171	0,0014
T9240	T9235	1,0000	0,2897	0,0019

La descendance obtenue en reproduisant des macaques de MK de classe 1 présente, néanmoins, un taux de consanguinité F élevé (supérieur à 0.1) avec une très faible augmentation de diversité génétique (variation inférieure à 0.002). Afin d'augmenter la diversité génétique de la population il serait intéressant d'importer un nouveau pool génétique, donc d'autres fondateurs.

Coefficient de consanguinité moyen (*Mean F*)

La population étudiée est très consanguine avec taux de consanguinité moyen de 15.8%. Ce taux est en constante augmentation depuis 1980 (Figure : 52). Cela s'explique également par le faible nombre de fondateurs ayant été importés il y a un peu plus de 40 ans et par l'hypothèse de "multi-parenté" qui augmente artificiellement ce taux. Les macaques, selon cette hypothèse, ont un statut génétique similaire à celui de frères et sœurs donc sont, forcément, très consanguins.

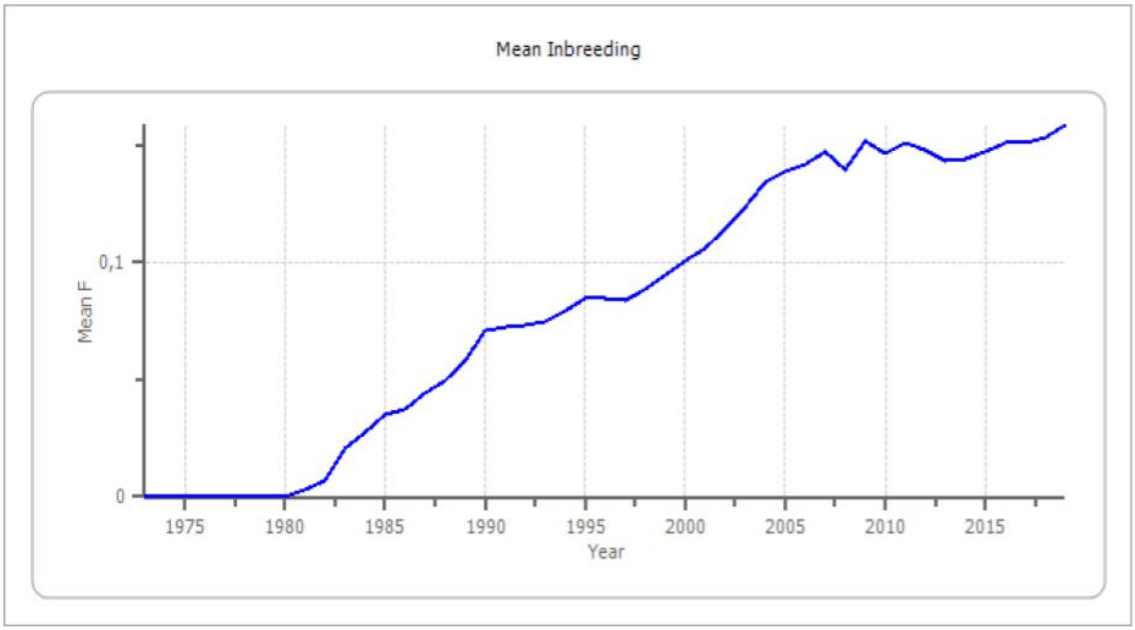


FIGURE 52 – Évolution du taux de consanguinité moyen de la population de *M. tonkeana* sur PMx [Réalisé par l'auteur]

En conclusion, la population de *M. tonkeana* étudiée partage un grand pourcentage du pool génétique des fondateurs importés il y a 46 ans. De ce fait, les individus sont très apparentés et consanguins entre eux. La diversité génétique est en constante baisse car aucun apport de nouveaux gènes a été réalisé depuis 1972. Il s'agit d'une population qui n'est actuellement pas viable génétiquement.

Nous réaliserons donc quelques projections et modélisations afin d'évaluer la possibilité de rendre cette population viable démographiquement et génétiquement affin d'assurer sa conservation *ex situ*.

2.3 Modélisation d'une population viable

2.3.1 Dynamique des populations : projections stochastiques

La population actuelle de macaques de Tonkean est composée de 68 individus repartis dans huit institutions. Elle présente un nombre important de reproducteurs potentiels et la reproduction de cette espèce dépend essentiellement de la place disponible donc du nombre d'institutions.

Grâce au logiciel PMx, nous avons pu réaliser des projections stochastiques sur l'évolution du nombre d'individus dans les vingt prochaines années, basées sur 500

simulations (Figure : 53). Ces projections prévoient une augmentation de l'effectif à 85 individus dans 20 ans, soit 25% en plus par rapport à l'effectif actuel. Il faudrait alors prévoir une augmentation, en conséquence, du nombre d'institutions pouvant héberger des macaques de Tonkean, ou de mettre en place des mesures de gestion de reproduction afin de maintenir cet effectif constant.

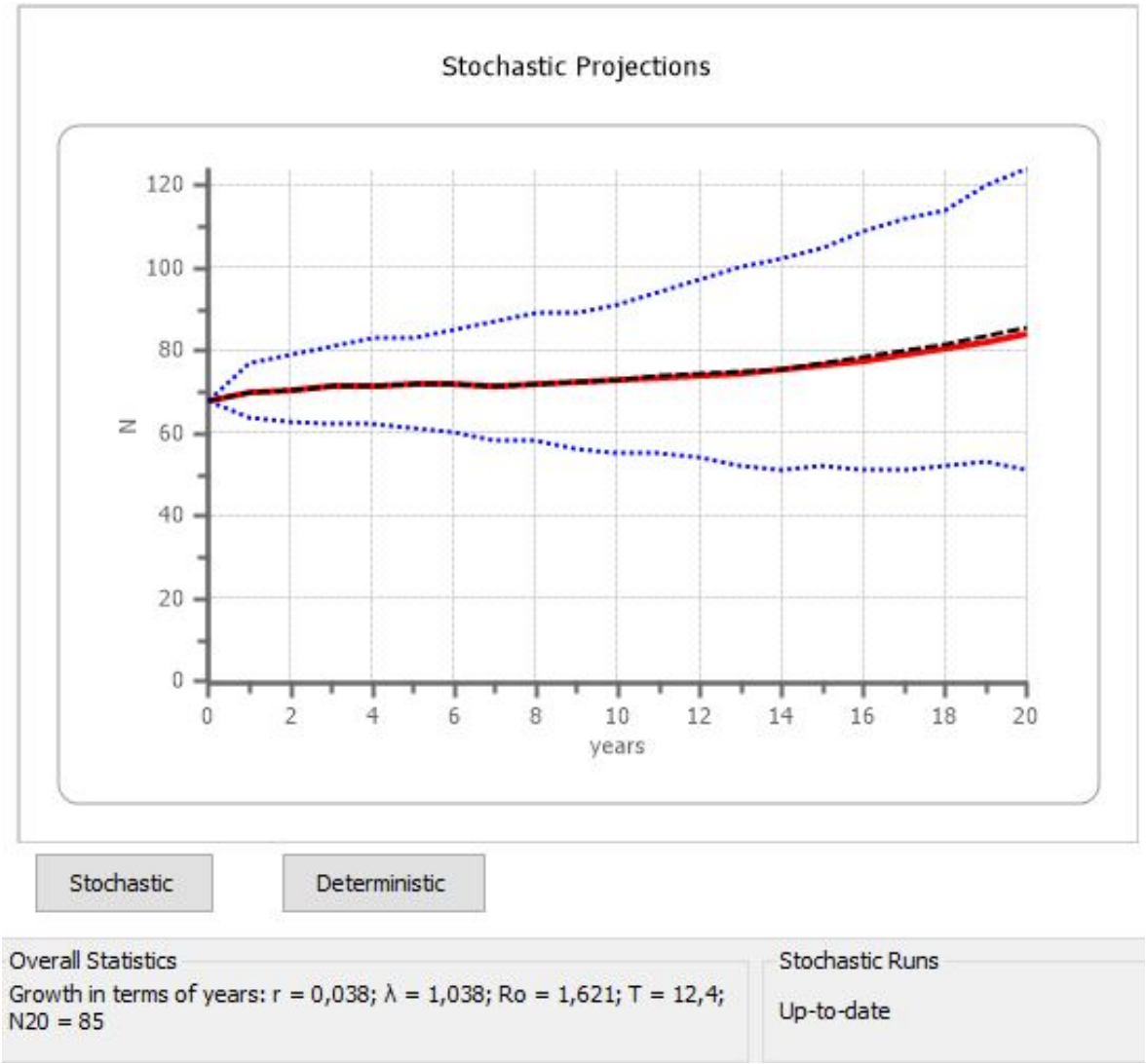


FIGURE 53 – Projections stochastiques de l'évolution de la population de *M. tonkeana* sur 20 ans sur PMx [Réalisé par l'auteur]

2.3.2 Diversité génétique : projections stochastiques

A partir des paramètres démographiques et génétiques actuels, le modèle prévoit un maintient de seulement 72.1% de diversité génétique sur 100 ans soit une diversité génétique inférieure au seuil de 90% nécessaire à la viabilité génétique d'une population (Figure : 54).

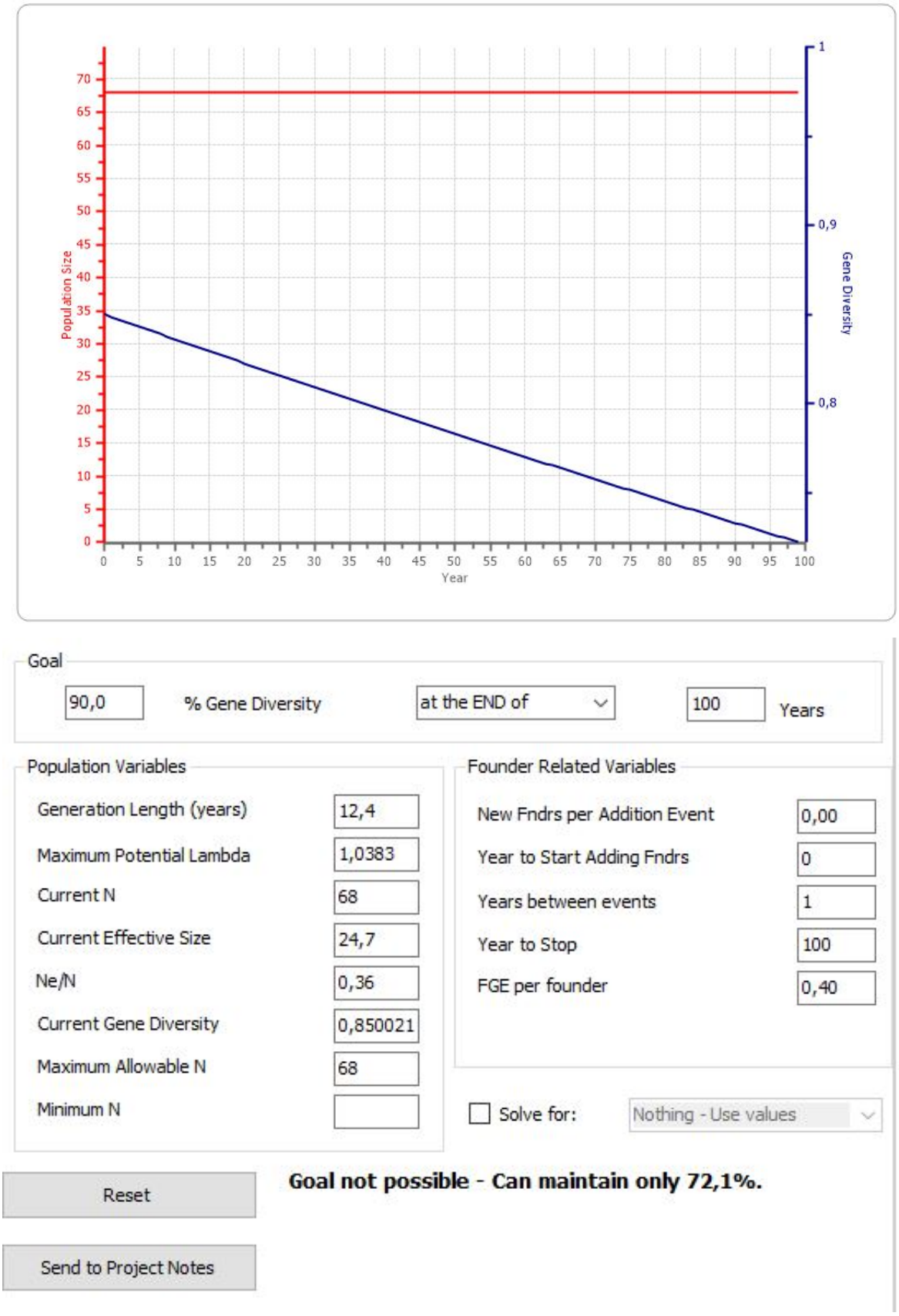


FIGURE 54 – Projections stochastiques de la diversité génétique de la population de *M. tonkeana* sur 100 ans à partir des paramètres démographique et génétiques actuels sur PMx [Réalisé par l'auteur]

2.3.3 Modélisation d'une population viable

Objectif démographique : atteindre un effectif supérieur à cent individus

Nous cherchons à obtenir une population qui respecte des objectifs démographiques et génétiques assurant la viabilité de la conservation de la population de *M. tonkeana* étudiée.

Selon les projections stochastiques, avec les variables démographiques de la population étudiée (T = 12,4 ans/ λ = 1,038 et Ne/N = 0,36), la taille de la population atteindra un effectif de cent individus en dix ans. Cependant, la diversité génétique atteinte au bout de dix ans ne sera que de 84%, et de 72,1% dans cents ans donc insuffisante pour permettre une population viable génétiquement (Figure : 55).

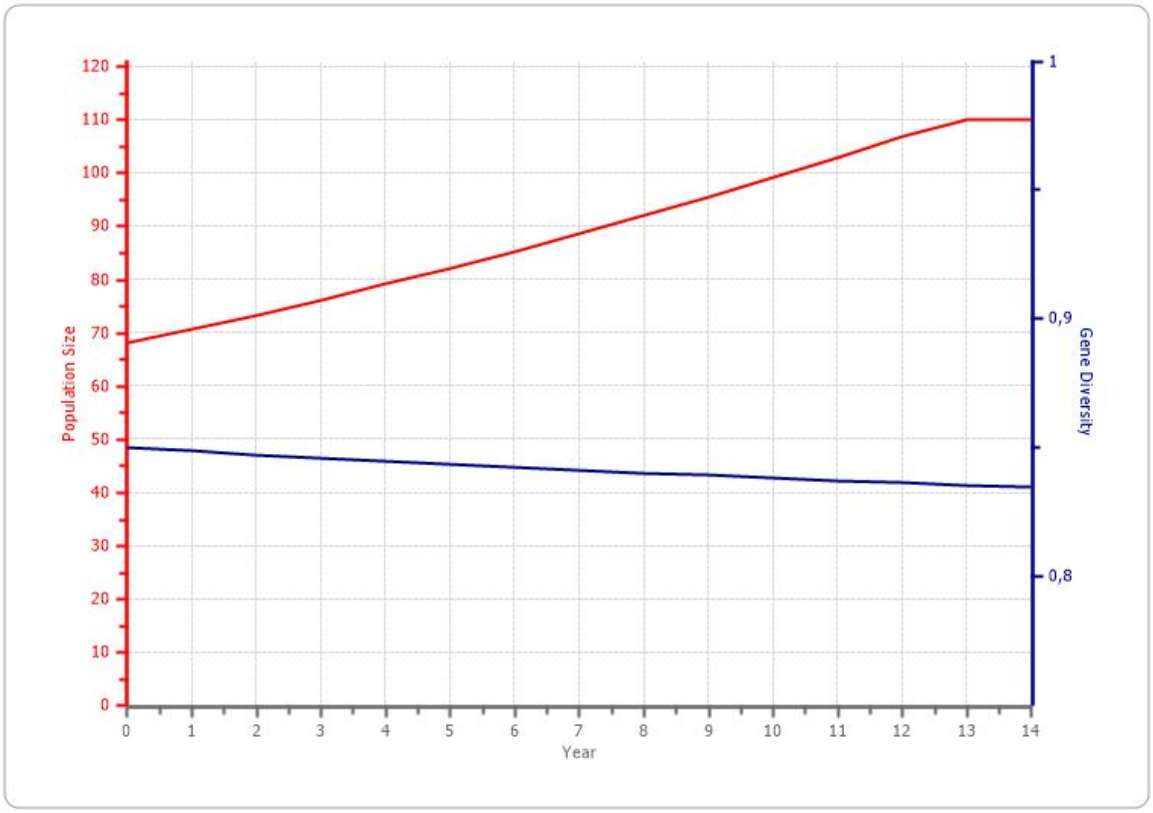


FIGURE 55 – Projections stochastiques de l'effectif et de la diversité génétique de la population de *M. tonkeana* sur 15 ans à partir des paramètres démographiques et génétiques actuels sur PMx [Réalisé par l'auteur]

Même si le critère démographique d'une population de plus de cent individus est assez rapidement atteint, la diversité génétique n'atteint pas les 90% requis. Nous chercherons donc à modifier des paramètres démographiques tels le temps de génération

et la taille de la population effective Ne afin d'évaluer la possibilité d'incrémenter la diversité génétique.

Augmenter la diversité génétique

Nous avons cherché s'il était possible de modifier le temps de génération et la taille effective de la population pour maintenir 90% de diversité génétique. En augmentant le nombre d'individus participant à la reproduction ($Ne/N = 60\%$) et le temps de génération ($T = 15$ ans), la diversité génétique maintenue est toujours inférieure à 90% (Figure : 56).

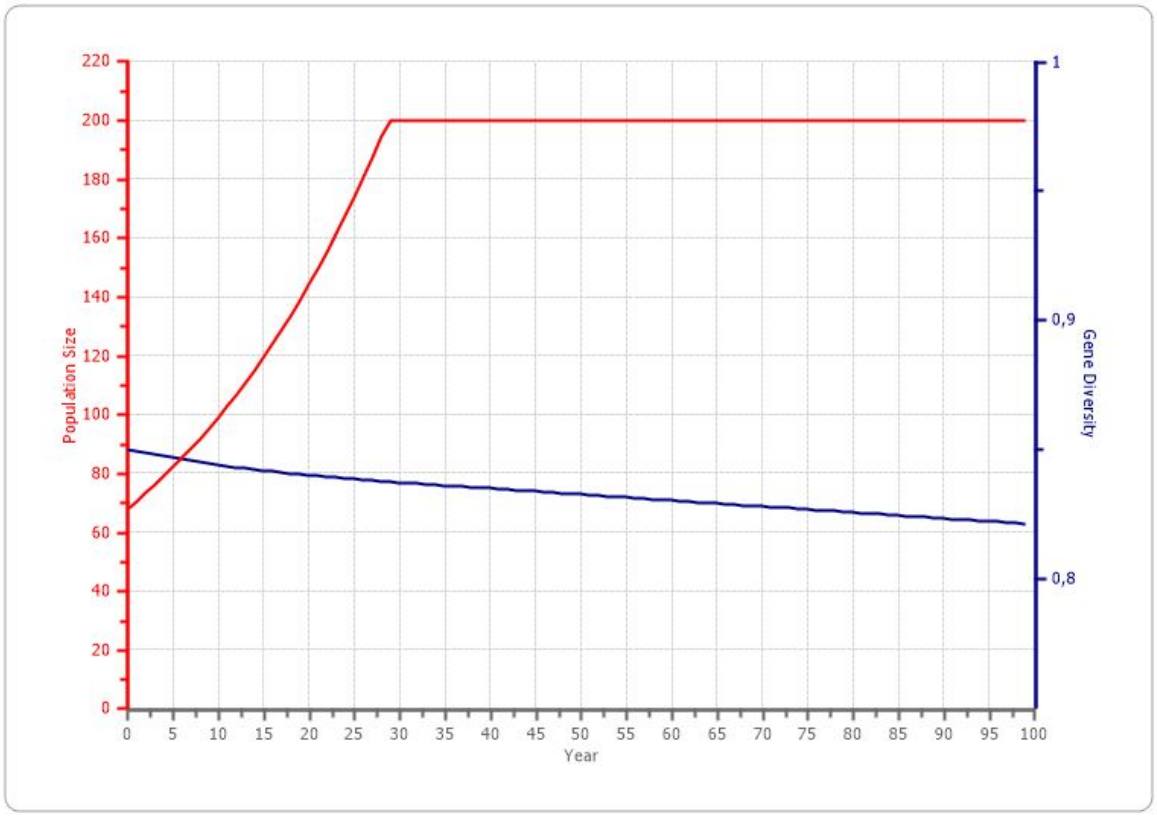


FIGURE 56 – Projection de l'évolution de la population de *M. tonkeana* sur 100 ans pour $N_{max} = 200$, T =15 ans et $Ne/N = 60\%$ sur PMx [Réalisé par l'auteur]

La dernière solution envisageable pour atteindre 90% de diversité génétique est d'apporter un nouveau pool génétique à la population et donc d'importer de nouveaux fondateurs. L'import de deux nouveaux fondateurs tous les 19 ans permettrait à la population de tonkeans d'atteindre 91,0% de diversité génétique maintenue sur cent ans (Figure : 57).

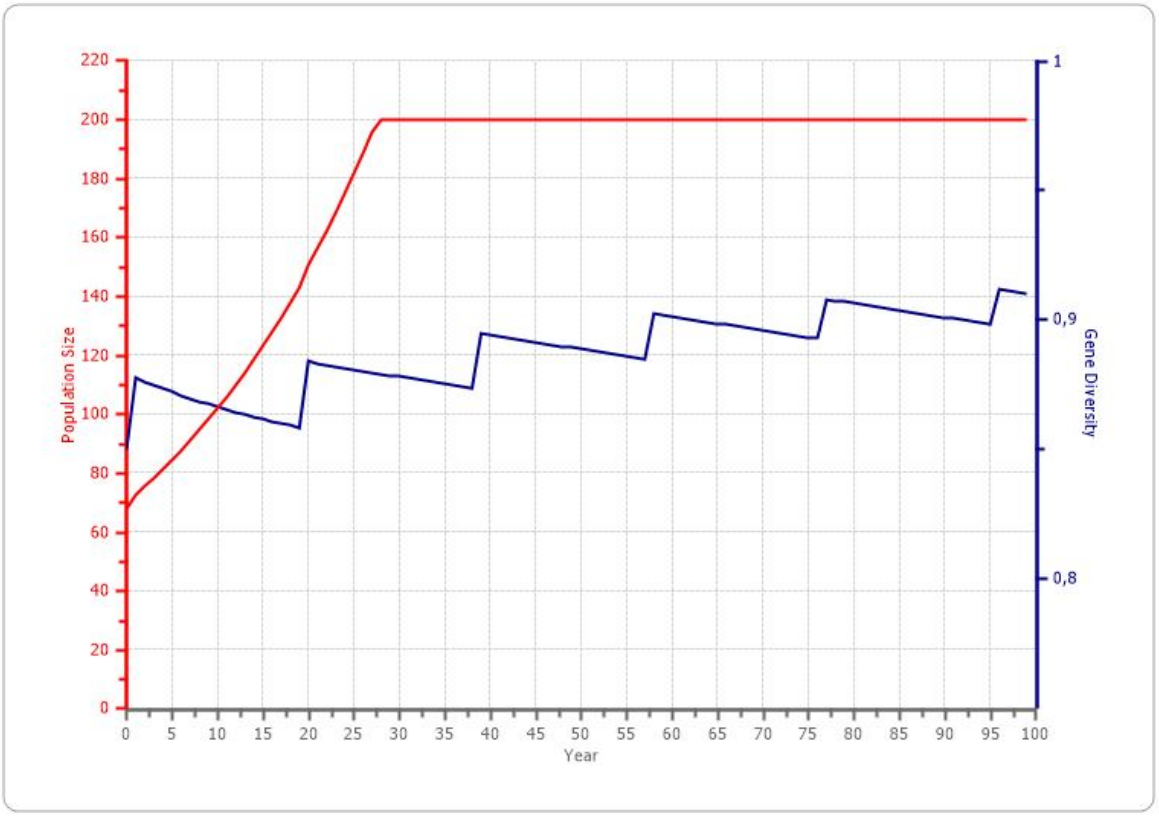


FIGURE 57 – Projection de l'évolution de la population de *M. tonkeana* sur 100 ans pour $N_{max} = 200$, $T = 12{,}4$ ans, $Ne/N = 34\%$ et l'import de 2 fondateurs tous les 19 ans sur PMx [Réalisé par l'auteur]

Nous avons également modélisé l'évolution de la population en augmentant le temps de génération ($T = 15$ ans) et la taille de la population effective ($Ne/N = 40\%$), tout en important deux nouveaux fondateurs tous les 24 ans. Cela permettrait d'atteindre une diversité génétique de 91,0% sur cent ans (Figure : 58). Ce scénario est éventuellement moins contraignant que le précédent, en effet, il faudra moins de fondateurs et une gestion des paramètres reproducteurs qui peut être envisageable.

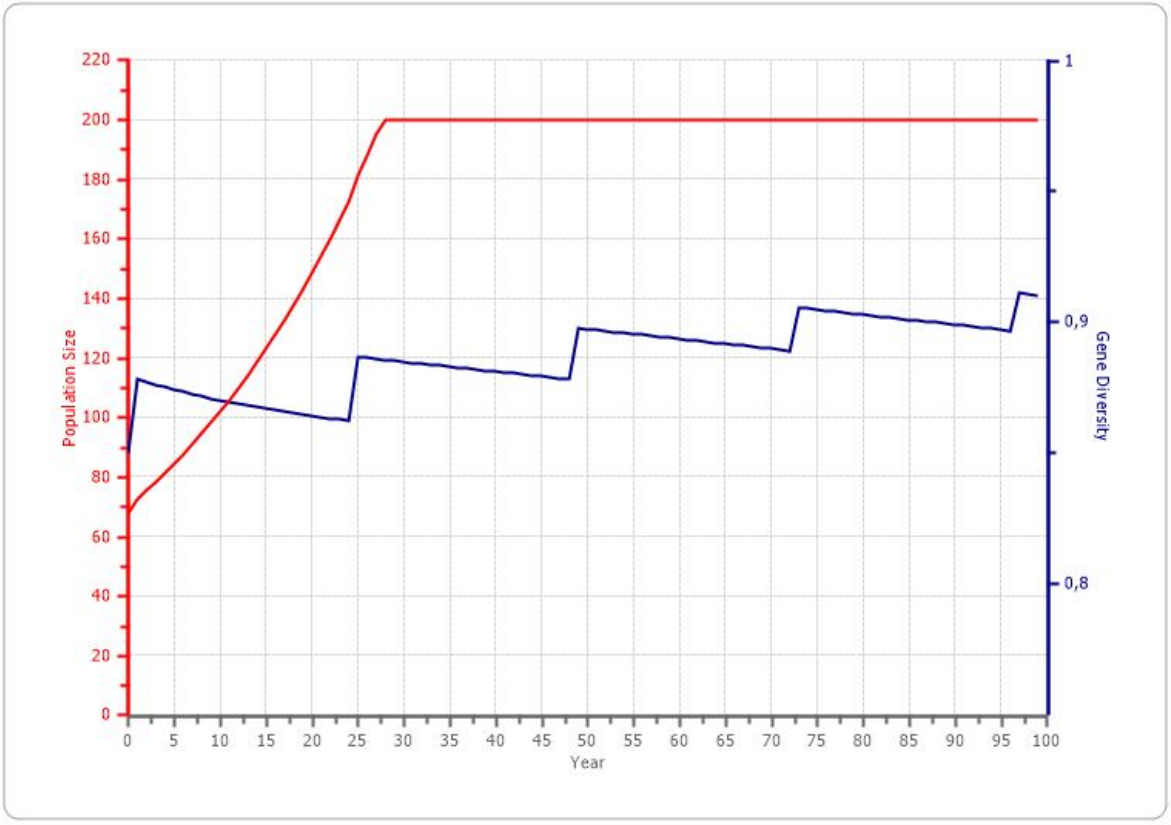


FIGURE 58 – Projection de l'évolution de la population de *M. tonkeana* sur 100 ans pour $N_{max} = 200$, $T = 15$ ans, $Ne/N = 40\%$ et l'import de 2 fondateurs tous les 24 ans sur PMx [Réalisé par l'auteur]

Chapitre 3

Discussion et perspectives sur la conservation de *M. tonkeana*

3.1 La population de *M. tonkeana* vivante en mai 2018 répond-t'elle aux critères de viabilité ?

Les consignes de conservation *ex situ* désignent des objectifs démographiques et génétiques, appelés critères de viabilité, correspondant à un compromis entre le minimum d'animaux nécessaires afin d'assurer la viabilité d'une population et la capacité de charge des parcs zoologiques, c'est ce qu'on appelle la MVP ("*Minimum Viable Population*") [9].

Ainsi, la communauté de biologistes de la conservation stipule que pour obtenir une population viable il est nécessaire de préserver un minimum de 90% de diversité génétique pendant au moins cent ans [115].

Les autres lignes directrices concernent la gestion de paramètres démographiques tels le temps de génération T ainsi que le nombre de fondateurs. Le temps de génération T affecte la MVP, en effet, la diversité génétique est perdue à chaque génération. Pour une période de temps donnée, une espèce avec un temps de génération court aura plus de générations, donc plus d'opportunités de perdre sa diversité génétique et donc aura besoin d'une MVP plus grande qu'une espèce à T plus long [9].

Le nombre de fondateurs détermine également la MVP. Moins il y en a, plus la MVP sera importante. Pour la plupart des espèces, augmenter le nombre de fondateurs à vingt ou trente (pour préserver une hétérozygotie) ou trente ou cinquante (pour préserver des allèles rares issus de la population sauvage) ne réduira pas significativement la taille de MVP requise. Il est donc nécessaire d'avoir un minimum de vingt-cinq fondateurs pour espérer obtenir une population viable [9].

Le ratio de la population effective Ne sur le nombre total d'individus N influe également. En effet, le paramètre qui joue réellement sur la MVP est la population qui se reproduit parmi la totalité des individus. Communément, on définit un Ne de minimum 20 à 50% de la population totale N.

Le taux de croissance doit, par ailleurs, être supérieur à 1. Effectivement, il est nécessaire d'augmenter la taille de la population car la plupart des problèmes proviennent de son faible effectif. Plus la population pourra grandir rapidement, moins elle perdra sa diversité génétique pendant cette croissance [46, 62].

Finalement, un effectif inférieur à cent individus au sein d'une population induit une forte répercussion des aléas démographiques, génétiques et environnementaux.

Nous pouvons donc analyser chacun des paramètres démographiques et génétiques de la population vivante en mai 2018 afin d'estimer sa viabilité. La population ne respecte pas les 90% de diversité génétique maintenue sur cent ans (Figure : 54) donc n'est pas viable. Cela est du à un trop faible nombre de fondateurs qui est de six au lieu des vingt-cinq requis. Cependant, la population se reproduit assez facilement en captivité et possède un taux de croissance supérieur à 1 malgré un nombre d'individus inférieur à cent. Cet effectif de cent peut, cependant, être rapidement atteint si on augmente les ressources disponibles, notamment la place au sein de chaque institution ainsi que le nombre d'institutions.

Finalement, les critères de viabilité évalués se basent sur un pourcentage de *pedigree* connu supérieur à 80%. Dans cette étude, nous avons pu dépasser ce pourcentage grâce à l'hypothèse de "multi-parenté". Nous devons, donc, être attentifs au différents biais introduits par cette hypothèse. En effet, cela augmente artificiellement le taux de reproduction, raccourcit le temps de génération et majore le taux de consanguinité moyen ainsi que le coefficient d'apparentement moyen dans la population. Pour espérer obtenir une population viable dans les cet prochaines années, nous devons contrôler la reproduction au sein de l'espèce afin de maintenir son effectif supérieur à cent tout en veillant à augmenter la diversité génétique, essentiellement, par l'apport de nouveaux gènes. Ainsi, selon les modélisations effectuées, il est nécessaire d' obtenir un temps de génération T de 15 ans, une population effective de 40% et un apport de deux fondateurs tous les 24 ans.

Pour diminuer le temps de génération T, il faudrait augmenter le nombre d'individus participant à la reproduction. Pour cela, il serait intéressant de réaliser des appariements d'individus selon leur rang de MK. Cela permettrait de maximiser leur succès reproducteur et d'augmenter la diversité génétique de leur descendance [64]. En effet, un taux de consanguinité élevé impacte négativement le *fitness* des individus. Le coefficient de consanguinité moyen obtenu grâce à PMx est de 15.8% ce qui est très élevé. Cependant, ce calcul se base sur l'hypothèse que les fondateurs sont non apparentés. On pourrait imaginer que les fondateurs sont déjà apparentés ou voire consanguins. Le coefficient de consanguinité de la population serait alors plus élevé ce qui compromettrait sa viabilité à long terme et donc sa conservation *ex situ*. Il serait donc intéressant de calculer le taux de consanguinité réel de la population étudiée pour évaluer à quel point celle-ci

est génétiquement proche. Nous pouvons donc opter pour d'autres méthodes d'analyse génétique telles l'utilisation de marqueurs moléculaire, démontrée comme une méthode efficace pour le calcul d'apparenté entre les individus [116].

De plus, la diversité génétique est également influencée par la différence de contribution des fondateurs [49], or, nous avons juste quatre fondateurs sur huit qui contribuent presque équitablement aux générations suivantes (Figure : 50). Cependant, cela n'est sûrement pas représentatif de la réalité à cause de l'hypothèse de "multi-parenté" où nous avons admis que tous les parents probables, dont certains fondateurs, avaient la même chance de se reproduire. Les fondateurs contribuent donc, probablement, de manière plus inégale au pool génétique de la population étudiée. En conséquence, les individus vivants en mai 2018 pourraient avoir une diversité génétique inférieure à celle calculée (85%).

En conclusion, la population de macaques de Tonkean étudiée n'est pas viable mais présente une croissance suffisante pour atteindre un effectif compatible à sa persistance à long terme dans les parcs zoologiques.

3.2 Stratégie de conservation proposée

3.2.1 Faut-il proposer *M. tonkeana* pour la mise en place d'un programme d'élevage ?

Il serait intéressant de maintenir une population d'assurance au sein des institutions européennes vu l'état "vulnérable" de l'espèce *M. tonkeana*. Pour cela, il est nécessaire d'augmenter la taille de la population et sa diversité génétique comme expliqué dans le chapitre précédent. Afin d'atteindre ces objectifs, on pourrait soumettre cette espèce comme candidate à un programme d'élevage (EEP) dans le cadre du RCP avec les recommandations découlant de l'étude démographique et génétique effectuée dans le cadre de cette thèse (Annexe 1 : 3.2.4). Cela permettrait de mettre en place des stratégies de conservation *in/ex situ*.

En premier lieu, un EEP favoriserait la coopération entre les différentes institutions dans la gestion de cette espèce et leur implication dans la sensibilisation du public pour garantir le succès de ce programme d'élevage. La participation des différents centres hébergeant des tonkeans faciliterait la mise en place des mesures reproductives et d'apport de fondateurs requises afin de rétablir la viabilité de cette population en Europe.

Cependant, la probabilité que cette proposition soit acceptée est faible. En effet, la population étudiée n'est pas prioritaire pour la mise en place d'un programme d'élevage, étant classée "seulement" comme "vulnérable". Il existe trois paliers au sein des espèces menacées au sein de la Liste Rouge de l'UICN [19], du moins au plus critique : "vulnérable", "en danger", "en danger critique".

Ainsi, d'autres macaques des îles Sulawesi sont prioritaires à la mise en place d'un programme d'élevage. C'est le cas du macaque noir (*Macaca nigra*) classé "en danger critique" d'extinction. Sa seule population viable étant celle de la réserve naturelle de Tangkoko en Indonésie, l'espèce risque de s'éteindre en 2050 ce qui priorise la nécessité de mettre en place des mesures internationales de conservation *in/ex situ*. Il y a déjà un certain nombre d'organisations non gouvernementales *in situ* qui agissent en la conservation de cette espèce à l'aide de campagnes de sensibilisation, d'éducation à l'environnement et de recherche telles le "*Macaca nigra Project*", le projet "*Selamatkan Yaki*", la "*Wildlife Conservation Society*", le projet "*Tangkoko Conservation*" et le "*Tasikoki Wildlife Rescue Centre*" [117].

Par ailleurs, la mise en place d'un programme de conservation intégrée pour la population captive est un élément clé. En effet, les zoos ont une influence considérable sur la promotion de la conservation, la sensibilisation du public et le soutien financier et matériel des mesures de conservation *in situ*. Il n'y a que trois populations captives de *M. nigra* gérées en Europe par l' EEP, en Amérique du Nord par le SSP et en Asie. Actuellement, seul le EEP représente un programme de conservation *ex situ* viable [118].

La mise en place d'un programme d'élevage n'étant pas la première solution envisageable pour la population captive de *M. tonkeana*, d'autres aspects doivent être pris en compte. Une population viable captive au sein des institutions européennes est essentielle à l'éducation du public, à la recherche scientifique, ce qui incrémente indirectement la probabilité de succès de mesures de conservation *in situ*.

3.2.2 Importance de maintenir une population au sein des parcs zoologiques

Chaque année, les parcs zoologiques du monde entier reçoivent 600 millions de visiteurs, la plupart des touristes, ce qui permet de mobiliser un public de masse. L'influence considérable des zoos sur la promotion de la conservation est rarement prise en considération, mais les zoos peuvent jouer un rôle important en sensibilisant et

éduquant le public [119, 120].

Une population captive de *M. tonkeana* au sein des zoos constitue un élément important dans le cadre de la conservation de l'espèce et celle des autres macaques endémiques de Sulawesi. En effet, il s'agit d'une population charismatique qui peut devenir ambassadrice de la biodiversité de Sulawesi en véhiculant des connaissances essentielles concernant sa richesse biologique et les menaces qui pèsent actuellement dessus.

Malgré ce point clé, la présence de *M. tonkeana* en parc zoologique ne cesse de décliner car de nombreux zoos ne peuvent et ne pourront plus l'inclure au sein de leur collection vivante. Et pour cause, il s'agit d'une espèce d'envergure importante et semi-terrestre qui nécessite un aménagement particulier en volière ou en fosse, ce qui ne correspond plus avec l'image que les parcs zoologiques modernes veulent délivrer au public, cela étant perçu assez négativement en termes de bien-être animal. De plus, il existe une vraie compétition au niveau de l'espace disponible en parc zoologique avec les autres espèces de macaques, notamment avec ceux étant en "danger critique d'extinction" tels *M. nigra* ou ceux issus du trafic comme le macaque de Barbarie (*M. sylvanus*)[121]. Finalement, les parcs zoologiques tendent à uniformiser leurs collections avec souvent, un représentant par espèce par parc. Ceci peut expliquer la division par deux du nombre d'institutions hébergeant les tonkeans de 2006 à 2018. La place en parc zoologique est donc une composante limitante de la conservation *ex situ* du macaque de Tonkean.

3.2.3 Contribution de la population captive à la recherche scientifique

Comme expliqué auparavant, les premiers macaques de Tonkean importés en Europe, en 1972, furent installés dans un centre de recherche aménagé au sein du Château de Landskron, puis transférés dans le Centre de Primatologie de Strasbourg dans les années 80.

Aujourd'hui 43% de la population de macaques de Tonkean captive en Europe se trouve au sein du Centre de Primatologie de Strasbourg ce qui reflète l'importance de maintenir une population captive pour la recherche.

Le site offre la possibilité d'observer les primates vivant en groupes sociaux dans un environnement calme. Cela est surtout essentiel pour les études éthologiques et

des sciences cognitives menées sur place. Ainsi, la plupart des connaissances au sujet du macaque de Tonkean proviennent d'études réalisées sur les primates élevés au Centre de Primatologie de Strasbourg depuis la fin des années 1970. Les études de N. Herrenschmidt fournissent un ensemble de premières données sur la taxonomie, le comportement et la reproduction du macaque de Tonkean [17]. Ces études furent complétées par des recherches sur la reproduction [85], le comportement et le mode de vie en société du macaque de Tonkean [67, 86, 91, 92, 122], réalisées principalement par le primatologue Bernard Thierry, actuellement chercheur au CNRS. Des études plus récentes axées sur les sciences cognitives [123-125], menées par Hélène Meunier, chercheuse en éthologie-cognition, et Charlotte Canteloup, font du macaque de Tonkean un sujet d'étude intéressant de par son comportement et mode de vie en société assez différent de la plupart des autres macaques. Sa docilité et son intelligence permettent, par ailleurs, des études assez poussées sur les capacités cognitives, pouvant s'appliquer à l'espèce humaine [123].

La présence du macaque de Tonkean dans des centres de recherche comme le Centre de Primatologie de Strasbourg permet une connaissance plus ample de l'espèce même, de l'évolution et la taxonomie des primates issus des îles de Sulawesi et, par ailleurs, constitue un modèle de recherche essentiel pour les capacités cognitives de l'espèce humaine.

3.2.4 Gestion de la population au sein du Centre de Primatologie de Strasbourg

En juillet 2019, suite aux résultats obtenus dans le cadre de cette thèse, nous avons pu mettre en place des pistes de gestion de la population présente au sein du Centre de Primatologie de Strasbourg (Annexe 1 : 3.2.4) afin d'assurer sa viabilité.

En effet, 43% de la population vivante en mai 2018 est installée dans ce centre de recherche. Une discussion entre Brice Lefaux, directeur du Parc zoologique et Botanique de Mulhouse et Hélène Meunier, chercheuse spécialiste de la cognition et du comportement sur cette espèce et responsable du Centre de Primatologie, aboutit à l'intérêt de proposer cette population pour un programme d'élevage MON-P par le Centre de Primatologie de Strasbourg avec une coopération avec l' EAZA. Il s' agit d'un programme d'élevage de faible intensité de gestion comprenant une analyse démographique et génétique du *sutdbook* [6]. Il nécessite, habituellement, un niveau de gestion temporaire afin de programmer, au besoin, un plus haut niveau de gestion de la

population dans le futur, au cas où elle aurait à jouer le rôle de l'assurance de l'espèce dans l'avenir.

CONCLUSION

Nos résultats ont montré que la population européenne de *M. tonkeana* ne valide pas les critères de viabilité. Sa diversité génétique est en dessous du seuil de 90%, ce qui ne permet pas d'envisager la réintroduction d'individus dans le milieu naturel. Afin de garantir le maintien de cette population à long terme dans les parcs zoologiques et centres de recherches et d'améliorer leur variabilité génétique, il est essentiel de mettre en place un plan de reproduction basé sur les coefficients d'apparenté moyens afin d'identifier les individus génétiquement intéressants.

Malgré une gestion de la population captive rigoureuse, cette espèce n'est actuellement pas prioritaire pour faire l'objet d'un *European Association of Zoos and Aquaria* (EAZA) *Ex situ Program*. Ainsi, d'autres mesures doivent être entreprises pour la conservation de *M. tonkeana in/ex situ*. La priorité doit être menée sur l'éducation des populations côtoyant ces macaques au sein de leur habitat naturel et du public afin de le sensibiliser au besoin de conserver cette espèce et son environnement à travers les parcs zoologiques. Cependant, ceux-ci manquent de place et cette espèce nécessite de conditions d'élevage particulières.

Ainsi, le principal rôle actuel de cette population captive de *M. tonkeana* est celui d'être un modèle de recherche scientifique puisque presque la moitié de la population étudiée est basée dans le Centre de Primatologie de Strasbourg. Depuis les années 80, plusieurs études y ont été réalisées et mis en avant les caractéristiques biologiques et sociales de l'espèce et l'importance de sa situation taxonomique pour l'étude phylogénétique des macaques.

La population de macaques de Tonkean européenne étant un modèle unique de recherche et de sensibilisation du public à l'enjeu majeur de la conservation de la biodiversité, peut néanmoins être proposée comme candidate à un programme d'élevage *Monitored by a designated Person* pouvant être géré par le Centre de Primatologie de Strasbourg en association avec l'EAZA.

Bibliographie

1. Chapin III FS, Zalaveta ES, Burke OE et al. Consequences of changing biodiversity. BioScience 1998 ;48 :45-52.
2. Monastersky R. Life - a status report. Nature 2014 ;516 :158-61.
3. Díaz S, Settele J, Brondízio E et al. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Rapp. tech. May 2019. 2019 :1-39.
4. Maunder M et Byers O. The IUCN Technical Guidelines on the Management of Ex Situ Populations for Conservation : reflecting major changes in the application of ex situ conservation. Oryx 2005 ;39 :95-8.
5. Braverman I. Conservation without nature : The trouble with in situ versus ex situ conservation. Geoforum 2014 ;51.
6. European Association of Zoos and Aquaria. EAZA Population Management Manual. 2017.
7. Conde DA, Flesness N, Colchero F, Jones OR et Scheuerlein A. An Emerging Role of Zoos to Conserve Biodiversity. Science 2011 ;331 :1390-1.
8. Lindenmayer DB, Clark TW, Lacy RC et Thomas VC. Population viability analysis as a tool in wildlife conservation policy : With reference to Australia. Environmental Management 1993 ;17 :745-58.
9. Foose TJ et Ballou JD. Population management : theory and practice. Management of small populations. International Zoo Yearbook 1988 ;27 :26-41.
10. Lees CM et Wilcken J. Sustaining the Ark : The challenges faced by zoos in maintaining viable populations. International Zoo Yearbook 2009 ;43 :6-18.
11. Baker AM, Lacy RC, Leus K et Traylor-Holzer K. Status of Association of Zoos and Aquariums Cooperatively Managed Populations. WAZA Magazine 2011 ;12 :15-8.
12. Lacy RC. Achieving True Sustainability of Zoo Populations. Zoo Biology 2013 ;32 :19-26.

13. Traylor-Holzer K, Leus K et Bauman K. Integrated Collection Assessment and Planning (ICAP) workshop : Helping zoos move toward the One Plan Approach. Zoo Biology 2019 ;38 :95-105.

14. Cannon CH, Summers M, Harting JR et Kessler PJA. Developing Conservation Priorities Based on Forest Type, Condition, and Threats in a Poorly Known Ecoregion : Sulawesi, Indonesia. Biotropica 2007 ;39 :747-59.

15. Groves CP. The origin of the mammalian fauna of Sulawesi (Celebes). Zeitschrift für Saugetierkunde 1975 ;21 :201-16.

16. Fooden J. Taxonomy and Evolution of the Monkeys of Celebes (Primates : Cercopithecidae). American Anthropologist 1969 ;8 :148.

17. Herrenschmidt N. Le Macaque de Tonkean, situation taxonomique, biologie de la reproduction et répertoire comportemental. Thèse de doctorat. Université Louis Pasteur, 1985.

18. Supriatna J et Richardson M. The IUCN Red List of Threatened Species 2008. Rapp. tech. 2008.

19. IUCN. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2019-1. Rapp. tech. 2019.

20. Riley EP. The Human-Macaque Interface : Conservation Implications of Current and Future Overlap and Conflict in Lore Lindu National Park, Sulawesi, Indonesia. American Anthropology 2007 ;109 :473-84.

21. CITES. Annexes I , II et III valables à compter du 12 juin 2013. 2011.

22. Riley EP et Priston NE. Macaques in farms and folklore : Exploring the human-nonhuman primate interface in Sulawesi, Indonesia. American Journal of Primatology 2010 ;72 :848-54.

23. Herrenschmidt N. Semi-Free Breeding of Tropical Celebes Macaques (Macaca tonkeana) in a Continental European Climate. Journal of Medical Primatology 1977 ;6 :58-65.

24. Holt W. Role of reproductive technologies and genetic resource banks in animal conservation. Reviews of Reproduction 2004 ;4 :143-50.

25. Fahrig L. When does fragmentation of breeding habitat affect population survival ? Ecological Modelling 1998 ;105 :273-92.

26. Andrabi SM et Maxwell WM. A review on reproductive biotechnologies for conservation of endangered mammalian species. Animal Reproduction Science 2007 ;99 :223-43.

27. Frankham R. Molecular Ecology : Vol 17. 2008 :3583-751.

28. Anderson K. Culture and nature at the Adelaide Zoo : at the frontiers of 'human' geography. In : *Environment*. T. 20. 3. Routledge, 2017 :255-74.

29. Lowka L, Burhenne-Guilman F, Synge H, McNeely J et Gündling L. A Guide to the Convention on Biological Diversity. Rapp. tech. Gland, Switzerland. : Environment Policy et Law paper No. 30. IUCN, 1994.

30. Botkin D. Discordant harmonies : A new ecology for the twenty-first century. Ecological Engineering 2003 ;2 :375-8.

31. Braverman I. Zooland :The Institution of Captivity. Standford : Stanford University Press, 2012 :280.

32. Rees PA. A short history of zoos. In : *An Introduction to Zoo Biology and Management*. Hoboken, NJ, USA : John Wiley & Sons, Inc., 2011 :31-47.

33. Anderson JR. Development of tool-use to obtain food in a captive group of Macaca tonkeana. Journal of Human Evolution 1985 ;14 :637-45.

34. Nogge G. A Review of 77 Years : The History and Evolution of the World Association of Zoos and Aquariums 1935-2012 by Laura Penn, Markus Gusset and Gerald Dick, World Association of Zoos and Aquariums (WAZA), 2012, 200 pages. Zoo Biology 2013 ;32 :238-9.

35. Lapbenjakul S, Thapana W, Twilprawat P et al. High genetic diversity and demographic history of captive Siamese and Saltwater crocodiles suggest the first step toward the establishment of a breeding and reintroduction program in Thailand. PLOS ONE 2017 ;12 :e0184526.

36. Martin-Klimoczko L, Herbert A, Meyer A et Harté M. Projet Sphinx : réhabilitation d'un groupe de mandrills en milieu naturel. Revue de primatologie 2015 ;6.

37. Rémy M. Le Gabon aujourd'hui. Sous la dir. de Les Editions du Jaguar. 6ème éditi. Paris, 2005 :159.

38. E. J, Watson M, Dudley N, Segan DB et Hockings M. The performance and potential of protected areas. Nature 2014 ;515 :67-73.

39. Price L. Beyond Captive Breeding : Re-introducing Endangered Mammals to the Wild : Zoological Society of London Symposia 62 J. H. W. Gipps (editors) Clarendon Press, Oxford, 1991, 284 pp. Oryx 1992 ;26. Sous la dir. de Gip JHW :56-6.

40. Reiners TE, Eidenschenk J, Neumann K et Nowak C. Preservation of genetic diversity in a wild and captive population of a rapidly declining mammal, the Common hamster of the French Alsace region. Mammalian Biology 2014 ;79 :240-6.

41. Lomolino MV et Channell ROB. Range Collapse, Re-Introductions, and Biogeographic Guidelines for Conservation. Conservation Biology 1998 ;12 :481-4.

42. Skogen K, Mauz I et Krange O. Wolves and eco-power. A French-Norwegian analysis of the narratives on the return of large carnivores. Revue de Géographie Alpine 2006 ;94-4 :78-87.

43. Piédallu B, Quenette PY, Mounet C et al. Spatial variation in public attitudes towards brown bears in the French Pyrenees. Biological Conservation 2016 ;197 :90-7.

44. Frankham R, Ballou J et Briscoe D. Preserving Biodiversity through Genetics. Cambridge University Press 2005 :1-3.

45. Rodríguez JP, Rodríguez-Clark KM, Baillie JE et al. Establecimiento de Criterios para la Lista Roja de UICN de Ecosistemas Amenazados. Conservation Biology 2011 ;25 :21-9.

46. Soulé M, Gilpin M, Conway W et Foose T. The millenium ark : How long a voyage, how many staterooms, how many passengers ? Zoo Biology 1986 ;5 :101-13.

47. Traylor-Holzer K, Leus K et Bauman K. Global Integrated Collection Assessment and Planning Workshop for Canids and Hyaenids : Final Report. Rapp. tech. Apple Valley, Minnesota : IUCN SSC Conservation Planning Specialist Group, 2018.

48. McNeely JA, Miller KR, Reid WV, Mittermeier RA et Werner TB. Conserving the World's Biological Diversity. Gland, Switzerland. : International Union for Conservation of Nature, Natural Resources, World Resources Institute, Conservation International, World Wildlife Fund-US, et the World Bank, 1990 :193.

49. Lacy RC. Analysis of founder representation in pedigrees : Founder equivalents and founder genome equivalents. Zoo Biology 1989 ;8 :111-23.

50. Reed DH et Frankham R. Correlation between Fitness and Genetic Diversity. Conservation Biology 2003 ;17 :230-7.

51. Frankham R. Genetics and extinction. In : *Biological Conservation vol 126*. 2005 :131-40.

52. Frankham R, Ballou J et Briscoe D. Introduction to Conservation Genetics. Second Edi. New York, USA, 2010.

53. Adams M et Villablanca F. Consequences of a genetic bottleneck in California condors : a mitochondrial DNA perspective. Series in Ornithology : Condors in the 21st Century 2007 :35-55.

54. Ralls K, Ballou JD, Rideout BA et Frankham R. Genetic management of chondrodystrophy in California condors. Animal Conservation 2000 ;3 :145-53.

55. Christie MR, Marine ML, French RA et Blouin MS. Genetic adaptation to captivity can occur in a single generation. Proceedings of the National Academy of Sciences 2012 ;109 :238-42.

56. Kraaijeveld-Smit FJ, Griffiths RA, Moore RD et Beebee TJ. Captive breeding and the fitness of reintroduced species : A test of the responses to predators in a threatened amphibian. Journal of Applied Ecology 2006 ;43 :360-5.

57. Sagvik J, Uller T et Olsson M. Outbreeding depression in the common frog, Rana temporaria. Conservation Genetics 2005 ;6 :205-11.

58. Beauclerc KB, Johnson B et White BN. Genetic rescue of an inbred captive population of the critically endangered Puerto Rican crested toad (Peltophryne lemur) by mixing lineages. Conservation Genetics 2010 ;11 :21-32.

59. Frankham R. Challenges and opportunities of genetic approaches to biological conservation. Biological Conservation 2010 ;143 :1919-27.

60. Ballou JD, Lees C, Faust LJ et al. Principles of and research on environmental enrichment for mammals. In : *Wild Mammals in Captivity : principles and techniques for Zoo management.* 2010 :219-52.

61. Leus K, Traylor-Holzer K et Lacy RC. Genetic and demographic population management in zoos and aquariums : Recent developments, future challenges and opportunities for scientific research. International Zoo Yearbook 2011 ;45 :213-25.

62. Baker A. Animal ambassadors : an analysis of the effectiveness and conservation impact of ex situ breeding efforts. Conservation Biology 2007 ;15 :139-54.

63. Lacy RC. Stopping evolution : Genetic management of captive populations. In : *Conservation genetics in the age of genomics, G. Amato, R. DeSalle, O.A. Ryder, and H.C. Rosenbaum.* New York : Columbia University Press, 2009. Chap. Stopping e :58-81.

64. Ballou J et Lacy R. Identifying genetically important individuals for management of genetic variation in pedigreed populations. In : *Population Management for Survival and Recovery. Analytical Methods and Strategies in Small Population Conservation*. Columbia U. New York, USA, 1995.

65. Lacy RC. Loss of Genetic Diversity from Managed Populations : Interacting Effects of Drift, Mutation, Immigration, Selection, and Population Subdivision. Conservation Biology 1987 ;1 :143-58.

66. Ivy JA et Lacy RC. Using molecular methods to improve the genetic management of captive breeding programs for threatened species. In : *Molecular Approaches in Natural Resource Conservation and Management*. Sous la dir. de DeWoody JA, Bickham JW, Michler CH, Nichols KM, Rhodes GE et Woeste KE. Cambridge : Cambridge University Press, 2010 :267-95.

67. Thierry B, Anderson JR, Demaria C, Desportes C et Petit O. Tonkean macaque behaviour from the perspective of the evolution of Sulawesi macaques. Current Primatology 1994 ;2 :103-17.

68. Wilson DE et Reeder DM. Mammal Species of the World : A Taxonomic and Geographic Reference. T. 35. 2005.

69. Thierry B. Unity in diversity : Lessons from macaque societies. Evolutionary Anthropology 2007 ;16 :224-38.

70. Delson E. Fossil macaques, phyletic relationships and a scenario of deployment. In : *The macaques*. Sous la dir. de Lindburg DG. New York : Van Nostrand Rheinhold, 1980 :10-30.

71. Ziegler T, Abegg C, Meijaard E et al. Molecular phylogeny and evolutionary history of Southeast Asian macaques forming the M. silenus group. Molecular Phylogenetics and Evolution 2007 ;42 :807-16.

72. Fooden J. Provisional Classification and Key to Living Species of Macaques (Primates : Macaca). Folia Primatologica 1976 ;25 :225-36.

73. Fooden J. Ecogeographic segregation of macaque species. Primates 1982 ;23 :574-9.

74. Whitten AJ, Mustafa M et Henderson GS. The Ecology of Sulawesi. Yogyakarta : Gadjah Mada University Press, 1987 :777.

75. Thierry B, Bynum EL, Baker S et al. The Social Repertoire of Sulawesi Macaques. Primate Research 2000 ;16 :203-26.

76. Riley EP. The endemic seven : Four decades of research on the Sulawesi macaques. Evolutionary Anthropology 2010 ;19 :22-36.

77. Fooden J et Lanyon SM. Blood-protein allele frequencies and phylogenetic relationships in Macaca : A review. American Journal of Primatology 1989 ;17 :209-41.

78. Sueur C, Salze P, Weber C et Petit O. Land use in semi-free ranging Tonkean macaques Macaca tonkeana depends on environmental conditions : A geographical information system approach. Current Zoology 2011 ;57 :8-17.

79. Pombo AR, Waltert M, Mansjoer SS, Mardiastuti A et Mühlenberg M. Home Range, Diet and Behaviour of the Tonkean Macaque (Macaca tonkeana) in Lore Lindu National Park, Sulawesi. In : *Land Use, Nature Conservation and the Stability of Rainforest Margins in Southeast Asia.* Berlin, Heidelberg : Springer Berlin Heidelberg, 2004 :313-25.

80. Chauvin C et Thierry B. Tonkean macaques orient their food search from olfactory cues conveyed by conspecifics. Ethology 2005 ;111 :301-10.

81. Drapier M, Chauvin C et Thierry B. Tonkean macaques (Macaca tonkeana) find food sources from cues conveyed by group-mates. Animal cognition 2002 ;5 :159-65.

82. Galef BG et Giraldeau LA. Social influences on foraging in vertebrates : Causal mechanisms and adaptive functions. Animal Behaviour 2001 ;61 :3-15.

83. Bayart F. Un cas d'utilisation d'outil chez un macaque (Macaca tonkeana) élevé en semi-liberté. Mammalia 1982 ;46 :541-4.

84. Ducoing AM et Thierry B. Following and joining the informed individual in semifree-ranging Tonkean Macaques (Macaca tonkeana). Journal of Comparative Psychology 2004 ;118 :413-20.

85. Thierry B, Heistermann M, Aujard F et Hodges J. Long-term data on basic reproductive parameters and evaluation of endocrine, morphological, and behavioral measures for monitoring reproductive status in a group of semifree-ranging Tonkean macaques (Macaca tonkeana). American Journal of Primatology 1996 ;39 :47-62.

86. Masataka N et Thierry B. Vocal communication of tonkean macaques in confined environments. Primates 1993 ;34 :169-80.

87. Aujard F, Heistermann M, Thierry B et Hodges JK. Functional significance of behavioral, morphological, and endocrine correlates across the ovarian cycle in semifree ranging female Tonkean macaques. American Journal of Primatology 1998 ;46 :285-309.

88. Aujard F. Comportement sexuel et cycle de reproduction chez la femelle macaque de Tonkean (Macaca tonkeana). Thèse de doctorat vétérinaire. Université Claude Bernard, Lyon, 1996.

89. Thierry B. Social development in three species of macaque : A preliminary report on the first ten weeks of life. Behavioural Processes 1985 ;11 :89-95.

90. Thierry B. Clasping Behaviour in Macaca Tonkeana. Behaviour 1984 ;89 :1-28.

91. Petit O et Thierry B. Aggressive and peaceful interventions in conflicts in Tonkean macaques. Animal Behaviour 1994 ;48 :1427-36.

92. Thierry B, Gauthier C et Peignot P. Social grooming in Tonkean macaques (Macaca tonkeana). International Journal of Primatology 1990 ;11 :357-75.

93. De Marco A, Sanna A, Cozzolino R et Thierry B. The function of greetings in male Tonkean macaques. American Journal of Primatology 2014 ;76 :989-98.

94. Sugardjito J, Southwick CH, Supriatna J et al. Population survey of macaques in northern Sulawesi. American Journal of Primatology 1989 ;18 :285-301.

95. Riley EP. The importance of human–macaque folklore for conservation in Lore Lindu National Park, Sulawesi, Indonesia. Oryx 2010 ;44 :235-40.

96. Hutchins M, Smith B et Allard R. In defense of zoos and aquariums : the ethical basis for keeping wild animals in captivity. Journal of the American Veterinary Medical Association 2006 ;223 :958-66.

97. Pritchard DJ, Fa JE, Oldfield S et Harrop SR. Bring the captive closer to the wild : redefining the role of ex situ conservation. Oryx 2012 ;46 :18-23.

98. Melfi V. The appliance of science to zoo-housed primates. Applied Animal Behaviour Science 2005 ;90 :97-106.

99. Lacy RC, Ballou JD et Pollak JP. PMx : Software package for demographic and genetic analysis and management of pedigreed populations. Methods in Ecology and Evolution 2012 ;3 :433-7.

100. Herrenschmidt N. Les Macaques de Célèbes, Contribution à l'étude d'un groupe de Macaques de Célèbes en semi-liberté. 1977.

101. Ballou JD, Gilpin M et Foose TJ. Population Management for Survival and Recovery : Analytical Methods and Strategies in Small Population Conservation. Columbia University Press 1995 :76-111.

102. Traylor-Holzer K, Lacy R, Ballou J et Bingaman Lackey L. PMx Users Manual, Version 1.0. Apple Valley, MN, USA., 2011.

103. Akcakaya R, Burgman MA et Ginzburg LR. Applied Population Ecology : Principles and Computer. 1997.

104. Begon M, Townsend CR et Harper JL. Ecology : From Individuals to Ecosystems. Oxford, 2005.

105. Leslie PH. Some Further Notes on the Use of Matrices in Population Mathematics. In : *Biometrika*. Sous la dir. de Biometrika Trust. T. 35. 3. 1948 :213-45.

106. Leslie PH. On the Use of Matrices in Certain Population Mathematics. Biometrika 1945 ;33 :183.

107. Charlesworth B. Evolution in Age-structured Populations. Sous la dir. d'University of Cambridge Press. Cambridge, 1994 :28-30.

108. Fisher R. Pression De Clarendon. In : *La théorie génétique de choix normal*. Oxford, 1930.

109. Hartl DL et Clark AG. Principles of Population Genetics. Sous la dir. de Sinauer Associates. 4th editio. Sunderland, Massachusett, 2007.

110. Witzenberger KA et Hochkirch. Ex situ conservation genetics : a review of molecular studies on the genetic consequences of captive breeding programmes for endangered animal species. Biodiversity and Conservation 2011 ;20 :1843-61.

111. Kalmes R et Huret J. Hardy-Weinberg model. Atlas of Genetics and Cytogenetics in Oncology and Haematology 2011 ;5 :156-63.

112. Lefranc MP et Lefranc G. Consanguinity. In : *Brenner's Encyclopedia of Genetics*. T. 6. 4. Elsevier, 2013 :158-62.

113. Beissinger SR et Westphal MI. On the Use of Demographic Models of Population Viability in Endangered Species Management. The Journal of Wildlife Management 1998 ;62 :821-41.

114. Freifeld AG, Hilliard J, Southers J et al. A Controlled Seroprevalence Survey of Primate Handlers for Evidence of Asymptomatic Herpes B Virus Infection. Journal of Infectious Diseases 1995 ;171 :1031-4.

115. Ballou JD et Traylor-Holzer K. Captive Populations and Genetic Sustainability. WAZA Magazine 2011 :19-22.

116. Lacy RC, Ballou JD, Princée F, Starfield A et Thompson E. Pedigree Analysis for Population Management. 1995.

117. Palacios JFG, Engelhardt A, Agil M, Hodges K, Bogia R et Waltert M. Status of, and conservation recommendations for, the Critically Endangered crested black macaque Macaca nigra in Tangkoko, Indonesia. Oryx 2012 ;46 :290-7.

118. Hilser H, Sampson H, Melfi V et Tasirin JS. Sulawesi crested black macaque Macaca nigra Species Action Plan. Rapp. tech. Manado, Indonesia : Selamatkan Yaki – Pacific Institute, 2013 :1-65.

119. Higginbottom K, Tribe A et Booth R. Contributions of non-consumptive wildlife tourism to conservation. In : *Nature-based tourism, environment and land management*. Wallingford : CABI, 2003 :181-95.

120. Rabb GB. The Changing Roles of Zoological Parks in Conserving Biological Diversity. American Zoologist 1994 ;34 :159-64.

121. DEAG et JOHN M. The Status of the Barbary Macaque Macaca sylvanus in Captivity and Factors Influencing Its Distribution in the Wild. Primate conservation 2012 :267.

122. Demaria C et Thierry B. A comparative study of reconcilaition in rhesus and tonkean macaques. Behaviour 2001 ;138 :397-410.

123. Meunier H, Fizet J et Vauclair J. Tonkean macaques communicate with their right hand. Brain and Language 2013 ;126 :181-7.

124. Canteloup C et Meunier H. 'Unwilling' versus 'unable' : Tonkean macaques understanding of human goal-directed actions. PeerJ 2017 ;5 :e3227.

125. Canteloup C, Piraux E, Poulin N et Meunier H. Do Tonkean macaques (Macaca tonkeana) perceive what conspecifics do and do not see ? PeerJ 2016 ;4 :e1693.

ANNEXE 1

Fiche de recommandations pour la gestion de la population de macaques de Tonkean vivante en mai 2018

- **Critères de viabilité :**

Variables	Population viable	Population étudiée
Diversité génétique *GD*	Supérieure à 90% pendant au moins 100 ans	85 %
Nombre de fondateurs	20-30 minimum	6
Population effective *Ne/N*	20-50% minimum	36 %
Taux de croissance *λ*	Supérieur à 1	1.038
Taille population *N*	Supérieure à 100	68

➔ La population en mai 2018 n'est **pas viable**

- **Recommandations de reproduction selon les coefficients d'apparentement moyens *MK* :**

  - Reproduire individus de *MK* de rang 1 :
    - Femelle T9235 – mâle 224
    - Femelle T9235 - mâle T9240

  - Reproduire individus de *MK* de rang 2 :
    - Femelles : T9235, 59, 68, 171, T9175, 135, T9176, 222, T9149, T9157, T9178, T9280, T9171
    - Mâles : T9167, T9168, 90, 107, 119, T9172, 241, T9158, T9273, T9170, T9285, T9279

- **Comment atteindre 90% de diversité génétique sur au moins cent ans ?**

  - **Premier cas : apport de fondateurs uniquement**

- Apport de 2 fondateurs (mâle et femelle) tous les 19 ans : 91.0 % de *DG* sur 100 ans
- Pas de modification des paramètres reproducteurs : temps de génération *T* = 12.4 ans, *Ne/N* = 34%

➢ **Deuxième cas : apport de fondateurs et gestion des paramètres reproducteurs**

- Apport de 2 fondateurs (mâle et femelle) tous les 24 ans : 91,0 % de *DG* sur 100 ans
- Modification des paramètres reproducteurs : temps de génération *T* = 15 ans, *Ne/N* = 40%

HEUSCHMIDT Chantal

LA CONSERVATION EX SITU DU MACAQUE DE TONKEAN (MACACA TONKEANA), ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE ET ANALYSE DES POPULATIONS

Thèse d'Etat de Doctorat Vétérinaire : Lyon, le 26 septembre 2019

RESUME :

Un million d'espèces sont actuellement menacées d'extinction. Le macaque de Tonkean (*Macaca tonkeana*) en est un exemple. En 2018, la Liste Rouge de l'UICN le classe comme espèce « vulnérable ». Quelques individus sauvages de cette espèce ont été installés pour la première fois dans des centres de recherche et des parcs zoologiques européens dans les années 70. Ceux-ci sont à l'origine de la population actuelle de macaques de Tonkean se trouvant en Europe.

Dans cette perspective, notre étude s'est intéressée à évaluer la viabilité de la population de Tonkeans européenne vivante en mai 2018, afin d'estimer la possibilité de la soumettre comme candidate à un programme de conservation *ex situ* en Europe. Nous avons, pour cela, actualisé le *studbook* de l'espèce sur la plateforme SPARKS afin de réaliser des analyses démographiques et génétiques avec le logiciel PMx.

Cette étude révèle que la population européenne vivante en mai 2018 se compose de 68 individus repartis au sein de sept institutions. Malgré un taux de croissance positif et une reproduction aisée en captivité, nos analyses suggèrent que la population n'est pas viable car n'atteint pas 90% de diversité génétique (85%).

Afin d'améliorer la variabilité génétique, il est essentiel de mettre en place une gestion de la reproduction basée sur les coefficients d'apparentement moyens afin d'identifier les individus génétiquement intéressants. Par ailleurs, même si cette espèce n'est pas prioritaire pour la mise en place d'un programme d'élevage, sa maintenance à long terme en parc zoologique et en centre de recherche est essentielle. En effet, il s'agit d'un modèle de recherche scientifique unique permettant l'étude de la phylogénie, l'organisation des groupes sociaux des primates, la compréhension de la cognition humaine et permet en outre l'éducation et la sensibilisation du public des parcs zoologiques à l'importance de sa conservation et celle de son habitat naturel.

MOTS CLES :

- Macaques
- Primates
- Animaux – Conservation des ressources
- Biologie des populations

JURY :

Président :	Monsieur le Docteur SANLAVILLE Damien
1er Assesseur :	Madame le Docteur RENE-MARTELLET Magalie
2ème Assesseur :	Madame le Docteur GILOT FROMONT Emmanuelle
Membre invité :	Monsieur le Docteur LEFAUX Brice

DATE DE SOUTENANCE : 26 septembre 2019